

Fenologia
Ferramenta para Conservação, Melhoramento e Manejo de
Recursos Vegetais Arbóreos

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Florestas
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Fenologia
Ferramenta para Conservação, Melhoramento e Manejo de
Recursos Vegetais Arbóreos

Gizelda Maia Rego
Raquel Rejane Bonato Negrelle
Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Editores Técnicos

Embrapa Florestas
Colombo, PR
2007

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Florestas

Estrada da Ribeira, Km 111, Guraituba,

83411 000 - Colombo, PR - Brasil

Caixa Postal: 319

Fone/Fax: (41) 3675 5600

Home page: www.cnpf.embrapa.br

E-mail: sac@cnpf.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Luiz Roberto Graça

Secretária-Executiva: Elisabete Marques Oaida

Membros: Álvaro Figueredo dos Santos, Edilson Batista de Oliveira, Honorino Roque Rodigueri, Ivar Wendling, Maria Augusta Doetzer Rosot, Patrícia Póvoa de Mattos, Sandra Bos Mikich, Sérgio Ahrens

Supervisão editorial: Luiz Roberto Graça

Revisão de texto: Mauro Marcelo Berté

Normalização bibliográfica: Elizabeth Denise Câmara Trevisan,
Lidia Woronkoff

Editoração eletrônica: Mauro Marcelo Berté

1ª edição

1ª impressão (2007): sob demanda

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Florestas

Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos [recurso eletrônico] / editores técnicos, Gizelda Maia Rego... [et al.]. – Dados eletrônicos. Colombo : Embrapa Florestas, 2007.

CD-ROM

ISBN 978-85-89281-12-6

1. Fenologia. I. Negrelle, Raquel Rejane Bonato. II. Morellato, Leonor Patrícia Cerdeira. III. Título.

CDD 578.42 (21. ed.)

© Embrapa 2007

Editores Técnicos

Gizelda Maia Rego

Engenheira agrônoma, doutora em Produção Vegetal,
pesquisadora da Embrapa Florestas.
gizelda@cnpf.embrapa.br

Raquel Rejane Bonato Negrelle

Bióloga, doutora em Ecologia e Recursos Naturais, professora
associada da Universidade Federal do Paraná
negrelle@ufpr.br

Leonor Patricia Cerdeira Morellato

Bióloga, doutora em Ecologia, professora titular da Universidade
Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, SP
pmorella@rc.unesp.br

Autores

Alexandre Magno Sebbenn

Engenheiro Florestal, pós-doutorado em Genética Florestal, pesquisador do Instituto Florestal de São Paulo, São Paulo, SP.
alexandresebbenn@yahoo.com.br

Blandina Felipe Viana

Engenheira agrônoma, Bióloga, doutora em Ecologia, professora adjunta da Universidade Federal da Bahia, Salvador, BA.
blandefv@ufba.br

Ederson Augusto Zanetti

Engenheiro Florestal, mestre em Manejo Sustentável de Florestas, pesquisador da *Embrapa Florestas*, Colombo, PR
eder.zanetti@cnpf.embrapa.br

Fatima Conceição Márquez Piña-Rodrigues

Engenheira Florestal, pós-doutora em Conservação de Recursos e Ecologia Tropical, professora da Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, SP
fpina@ufscar.br

Felipe Luís

Biólogo, Faculdades Integradas Espíritas do Paraná.
wllipe@hotmail.com

Gizelda Maia Rego

Engenheira agrônoma, doutora em Produção Vegetal, pesquisadora da *Embrapa Florestas*, Colombo, PR
gizelda@cnpf.embrapa.br

Homero Bergamaschi

Engenheiro agrônomo, pós-doutorado em Agronomia, professor associado da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS
homerobe@ufrgs.br

José Alfredo Sturion

Engenheiro Florestal, doutor em Engenharia Florestal, pesquisador da *Embrapa Florestas*.
sturion@cnpf.embrapa.br

Juliana Muller Freire

Bióloga, mestranda em Ciências Ambientais e Florestais da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ

Leila Cristina Mortari

Graduanda do curso de Ciências Biológicas da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP
leilamortari@gmail.com

Leonor Patricia Cerdeira Morellato

Bióloga, doutora em Ecologia, professora titular da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, SP
pmorella@rc.unesp.br

Lucia Sevegnani

Bióloga, doutora em Ecologia, professora titular da Fundação Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, SC
sevegn@furb.br

Luis Fernando Alberti

Engenheiro Florestal, doutor em Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, SP
nuandii@hotmail.com

Marcelo Rubens Machado

Biólogo, doutorando em Biologia Molecular, Universidade Estadual de Campinas, SP.
marcelomch@uol.com.br

Márcia Cristina Mendes Marques

Bióloga, doutora em Biologia Vegetal, professora adjunta da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR
mmarques@ufpr.br

Márcia Motta Maués

Bióloga, doutora em Ecologia, pesquisadora da *Embrapa Amazônia Oriental*, Belém, PA
marcia@cpatu.embrapa.br

Marcos Silveira Buckeridge

Biólogo, pós-doutorado em Ciências Biológicas, professor da Universidade de São Paulo, SP
msbuck@usp.br

Marguerite Germaine Ghislaine Quoirin

Engenheira agrônoma, pós-doutorado em Genética, professora adjunta da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR
mquoirin@ufpr.br

Maria Christina de Almeida

Bióloga, doutora em Ciências Biológicas - Entomologia, professora adjunta da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR
chrisalm@ufpr.br

Milton Kanashiro

Engenheiro Florestal, doutor em Genética Vegetal, pesquisador da *Embrapa Amazônia Oriental*, Belém, PA
milton@cpatu.embrapa.br

Osmir José Lavoranti

Estatístico, doutor em Agronomia, pesquisador da *Embrapa Florestas*, Colombo, PR
osmir@cnpf.embrapa.br

Patrícia Póvoa de Mattos

Engenheira agrônoma, doutora em Engenharia Florestal, pesquisadora da *Embrapa Florestas*, Colombo, PR
povoa@cnpf.embrapa.br

Paulo Cesar Botosso

Engenheiro Florestal, doutor em Engenharia Florestal, pesquisador da *Embrapa Florestas*, Colombo, PR
botosso@cnpf.embrapa.br

Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Biólogo, doutor em Biologia Vegetal, professor da Universidade Federal de Uberlândia, MG.
poliveira@ufu.br

Sebastião Laroca

Graduação em História Natural, doutor em Entomologia, professor Sênior da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR
slaroca@netpar.com.br

Silvana Buzato

Bióloga, doutorado em Biologia Vegetal, professora da Universidade de São Paulo, SP
sbuzato@usp.br

Simone Neumann Wendt

Engenheira agrônoma, doutora em Processos Biotecnológicos.
snwendt@hotmail.com

Suzana Maria de Salis

Bióloga, doutora em Biologia Vegetal, pesquisadora da *Embrapa Pantanal*, Corumbá, MS
smsalis@cpap.embrapa.br

Valderês Aparecida de Sousa

Engenheira Florestal, doutora em Ciências Florestais, pesquisadora da *Embrapa Florestas*, Colombo, PR.
valderes@cnpf.embrapa.br

Valesca Bononi Zipparro

Graduação em Ecologia, doutora em Biologia Vegetal, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, SP
zipparro@rc.unesp.br

Agradecimentos

Os editores técnicos deste livro agradecem:

Às Instituições: *Embrapa Florestas*, Laboratório OIKOS (Departamento de Botânica da UFPR) e UNESP/Rio Claro (Departamento de Botânica);

A todos os colaboradores (autores), no envio dos capítulos e resumos;

À Elisabete Oaida, do Comitê de Publicações da *Embrapa Florestas* pelos prestimosos trabalhos de organização das informações (capítulos e resumos);

Ao Mauro Marcelo Berté, do Comitê de Publicações da *Embrapa Florestas*, pela revisão gramatical e editoração de todo conteúdo do livro;

À Lidia Woronkoff e Elizabeth Trevisan, bibliotecárias da *Embrapa Florestas*, pela revisão bibliográfica;

Aos revisores internos e externos, pela colaboração como um todo, com valiosas sugestões.

Apresentação

O livro *Fenologia - Ferramenta para a conservação e manejo de espécies vegetais arbóreas* é uma obra dirigida a estudantes, professores, pesquisadores e profissionais que se interessam pelo estudo de espécies nativas brasileiras. O estudo da fenologia de espécies arbóreas é uma tarefa complexa que exige uma cooperação estreita entre especialistas em ciências florestais, agronomia, biologia, climatologia, ecologia, geografia e sensoriamento remoto, entre outras áreas.

Este livro é uma síntese dos conhecimentos fenológicos, fruto do trabalho de uma equipe multidisciplinar constituída de pesquisadores/professores/estudantes, de várias universidades e instituições de pesquisa brasileiras. Reúne informações na área de fenologia de espécies arbóreas, relacionadas a mudanças climáticas, polinização, polinizadores, interação plantas-animais e biodiversidade, procurando despertar a sociedade científica para a importância do tema, que está intrinsecamente relacionada à conservação e manejo das florestas, ou seja, uma ciência integradora ambiental.

Este livro foi elaborado a partir de esforços conjuntos da *Embrapa Florestas*, Universidade Federal do Paraná (UFPR) e Universidade Estadual Paulista (UNESP / Rio Claro), para colocar à disposição da sociedade científica informações sobre os ciclos das plantas nas condições e influências do seu local de crescimento e desenvolvimento.

Sérgio Gaiad
Chefe de Pesquisa e Desenvolvimento
Embrapa Florestas

Prefácio

A história deste livro começou a ser escrita no ano de 2006, por ocasião do planejamento do “I Workshop: Fenologia como ferramenta para conservação e Manejo de espécies vegetais arbóreas”, a ser realizado em Curitiba, PR, quando os autores técnicos resolveram reunir informações sobre os estudos na área de fenologia e afins. Esta iniciativa, pioneira em muitos aspectos, contribuirá para destacar a importância dos estudos fenológicos no contexto da conservação das espécies arbóreas nativas que compõem as florestas brasileiras. O conhecimento das mudanças sazonais ocorrentes nas plantas tem sido considerado essencial para a compreensão da dinâmica e evolução dos ecossistemas florestais.

A fenologia estuda a ocorrência de eventos biológicos repetitivos e sua relação com mudanças no ambiente biótico e abiótico. O registro sistemático da variação das características fenológicas reúne informações sobre o estabelecimento e dinâmica das comunidades florestais, como: período de crescimento vegetativo, período reprodutivo (floração e frutificação), regeneração natural

da floresta, alocação de recursos para polinizadores e dispersores e uma melhor compreensão das cadeias alimentares disponíveis para a fauna.

A equipe multidisciplinar que escreveu os capítulos e resumos deste livro, composta por professores, pesquisadores e estudantes de diversas Universidades e Instituições de Pesquisa do País, representa várias tendências do conhecimento científico. Os vinte capítulos que compõem a obra estão inseridos em três grandes temas: Importância do monitoramento fenológico das espécies arbóreas; O clima como agente modificador dos ciclos fenológicos das espécies arbóreas e Fenologia reprodutiva de arbóreas: polinizadores e sucesso reprodutivo. Estes temas abordam as consequências biológicas, econômicas, e sociais relacionadas com as mudanças climáticas globais observadas e previstas. Assim, a multiplicidade destes enfoques possibilita que a comunidade científica tenha uma visão ampla da área de fenologia, incentivando uma integração de estudos nesta área em todo Brasil.

Este livro traz em seu conteúdo muito da história de trabalhos relacionados com a fenologia, executados em diversos ecossistemas do Brasil, nos últimos anos. Certamente esta obra será uma referência importante para todos os que se preocupam com os estudos sobre fenologia e sua relação com a conservação das espécies arbóreas dos ecossistemas brasileiros.

Editores Técnicos

Sumário

SEÇÃO I. ESTUDOS FENOLÓGICOS EM ESPÉCIES ARBÓREAS

Capítulo 1. A herbivoria como limitador do desenvolvimento e sobrevivência das plantas na florestal.....25

Lucia Sevegnoni

Capítulo 2. A pesquisa em fenologia na América do Sul, com ênfase no Brasil, e suas perspectivas atuais.....37

Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Capítulo 3. Fenologia como instrumento no acompanhamento da periodicidade e formação de anéis de crescimento no tronco de espécies arbóreas.....49

Paulo Cesar Botosso

Capítulo 4. Fenologia e a produção de sementes florestais.....79

Fátima Conceição Marquez Piña-Rodrigues

Juliana Muller Freire

Capítulo 5. Fenologia no limite sul da região tropical: padrões e algumas interpretações.....101

Márcia C. M. Marques

Capítulo 6. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em floresta atlântica: um estudo de longa duração.....113

Valesca Bononi Zipparro

Capítulo 7. Influência de bordas na fenologia de espécies vegetais127

Luis Fernando Alberti

Capítulo 8. Monitoramento estatístico uni e multivariado de fenologia florestal.....137

Osmir José Lavoranti

Capítulo 9. Sazonalidade de crescimento e aspectos fenológicos de espécies arbóreas tropicais e seu potencial dendrocronológico155

Patrícia Póvoa de Mattos

Suzana Maria de Salis

Capítulo 10. Atividades Fenológicas de Imbuia (*Ocotea porosa* (NEES ET MARTIUS ex NESS) em Áreas de Floresta Ombrófila Mista, no Estado do Paraná.....181

Gizelda Maia Rego

Osmir José Lavoranti

SEÇÃO II. O CLIMA COMO AGENTE MODIFICADOR DOS CICLOS FENOLÓGICOS DAS ESPÉCIES ARBÓREAS

Capítulo 11. Fenologia e suas aplicações no estudo e monitoramento de mudanças climáticas.....203

Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Capítulo 12. Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema?.....213

Marcos Silveira Buckeridge

Leila Cristina Mortari

Marcelo R. Machado

Capítulo 13. Monitoramento das mudanças climáticas em espécies arbóreas de unidades de conservação.....231

Ederson Augusto Zanetti

SEÇÃO III. FENOLOGIA REPRODUTIVA: POLINIZADORES, SUCESSO REPRODUTIVO E DISPERSORES

Capítulo 14. A quantificação de recursos florais e sua aplicação aos estudos de interação planta-polinizador.....253

Silvana Buzato

Capítulo 15. Associação de abelhas silvestres com comprações espaço-temporais: abundância relativa, fenologia e exploração de recursos.....265

Maria Christina de Almeida

Sebastião Laroca

Capítulo 16. O clima como fator determinante da fenologia das plantas.....291

Homero Bergamaschi

Capítulo 17. Fenologia e biologia reprodutiva de cinco espécies arbóreas na floresta nacional do Tapajós, Santarém- PA, Distrito Florestal BR 163.....311

Márcia Motta Maués

Paulo Eugênio A. M. de Oliveira

Milton Kanashiro

Capítulo 18. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas.....327

Paulo Eugênio Oliveira

Capítulo 19. Polinização e conservação: sugestões de diretrizes para gestão de paisagens alteradas.....335

Blandina Felipe Viana

**Capítulo 20. Polinização efetiva em pomar de Ilex paraguariensis
St. Hil.345**

Simone Neumann Wendt

Valderês Aparecida de Sousa

Alexandre Magno Sebbenn

José Alfredo Sturion

Felipe Luís

Marguerite Quoirin

SEÇÃO IV. RESUMOS SIMPLES E EXPANDIDOS.....363



Seção I

Estudos Fenológicos em Espécies Arbóreas

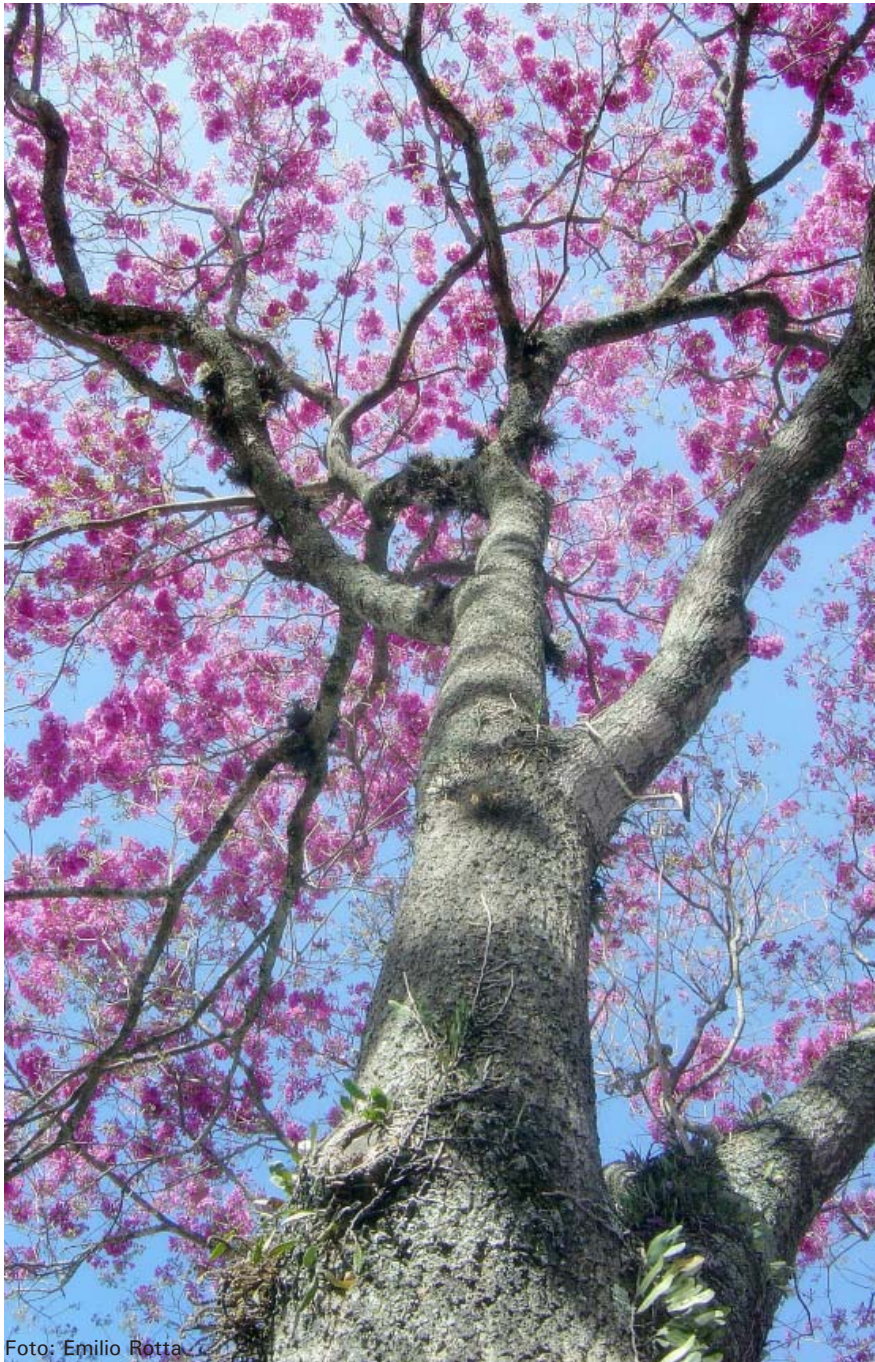


Foto: Emilio Rotta



CAPÍTULO 1

A herbivoria como limitador do desenvolvimento e sobrevivência das plantas na floresta

Lucia Sevegnoni

Os herbívoros exercem grande impacto sobre as plantas, tanto em escala evolutiva, quanto ecológica. Muitas vezes a perda energética com a herbivoria é superior à gasta com reprodução (COLEY et al., 1985).

A herbivoria nas florestas tropicais pode parecer um fenômeno pouco importante, pois a maior parte das folhas se vê em bom estado. No entanto, a ausência de dano aparente esconde o fato real, a maior intensidade da herbivoria ocorre em folhas jovens e muitas vezes estas folhas são consumidas totalmente, o que dificulta sua percepção (BARONE; COLEY, 2002).

O termo herbivoria em geral é empregado com sentido amplo, abrangendo tanto o dano foliar provocado por insetos e outros invertebrados como aquele ocasionado por mamíferos e patógenos (BARONE; COLEY, 2002), embora os danos provocados por patógenos não serão tratados neste trabalho.

Estudo desenvolvido em floresta estacional Semidecidual no Paraná, Brasil, com *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart & Eichler) Engelm. (Sapotaceae) em área inundável e não inundável constatou que a herbivoria não influenciou a probabilidade de morte dos indivíduos e não afetou suas taxas de crescimento em altura, portanto não se constituindo em um fator limitante à regeneração desta espécie nesse local (BIANCHINI; SANTOS, 2005).

Plantas e herbívoros compreendem mais que 50 % dos organismos vivos existentes na Terra e suas interações têm profundas implicações nos processos ecológicos e evolutivos e estas relações são particularmente importantes nos trópicos (KURSAR; COLEY, 2003).

Síntese efetuada por Mulder e Ruess (2007) mostra que os herbívoros podem afetar o desempenho e a dinâmica populacional de plantas por diferentes modos: diretamente, através da remoção de biomassa e indiretamente por alterar as características morfológicas que determinam habilidades competitivas e, também, por alterar o ambiente no qual as plantas ocorrem. Ainda segundo eles, a herbivoria geralmente é seletiva, tornando difícil extrapolar respostas individuais para o nível de comunidade. Mostram ainda que o efeito da herbivoria sobre a competição entre plantas deve ser maior quando a severidade ambiental limita as oportunidades para o desenvolvimento compensatório nas espécies consumidas.

A idade das folhas altera o grau de suscetibilidade aos herbívoros. A taxa de herbivoria em folhas maduras é menor que em folhas jovens, tanto para espécies pioneiras, quanto para climáticas (COLEY, 1996). As folhas jovens são preferidas por herbívoros vertebrados e invertebrados e quando encontradas por esses são intensamente consumidas. Nas florestas tropicais, os herbívoros geralmente removem cerca de 10 % a 30 % da área foliar das plantas a cada ano (COLEY; BARONE, 1996) e o efeito é maior sobre as plantas do sub-bosque que no dossel (BARONE; COLEY, 2002). No dossel da floresta, as folhas de sombra e folhas jovens são mais forrageadas que folhas de sol e maduras (LOWMAN, 1992).

Efetuando um comparativo entre a taxa de herbivoria em florestas tropicais e temperadas, Coley e Barone (1996) constataram ocorrência de 7,1 % nas temperadas e 11,1 % nas florestas tropicais em espécies tolerantes à sombra e 48 % entre espécies especialistas em clareiras. No entanto, a hipótese de que a taxa de herbivoria aumenta dos pólos para o equador não se confirmou para todos os ambientes (HADWEN et al., 1998).

A ação dos herbívoros sobre as plantas pode ser de diferentes formas e intensidades e o tamanho do indivíduo influencia no tipo de ataque que podem sofrer (BARONE; COLEY, 2002), especialmente nas áreas em que não há herbívoros de grande porte como os elefantes. Portanto, indivíduos jovens de espécies arbóreas são mais atacados que os adultos.

A passagem do estágio de semente para o de plântula se caracteriza, possivelmente, no mais intenso crivo ambiental pelo qual passam as espécies em condições florestais (HARPER 1990). No entanto, sementes grandes, ricas em reservas nutritivas, conferem importante valor adaptativo às espécies que germinam sob florestas pluviais tropicais e temperadas, possibilitando rápido crescimento pós-germinação (FOSTER, 1986).

Os herbívoros, por consumir matéria orgânica vegetal, influenciam na decomposição e ciclagem de nutrientes nas comunidades, sendo que a desfoliação por insetos nas florestas pode impactar a produtividade primária e a ciclagem de nutrientes (Mattson; Addy 1975 citados por RINKER et al. 2001, BUCHER et al., 2004). Em um hectare de floresta subtropical na Austrália, aproximadamente 1,76 t (14 % e 5,59 t) foram alocados por ano por herbívoros e decompositores, respectivamente, a partir de um dossel total de 12,16 t, valores que evidenciam a taxa de renovação do dossel da floresta ao longo de um ano (LOWMAN, 1992).

A variação da fenologia da produção e da perda de folhas ocorre em escalas espaciais múltiplas, com diferenças entre tipos de florestas, entre espécies de árvores, entre diferentes populações da mesma espécie, e entre indivíduos dentro da mesma população e entre diferentes estratos da copa no mesmo indivíduo (LOWMAN, 1992), variações fenológicas que favorecem ou não a herbivoria. Bianchini e Santos (2005) constataram que o grau de herbivoria variou entre os indivíduos jovens de *Chrysophyllum gonocarpum* – Sapotaceae, sendo observadas desde plantas com todas as folhas intactas até indivíduos completamente desfolhados (BIANCHINI; SANTOS, 2005).

Os herbívoros de grande porte são os principais consumidores de plântulas e jovens de espécies arbóreas e também do componente herbáceo-arbustivo. Os herbívoros de grande porte terrícolas de sub-bosque controlam as populações das diferentes espécies, favorecendo a biodiversidade na comunidade (DIRZO; MIRANDA, 1991, TERBORGH; WRIGHT, 1994). No neotrópico, destacam-se as antas, capivaras, veados, porcos-do-mato, como grandes herbívoros terrícolas, havendo ainda os primatas e preguiças como herbívoros no dossel das florestas. Na floresta ombrófila densa em Santa Catarina, os bugios (*Alouatta guariba*) foram observados colhendo, mastigando e ingerindo folhas, ramos jovens, inflorescências, flores e frutos de dezenas de espécies arbóreas, como recurso alimentar (FRANCESCHINELI et al. 2003).

Cada grupo de herbívoro vertebrado ou invertebrado tem suas estratégias de ação para obter recursos e vencer barreiras químicas ou físicas impostas pelas plantas no intuito de escapar do dano. Alguns herbívoros sugam, cortam, minam, enrolam, provocam a formação de galhas e a partir destas partes removidas obtém seu alimento (Figura 1).



Figura 1. Ação dos herbívoros sobre as plantas: a) *Campomanesia reitziana* – sugar; b) *Hyeronima alchorneoides* – cortar; c) *Guapira opposita* – induzir galhas d); *Psychotria* sp. – enrolar; e) *Piper cernuum* – raspar; f) *Miconia* sp. – minar. Fotos: a) Tiago João Cadorin; demais fotos: Lúcia Sevegnani

Para evitar ou minimizar o ataque de herbívoros, as plantas dispõem de estratégias fenológicas, estruturais e defesas químicas diferenciadas. As plantas desenvolveram compostos químicos denominados de metabólitos secundários tais como: alcalóides, terpenos, compostos cianogênicos, composto fenólicos e esteróides (LEVIN, 1976) que tornam a planta ou parte dela tóxica, não palatável, não digerível, evitando ou minimizando os danos provocados pelos herbívoros. Folhas em condições de sombreamento são protegidas dos herbívoros pela produção e acumulação de compostos redutores da digestibilidade (HADWEN et al. 1998).

As folhas de miristicáceas observadas em ambiente florestal apresentavam baixas taxas de herbivoria, isto pode estar associado aos compostos químicos presentes. As miristicáceas em geral, especialmente *Virola*, possuem inúmeros compostos químicos com propriedades repelentes e tóxicas contra insetos, fungos, vírus e bactérias, que podem proteger a planta contra o ataque dos herbívoros e patógenos. Muitos desses compostos foram descobertos por comunidades indígenas e, atualmente, despertam grande interesse dos bioquímicos, botânicos e ecólogos (MACHADO, 1949, CAVALCANTE, 1983, PAULINO FILHO, 1985, LEMUS; CASTRO, 1989, GALVIZ, 1991, LOPES et al., 1994).

Barreiras físicas estruturais presentes nas plantas podem ser as mais diversas, com diferentes origens, resultados das múltiplas pressões seletivas sofridas pelas espécies ao longo de seu processo evolutivo, tais como: presença de serrilhas nas bordas das folhas, como encontradas em *Zollernia ilicifolia* Vog. (Fabaceae) ou *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Boer (Moraceae), acúleos em *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae); espinhos foliares como observados em diversas espécies de palmeiras; tricomas glandulares em *Urera baccifera* Gaudich. (Urticaceae), tricomas com corpos silicosos em *Chusquea* sp. (Poaceae) ou densa cobertura de tricomas presente em *Tibouchina urvilleana* Cogn. (Melastomataceae), entre outras.

O estágio fenológico em que se encontra a planta tem relevância sobre a taxa de herbivoria, pois na fenofase de brotação

e expansão foliar, os danos são mais intensos e freqüentes conforme Barone e Coley (1996). As plantas podem ainda apresentar coloração diferencial entre folhas jovens e adultas como o observado em muitas espécies do bioma Mata Atlântica, especialmente durante a primavera no pico da brotação, como em *Eugenia uniflora* L. – Myrtaceae e *Cariniana estrellensis* Kuntze – Lecythidaceae), entre muitas outras estratégias e estruturas de proteção.

Deve-se considerar que há ainda outras estratégias apresentadas pelas plantas para evitar herbivoria, tais como a atração e fornecimento de alimento especial como néctar extrafloral, ou ainda corpúsculos de Müller e muitas vezes abrigo no interior da planta (mirmecofilia) para insetos agressivos, como formigas para que estes defendam a planta do ataque de outros invertebrados e vertebrados. As relações entre formigas e embaúbas (*Cecropia* spp.); e ingás (*Inga* spp.) e outras centenas de espécies resultam em minimização da herbivoria, numa relação não isenta de falhas. A relação ente embaúbas e formigas nem sempre é necessária (FAVERI; VASCONCELOS, 2004).

Herbivoria foliar em *Virola bicuhyba*, em Blumenau, SC

O estudo da herbivoria na população de *Virola bicuhyba* (Schott) Warb. (Myristicaceae), efetuado no Parque Natural Municipal São Francisco de Assis, Blumenau, SC, no interior de um hectare, mostrou que a maior parte da população apresentou entre 1 % e 25 % da área foliar danificada com alterações não significativas entre os anos de 1999, 2000 e 2001. Nos adultos, somente no período (agosto-setembro) que antecede a queda foliar (setembro-novembro), ocorreu aumento da herbivoria foliar, com a copa apresentando folhas intensamente perfuradas (SEVEGNANI. 2004).

Menos que 15 % dos indivíduos da população apresentaram intensidade de herbivoria foliar superior a 25 %. As plantas com maiores intensidades de folivoria apresentavam-se cobertas por serapilheira e/ou em condições de baixa luminosidade e/ou atacadas por patógenos. Não foram observados indivíduos jovens pastejados, com folhas danificadas por

vertebrados. O ataque por herbívoros vertebrados somente foi observado em plântulas recém formadas, ainda com a semente atada. Constatou-se que plântulas de *Virola bicuhyba*, em Blumenau, que tiveram todo o epicótilo (cotilédones, sementes e neófilos) removido por herbívoros vertebrados, conseguiram rebrotar a partir do hipocótilo, sobrevivendo à injúria, pelo menos nos dois anos de observação. Harms e Dalling (1997) constataram o oposto para *Virola nobilis* A.C. Sm., na ilha de Barro Colorado, Panamá, onde plântulas danificadas pereceram.

Os indivíduos de *Virola bicuhyba* aparentemente suportaram perda de área fotossintetizante em valores inferiores a 25 %, não parecendo afetar o vigor e a sobrevivência. Os 15 % dos indivíduos de *Virola bicuhyba* que apresentavam herbivoria foliar superior a 25 % podem ter comprometido, momentaneamente ou não, sua taxa de crescimento e sobrevivência, pois quanto maior for esta taxa, maior serão os riscos. A herbivoria foliar em *Virola bicuhyba*, em Blumenau, bem como em *Chrysophyllum gonocarpum* no Paraná (BIANCHINI; SANTOS, 2005), não foi identificada como fator importante de mortalidade para a população avaliada, inversamente do obtido por CLARK e CLARK (1984), para *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell., na Costa Rica.

Para se defender dos herbívoros ou evitá-los, as plantas despendem grande quantidade de energia que poderia ser canalizada para a reprodução e desenvolvimento. Para viver em seu ambiente natural, as plantas pagam tributos, ou seja, têm partes de sua estrutura e de seus sucos internos explorados pelos herbívoros. A herbivoria pode ter numerosos efeitos sobre o desempenho das plantas, por reprimir seu desenvolvimento e sua reprodução, além de reduzir-lhe a habilidade competitiva. As perdas por herbivoria são particularmente significantes sob o dossel da floresta, onde a taxa de ganho de carbono fotossintético é baixa e a biomassa perdida não pode ser rapidamente substituída (COLEY; BARONE, 1996, DALLING et al., 2001).

No Brasil, são necessários estudos populacionais e de comunidade de longa duração para poder evidenciar padrões de flutuação ou estabilidade na ação dos herbívoros sobre jovens e

adultos de populações de plantas, bem como avaliar o efeito da herbivoria sobre o desenvolvimento dos indivíduos e as implicações da fenologia nessa relação planta-animal.

Referências¹

- BARONE, J. A., COLEY, P. D. Herbivorismo y las defensas de las plantas. Guariguata, M. R., Kattan, G. H (Org.) In. **Ecología y conservación de bosques neotropicales**, 2002. p. 465-492.
- BIANCHINI, E. SANTOS, F. A. M. Herbivoria foliar em *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Estado do Paraná, Brasil. Maringá, **Acta Scientiarum. Biological Scientia** 27: p. 285-290. 2005.
- BUCHER E. H., MARCHESINI, V. ABRIL, A. Herbivory by Leaf-cutting Ants: Nutrient Balance between Harvested and Refuse Material. **Biotropica** 36: p 327-332. 2004
- CAVALCANTE, S. H. **Alguns constituintes químicos dos frutos de três espécies de Myristicaceae**. Tese de Doutorado. Instituto de Química. Universidade de São Paulo. 1983. 258 p.
- CLARK, D. A., CLARK, D. B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluations of the Janzen-Connell model. **American Naturalist** 124: 769-788. 1984.
- COLEY, P. D., BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review Ecology and Systematic** 27: 305-335.
- COLEY, P. D. Rates of herbivory on different tropical trees. In: LEIGH JUNIOR, E. G., RAND, A. S., WINDSOR, D. M. (eds.) **The Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes**. Smithsonian Institute, Washington, p. 123-132. 1996.
- COLEY, P. D., BRYANT, J. P., CHAPIN, F. S. Resource availability and plant antiherbivore defence. **Science** 230: 895-899. 1985.
- DALLING, J. W, WINTER, K., NASON, J. D. HUBBELL, S. P., MURAWSKI, D. A., HAMRICK, J. L. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade persistent pioneer tree? **Ecology** 82: 933-945. 2001.
- DIRZO, R., MIRANDA, A. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of possible consequences of contemporary defaunation. Price, P. W., Lewinsohn, T. M. Fernandes, G. W., Benson, W. W. (eds). In: **Ecology and Plant Animal Interaction: Tropical and Temperate perspectives**. USA. John Wiley & Sons.p. 273-287. 1991.

¹ As Referências são de responsabilidade do autor.

- FAVERI, S. B., VASCONCELOS, H., ABRIL, A. The *Azteca-Cecropia* Association: Are Ants Always Necessary for Their Host Plants? **Biotropica** 36: p. 641-546. 2004.
- FISHER, B. L., HOWE, F., WRIGHT, S. J. Survival and growth of *Virola surinamensis* yearlings: water augmentation in gap understory. **Oecologia** 86: 292-297. 1991.
- FOSTER, S. A. On the adaptive value of large seeds for tropical moist Forest trees: a review and synthesis. **The Botanical Review** 52: 260-299. 1986.
- FRANCESCHINELLI, E.V; ALMEIDA, E.A.B; ANTONINI, Y; CABRAL, B.C; et al. Interações entre plantas e animais. In: Rabmbaldi, D.M. e Oliveira, D.A.S. (orgs.) **Fragmentação de Ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendação de políticas públicas**. Brasília: MMA/SBF, p. 276-295. 2003.
- GALVIZ, E. L. A. Aspectos quimiotaxonómicos em Myristicaceae americanas. **Acta Biológica Colombiana**, v. 26, p. 63-79, 1991.
- HARMS, K. E.; DALLING, J. W. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 617-621, 1997.
- HARPER, J. L. **Population Biology of plants**. Academic Press, London. 852 p. 1990.
- HAWDEN, W. L.; KITCHING, R. L.; OLSEN, M. F. Folivory levels of seedlings and canopy trees in tropical and subtropical rainforests in Australia. **Selbiana**, v. 19, p. 162-171, 1998.
- HOWLET, B. E., DAVIDSON, D. W. Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah, Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 285-302, 2001.
- KURSAR, T. A., COLEY, P. D. Delay greening in tropical leaves: an antiherbivore defence? **Biotropica** 24: 256-262. 1992.
- KURSAR, T.A. COLEY, P.D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 21, p. 929-949, 2003.
- LEMUS, S. M., CASTRO, C. O. Potential antifungal neolignans from *Virola koschnyi* fruits. **Spectroscopy**, v. 7, p. 353-358, 1989.
- LEVIN, D. A. The Chemical Defenses of Plants to Pathogens and Herbivores. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 7, p. 121-159, 1976.

LOPES, N., FRANÇA, S. PRERIRA, A., MAIA, J., KATO, M., CAVALHEIRO, A., GOTTLIEB, O. R., YOSHIDA, M. A butanolide from seedlings and micropropagated leaves of *Virola surinamensis*. **Phytochemistry**, v. 35, p. 1469-1470, 1994.

LOWMAN, M. D. **Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian Rain-Forest canopy trees.** *The Journal of Ecology*, v. 80, p. 433-447, 1992.

MACHADO, O. X. B. Bicuiba - *Virola bicuhyba* (Schott) Warb.: contribuição ao estudo das plantas medicinais do Brasil. **Rodriguesia**, v. 24, p. 53-77, 1949.

MULDER, C. P.H., RUESS, R. W. Effects of herbivory on arrowgrass: interactions between geese, neighboring plants, and abiotic factors. New York: **Ecological Monographs**, v. 89, p. 406-417, 1998.

NIESENBAUM, R. A. Linking herbivory and pollination: defoliation and selective fruit abortion in *Lindera benzoin*. **Ecology**, v. 77, p. 2324-2331, 1996.

PAULINO FILHO, H. F. **Ecologia química da família Myristicaceae.** Tese de Doutorado. Instituto de Química, Universidade de São Paulo. 336 p. 1985.

SEVEGNANI, L. Estrutura e dinâmica de população de *Virola bicuhyba* (Schott) Warb. – Myristicaceae, em Floresta Pluvial Atlântica, Blumenau, SC. **Simpósios, Palestras e Mesas Redondas: 55º Congresso Nacional de Botânica**, Universidade Federal de Viçosa, MG. p.1-19, em CD. 2004.

RINKER, H. B. LAWMAN, M. D., HUNTER, M. D., SCHOWALTER, T. D. FONTE, S. J. Canopy herbivory and soil ecology the top-down impact of forest processes. **Selbyana**, v. 22, p. 225-231, 2001.

TERBORGH, J., WRIGHT, S. J. Effects of mammalian herbivores on seedling recruitment and survivorship in two neotropical forest. **Ecology**, v. 75, p. 1829-1833. 1994.



CAPÍTULO 2

A pesquisa em fenologia na América do Sul, com ênfase no Brasil, e suas perspectivas atuais

Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Introdução

A fenologia é o estudo da época de ocorrência de fenômenos naturais repetitivos, como os eventos biológicos cíclicos, em relação ao clima (LIETH, 1976). Pode também ser definida como o estudo da sazonalidade e da época de ocorrência dos eventos do ciclo de vida. A fenologia envolve o monitoramento dos ciclos vegetativos e reprodutivos das plantas, através da observação de fenofases como a floração, frutificação, queda de folhas e produção de folhas novas (Figura 1), e sua relação com o clima, abrangendo a análise da resposta dos organismos vivos às mudanças sazonais e climáticas no ambiente onde vivem. Mudanças sazonais incluem variações na duração da luz do sol, temperatura, precipitação e outros fatores controladores do ciclo de vida. Mudanças climáticas são mudanças que possam ser direta ou indiretamente atribuídas à atividade humana, que alterem a composição da atmosfera mundial e que se somem àquela provocada pela variabilidade climática natural, observada ao longo de períodos comparáveis. A área envolvida nos estudos de fenologia pode ser pequena (para estudos intensivos de todas as fenofases em um ambiente), ou muito grande (para inter-relações regionais de fenofases).

A fenologia é importante em ecologia no entendimento da organização biológica de comunidades e ecossistemas, distribuição anual de tipos específicos de recursos e como vários tipos de recursos estão estruturados. É fundamental no estudo de interações animal – planta como polinização, dispersão e herbivoria, e no entendimento dos processos de produção primária e dinâmica dos ecossistemas. Processos fenológicos permitem entender o impacto potencial de mudanças climáticas nos ecossistemas naturais e na biodiversidade (por exemplo, mudanças climáticas induzidas afetando a competição entre espécies, composição de espécies, migração, polinização, etc.) e são fundamentais na definição de planos de manejo de sistemas naturais e políticas relacionadas.

Para a agricultura, onde tradicionalmente tem sido aplicada, permite avaliar o comprimento da estação de crescimento, risco de danos por geadas, epidemiologia de pestes e doenças, entre outros. Em saúde humana, auxilia na prevenção e monitoramento de alergias, doenças transmitidas por vetores, etc. Técnicas de sensoriamento remoto têm permitido avaliar as variações fenológicas em grande escala geográfica. Finalmente, por ser fácil de comunicar ao público em geral, tem grande relevância para a educação e conscientização de questões ambientais, permitindo o envolvimento da população através das redes de observação fenológica.



Figura 1. Fases do ciclo reprodutivo de *Pithecellobium* sp (Fabaceae – Mimosoideae), em ordem cronológica: 1. Broto emergindo no ramo nú; 2. Brácteas se abrindo e aparecimento dos primeiros primórdios foliares; 3. Estágio mais avançado onde se nota folhas bastante jovens e também botões florais; 4. Detalhe do novo ramo com botões florais reunidos em inflorescências e brotamento foliar mais desenvolvidos; 5. Aspecto geral do mesmo ramo; 6. Fase mais avançada, como folhas jovens já bem desenvolvidas e inflorescência com botões e flores em antese (flores abertas); 7. Detalhe mostrando inflorescência com parte das flores em antese e botões em pré-antese; 8. Aspecto geral da copa da árvore ainda sem folhas e 9. Copa com flores abertas e folhas novas.

Os primeiros estudos com informações fenológicas são de 1945 e trazem descrições da fenologia de árvores de florestas e vegetações costeiras, apresentando a fenologia no contexto da descrição dos ecossistemas abordados.

O estudo mais antigo levantado foi o trabalho de Davis (1945), descrevendo o ciclo anual de plantas e animais em Floresta Atlântica no Rio de Janeiro. Outras informações foram encontradas em trabalhos compreensivos, descrevendo a comunidade de plantas, e que incluíam informação fenológica,

ou notas fenológicas (VELOSO, 1945; LIMA, 1957; ARAUJO, 1970). Todos esses estudos não trazem muito detalhamento quanto ao método de observações fenológicas. Alvim (1964) foi o primeiro pesquisador a descrever a fenologia de floresta tropical nativa do sul da Bahia, embora o enfoque principal de seus estudos tenha sido a floração do café e do cacau. O trabalho de Araujo (1970), em fenologia de 36 espécies arbóreas de Floresta Amazônica, marca o início dos estudos contemporâneos em fenologia na América do Sul. Este trabalho tem como enfoque principal a fenologia de espécies arbóreas amazônicas com potencial para silvicultura e traz o detalhamento dos métodos e fenofases observadas (ARAUJO, 1970).

A partir da década de 70, houve um aumento gradativo no número de estudos fenológicos (Tabela 1). A pesquisa em fenologia ganhou impulso ao redor de 1990, com os estudos de Morellato e colaboradores em floresta semidecídua no Sudeste do Brasil (MORELLATO et al., 1989; MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1990; MORELLATO et al., 1990; MORELLATO, 1992; MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1996). Depois de 2000, os estudos fenológicos aparecem em grande número e diversificação, especialmente no Brasil. A tabela 1 resume os trabalhos publicados levantados em bases eletrônicas de dados e que têm como enfoque principal a fenologia (modificado e atualizado de MORELLATO 2003). Estudos que trazem dados fenológicos, mas não tem a fenologia como um de seus objetivos principais, não foram incluídos. O Brasil responde por mais da metade da produção em fenologia da América do Sul. Outros países com produção relevante são Chile, Bolívia, Venezuela e Argentina. Percebe-se que houve um aumento na produção nos últimos 20 anos e, se considerássemos outras fontes (livros, revistas não indexadas), o número de publicações dobraria, mas as proporções e os países produzindo seriam basicamente os mesmos.

A maioria dos estudos foi desenvolvida em florestas, seguidas pelas savanas e, com poucas exceções, enfocam espécies arbóreas ou lenhosas. Poucos são os estudos que incluem epífitos, trepadeiras ou os estratos inferiores de florestas e herbáceas. São raros os estudos de longa duração; a maioria envolve apenas um a dois anos de observações.

Tabela 1. Publicações em fenologia na América do Sul e Brasil a partir do trabalho de Araújo (1970).

Número de trabalhos publicados		
Período	América do Sul	Brasil
1970	8	4
1980	15	6
1990	70	30
2000 - atual	40	26

Modificado de Morellato (2003).

Portanto, existe uma distribuição muito desigual dos estudos, por tipos de vegetação e países (MORELLATO 2003), com preponderância do Brasil. Predominam estudos de comunidade, descrevendo a fenologia de muitas espécies. Florestas tropicais são, de longe, a vegetação melhor estudada e, se considerássemos estudos abordando apenas uma fenofase, não incluídos nesta revisão, este número será ainda maior. Cerrado ou savana lenhosa é o segundo tipo de vegetação mais estudado e árvores (floresta) e plantas lenhosas (cerrado), são as formas de vida mais observadas em quase todos os estudos levantados. A maioria dos trabalhos cobre um curto período de observação e apenas poucos (2 ou 3) estudos fenológicos de longa duração foram levantados.

Deste modo, são necessários mais estudos fenológicos na América do Sul e Brasil. Vegetações ricas em espécies e endemismos são desconhecidas em termos de suas mudanças sazonais, como por exemplo, as vegetações em clima mediterrâneo ou os campos rupestres. Para as florestas tropicais e cerrados, estudos considerando diferentes formas de vida são necessários. Estudos de longa duração, uma maior cooperação entre instituições e países e criação de redes de observação fenológicas, são essenciais para o entendimento dos efeitos das mudanças climáticas na fenologia das plantas.

Estudos atuais de fenologia e perspectivas futuras

Como tem sido, ao longo das últimas décadas, os estudos fenológicos desenvolvidos no Brasil? Estaríamos caminhando para suprir as deficiências das demandas apontadas? Uma análise mostra que os estudos fenológicos sistemáticos retomados por Morellato e colaboradores em florestas semidecíduas em São Paulo, Sudeste do Brasil, enfocavam principalmente o nível de comunidade, abordando as variações dos padrões sazonais em relação ao clima e ao modo de dispersão e polinização das espécies. Estudos com estas perspectivas se seguiram em outros tipos de vegetação e regiões (Machado et al., 1997), em especial na Floresta Atlântica do Sul-Sudeste do Brasil. A partir desses estudos, tivemos o desenvolvimento de trabalhos variados em nível de espécies ou famílias, procurando entender a estratégia fenológica das espécies em diferentes ambientes e as variações intra e inter-específicas (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1990; MORELLATO et al., 1990; SCARIOT et al., 1995).

Posteriormente, principalmente a partir do ano 2000, temos um aumento nos estudos com enfoque em populações, espécies ou em famílias, procurando avaliar as estratégias fenológicas das espécies e suas implicações (ALMEIDA; ALVES, 2000; ANDRADE; FERRAZ, 2000; BENCKE; MORELLATO, 2002a; OLIVEIRA; PIEDADE, 2002; MORELLATO, 2004), especialmente adicionando aos fatores abióticos e bióticos a filogenia, como um fator limitante ou determinante da fenologia em espécies aparentadas (SANMARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003) e também perspectivas da fisiologia e autoecologia das espécies (GOULART et al., 2005).

Houve ao longo deste período uma crescente preocupação com os métodos aplicados em estudos fenológicos, que podem afetar a sua interpretação e a comparação entre resultados (BENCKE; MORELLATO, 2002b; ALMEIDA NETO, 2004; LEWINSOHN, 2004; NEVES; MORELLATO, 2004). A fenologia também começa a ser incorporada na perspectiva dos efeitos de borda e da fragmentação (NEVES, 2003; LAURANCE et al., 2003; LAURANCE, 2004; RAMOS; SANTOS, 2005). Para a avaliação dos efeitos de mudanças climáticas globais, são necessários dados

de longo prazo, que são conhecidos apenas no projeto Fenológico do INPA, para espécies arbóreas da Floresta Amazônica (ALENCAR et al., 1979) e nos estudos em andamento no Sudeste do Brasil (Morellato e colaboradores, dados não publicados), não havendo estudos publicados com esta perspectiva.

Esta avaliação permite concluir que existe uma consistência nos padrões sazonais nas vegetações estudadas, principalmente para a floração, mostrando correlação principalmente com comprimento do dia e temperatura. Os padrões fenológicos são muito variáveis por espécie e existe um componente filogenético importante que deve ser considerado. São necessários mais estudos quanto a comunidade, famílias e espécies relacionadas a modos de polinização e dispersão e, principalmente, mais estudos abordando diferentes formas de vida (arbustos, ervas, lianas, etc). Efeitos de borda e fragmentação na fenologia precisam ser investigados com mais detalhes e em diferentes vegetações.

O desenho dos estudos de campo em fenologia, a coleta e análise de dados devem ser continuamente aprimorados para uma visão mais abrangente e comparativa dos padrões fenológicos. Finalmente, os padrões de longo prazo de espécies de floresta atlântica e semidecídua, que começam a ser vislumbrados, reforçam a importância de estudos de longa duração em nível de comunidade e populações, com a perspectiva de monitoramento de mudanças climáticas globais, pois as mudanças em processos fenológicos têm amplas conseqüências para biodiversidade, interações bióticas, agricultura e ciências florestais, entre outras.

Do ponto de vista da conservação e manejo, a grande diversidade de padrões fenológicos, especialmente supra-anuais, sugere ser importante levar em conta informações fenológicas ao traçar estratégias de manejo (especialmente "manejo sustentado") e conservação de áreas naturais. Estabelecer o monitoramento fenológico regular em áreas de conservação, conduzidos pelas pessoas que trabalham regularmente nessas unidades, seria um avanço considerável para o seu melhor conhecimento e conservação, com aplicações diretas na coleta de sementes, educação ambiental e turismo ecológico.

Mudanças em processos fenológicos, como floração e mudança foliar, são fáceis de comunicar ao público em geral e, desta forma, podem ajudar na informação a respeito de mudanças climáticas globais. Uma das grandes ferramentas para atingir estes objetivos e que motiva esta exposição é o estabelecimento de Redes de Observação Fenológica (Phenology Networks), a exemplo da iniciativa da União Européia, European Phenology Network (EPN) (VLIET et al., 2003), do Canadá e de redes em formação nos Estados Unidos e Austrália.

Agradecimentos

A Luis F. Alberti, pela leitura prévia do manuscrito. O Laboratório de Fenologia e o Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes recebem apoio financeiro da FAPESP e CNPq através de diversos projetos de pesquisa. LPCM é bolsista de Produtividade em Pesquisa do CNPq.

Referências

- ALENCAR, J. D. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies arbóreas em floresta tropical úmida de terra-firme na Amazônia Central. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 9, n. 1, p. 163-198, 1979.
- ALMEIDA NETO, M.; LEWINSOHN, T. M. Small-scale spatial autocorrelation and the interpretation of relationships between phenological parameters. **Journal of Vegetation Science**, Grangarde, v. 15, n. 4, p. 561-568, 2004.
- ALMEIDA, E. M. D.; ALVES, M. A. S. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, Brasília, v. 14, n. 3, p. 335-346, 2000.
- ALVIM, P. T. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DO BRASIL, 15., 1964, Porto Alegre. **Anais**. Porto Alegre: UFRG, 1964. p. 405-422.
- ANDRADE, J. M. A. D.; FERRAZ, I. D. K. Eventos fenológicos de *Copaiba* (*Copaifera officinalis* L. - Caesalpiniaceae) em mata de galeria do Rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil: uma primeira aproximação. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 30, n. 4, p. 523-533, 2000.
- ARAUJO, V. C. D. **Fenologia de essências florestais amazônicas**. Manaus: INPA, 1970. 25 p. (INPA. Pesquisas florestais, 25).

BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 2, p. 237-248, 2002a.

BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 269-275, 2002b.

DAVIS, D. E. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds, and mammals in 2 Brazilian Forests. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 15, n. 3, p. 243-295, 1945.

GOULART, M. F.; LEMOS, J. P.; LOVATO, M. B. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. **Annals of Botany**, Oxford, v. 96, n. 3, p. 445-455, 2005.

LAURANCE, W. F. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B - Biological Sciences**, London, v. 359, n. 1443, p. 345-352, 2004.

LAURANCE, W. F.; MERONA, J.; ANDRADE, A.; LAURANCE, S. G.; D'ANGELO, S.; LOVEJOY, T. E.; VASCONCELOS, H. L. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 19, n. 1, p. 343-347, 2003.

LIETH, H. H. Contributions to Phenology Seasonality Research. **International Journal of Biometeorology**, v. 20, n. 3, p. 197-199, 1976.

LIMA, D. A. Notas para fenologia da zona da Mata de Pernambuco. **Revista de Biologia Lisboa**, Lisboa, v. 1, p. 125-135, 1957.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, Kansas, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MORELLATO, L. P. C. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C. (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de um a área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Ed. da UNICAMP: FAPESP, 1992. p. 97-110.

MORELLATO, L. P. C. Phenological data, networks, and research: South America. In: M. D. SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: an integrative environmental science**. Dordrecht: Kluwer Academic Publ.; 2003. p. 75-92.

MORELLATO, L. P. C. Phenology, sex ratio, and spatial distribution among dioecious species of *Trichilia* (Meliaceae). **Plant Biology**, Jena, v. 6, n. 4, p. 491-497, 2004.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 1, p. 163-173, 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, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 12, n. 1, p. 85-98, 1989.

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, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 1, p. 149-162, 1990.

MORELLATO, P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern brazilian forest. **Biotropica**, Kansas, v. 28, n. 2, p. 180-191, 1996.

NEVES, F. F. E. d'. **Estudo fenológico comparativo de duas vegetações florestais do Sudeste do Brasil**: avaliação de métodos de amostragem e análise. 2003. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro).

NEVES, F. F. E. d'.; MORELLATO, L. P. C. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. **Acta Botanica Brasílica**, Brasília, v. 18, n. 1, p. 99-108, 2004.

OLIVEIRA, A. C.; PIEDADE, M. T. F. Implicações ecológicas da fenologia reprodutiva de *Salix martiana* Leyb. (Salicaceae) em áreas de várzea da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 32, n. 3, p. 377-385, 2002.

RAMOS, F. N.; SANTOS, F. A. M. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments: fragment and habitat scales. **Canadian Journal of Botany**: Revue Canadienne de Botanique, v. 83, n. 10, p. 1305-1316, 2005.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. **Revista de Biologia Tropical**, San Jose, v. 51, n. 3/4, p. 691-698, 2003.

SCARIOT, A.; LLERAS, E.; HAY, J. D. Flowering and Fruiting Phenologies of the Palm *Acrocomia aculeata* - Patterns and Consequences. **Biotropica**, Kansas, v. 27, n. 2, p. 168-173, 1995.

VELOSO, H. P. As comunidades e as estações botânicas de Teresópolis, Estado do Rio de Janeiro. **Boletim do Museu Nacional**, Nova Série, Botânica, p. 1-95, 1945.

VLIET, A. J. H. van; DeGROOT, R. S.; BELLENS, Y.; BRAUN, P. BRUEGGER, R.; BRUNS, E. CLEVERS, J.; ESTREGUIL, C.; FLECHSIG, M.; JEANNERET, F.; MAGGI, M.; MARTENS, P.; MENNE, B.; MENZEL, A.; SPARKS, T. The European Phenology Network. **International Journal of Biometeorology**, v. 47, n. 4, p. 202-212, 2003.



CAPÍTULO 3

Fenologia como instrumento no acompanhamento da periodicidade e formação de anéis de crescimento no tronco de espécies arbóreas

Paulo César Botosso

Em ecossistemas tropicais, onde o clima é mais uniforme, em comparação às regiões temperadas, assumia-se que o câmbio vascular das espécies arbóreas não apresentava sazonalidade em sua atividade, crescendo continuamente durante todo o ciclo de vida das plantas. Considerava-se impraticável analisar os anéis de crescimento em espécies arbóreas tropicais pela ausência de estação que induzisse a dormência e/ou redução dos processos fisiológicos relacionados com o crescimento das plantas. Assim, durante muito tempo, foi quase consenso que somente as espécies arbóreas de clima temperado formavam anéis anuais de crescimento, o que possibilitou que muitas delas fossem identificadas como potencialmente importantes e, conseqüentemente, fossem utilizadas para estudos dendrocronológicos. Nesse sentido, por muito tempo, as florestas tropicais permaneceram condicionadas a um segundo plano.

Ainda que, comparativamente, tenha ocorrido um menor progresso nessa área da pesquisa nos trópicos, esforços importantes têm sido empenhados por grupos e instituições de pesquisa no país e no exterior, possibilitando o crescimento e a busca pela consolidação dessa área do conhecimento com a geração de informações essenciais que subsidiam os estudos com espécies arbóreas nativas.

A existência de anéis anuais e/ou sazonais de crescimento em diversas espécies tropicais e subtropicais, resultantes de um ritmo de crescimento intermitente, tem sido demonstrada (KORIBA, 1958; AMOBI, 1973; DÉTIENNE; MARIAUX, 1977; MARIAUX, 1979, 1981; PRÉVOST; PUIG, 1981; DÉTIENNE et al., 1988; DÉTIENNE, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; KILLMANN; THONG, 1995; WORBES, 1995; GOURLAY, 1995; BOTOSSO et al., 2000; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; TOMAZELLO FILHO et al., 2001; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002; FERREIRA-FEDELE et al., 2004; BOTOSSO et al., 2005a), podendo ser decorrente de mudanças climáticas e/ou ambientais, bem como de fatores endógenos inerentes às espécies. Muitos desses estudos contribuíram, de forma significativa, para que espécies arbóreas provenientes de regiões tropicais e subtropicais fossem reconhecidas como potencialmente importantes e empregadas em estudos dendrocronológicos, climáticos e ambientais.

Com relação ao desenvolvimento e à experiência alcançada nesses estudos com espécies florestais em áreas tropicais, pode-se distinguir aqueles que objetivam basicamente: (i) provar a natureza anual dos anéis (anatomia da madeira e ritmo de crescimento) (COSTER, 1927; WORBES, 1995; VETTER; BOTOSSO, 1989), (ii) os que tratam das relações entre crescimento e clima (JACOBY; ARRIGO, 1990; BHATTACHARYYA et al., 1992; PUMIJUMNONG et al., 1995; STAHLÉ et al., 1999; WORBES, 1999; SCHÖNGART et al., 2004) e, (iii) os que fornecem dados essenciais sobre a idade e a dinâmica florestal (WORBES et al., 2003). Outros temas correlatos, de igual importância, envolvendo o estudo de anéis de crescimento e sua aplicação, têm gerado dados imprescindíveis sobre o tema (DEVALL et al., 1995; DÜNISCH et al., 2002; ROIG, 2000; STAHLÉ, 1999).

Existe atualmente um crescente interesse pela aplicação de métodos de análise de anéis de crescimento, particularmente das florestas em ambientes tropicais, procurando extrair informações necessárias aos estudos florestais, ecológicos e climáticos. O fato tem despertado a atenção de especialistas das mais diversas áreas (ex.: Anatomia e Química da Madeira,

Climatologia, Fisiologia, Hidrologia, Biologia, Silvicultura, Estatística, etc), com as quais tem estreita conexão, através de ações multidisciplinares.

Nesse sentido, os estudos fenológicos têm contribuído, de forma expressiva, para os estudos de formação do xilema secundário (madeira) e das estratégias de crescimento das espécies arbóreas, possibilitando avaliar as alterações no ritmo da atividade cambial, marcando o período de dormência e caracterizando a formação dos anéis de crescimento (JACOBY, 1989). Ainda que esses estudos sejam relativamente numerosos, poucos têm tratado da correspondência entre os ciclos fenológicos, a atividade cambial e a presença de anéis de crescimento em espécies tropicais e subtropicais (COSTER, 1927, 1928; TOMLINSON; LONGMAN, 1981). Diversas evidências têm, entretanto, demonstrado uma nítida relação entre a produção e queda de folhas, floração e frutificação com fatores climáticos e com a atividade cambial em espécies tropicais (ALVIM, 1964; MATTHES, 1980; JACOBY, 1989; ROIG, 2000). O estudo comparativo entre a atividade cambial e fenológica é uma ferramenta interessante visando à interpretação da natureza periódica de formação dos anéis de crescimento (VENUGOPAL; KRISHNAMURTHY, 1987).

Os estudos fenológicos podem ser empregados para interpretar a ocorrência de eventos biológicos repetitivos nas árvores e sua relação com os fatores bióticos e abióticos. Fatores bióticos e genéticos, controlando as respostas fisiológicas, característicos para cada espécie, associados ao clima e fotoperíodo são considerados como causas desses eventos repetitivos (MATTHES, 1980). Neste contexto, estratégias específicas de crescimento como a dormência e a senescência foliar e sua relação com a formação dos anéis de crescimento podem ser interpretadas, comparando-se os estágios fenológicos em relação às condições climáticas sazonais (JACOBY, 1989; ROIG, 2000). Esses métodos têm sido aplicados com sucesso para árvores tropicais na região amazônica em florestas de terra firme, mostrando evidências da formação de anéis anuais de crescimento em resposta às mudanças sazonais de precipitação

(WORBES, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; VETTER, 2000; BOTOSSO et al., 2000). De maneira similar, outras espécies provenientes de áreas tropicais da Bolívia produzem variações nos anéis de crescimento em resposta às mudanças climáticas sazonais (ROIG, 2000; BRIENEN; ZUIDEMA, 2006). A ocorrência de seca sazonal e, conseqüentemente, mudanças na disponibilidade hídrica no solo, tem sido identificada como o principal fator externo que controlaria, direta ou indiretamente, os ritmos periódicos de crescimento de florestas tropicais estacionais (ALVIM, 1964; ALVIM; ALVIM, 1976; BORCHERT, 1983; REICH, 1995; SCHÖNGART et al., 2002), ocorrendo de forma similar na península de Yucatán, no México, onde o gradiente de precipitação anual e chuvas sazonais influenciariam os processos fisiológicos das árvores, incluindo a queda das folhas, o crescimento das árvores e a formação de anéis de crescimento (ROIG et al., 2005).

O entendimento das relações causais entre as condições ambientais, comportamento fenológico, periodicidade cambial e crescimento das árvores é relativamente bem conhecido para espécies arbóreas de regiões temperadas do Hemisfério Norte. Contudo, para espécies tropicais ou do Hemisfério Sul, as informações são comparativamente escassas. Os primeiros estudos conduzidos, na Indonésia, por Coster (1927, 1928), examinando a fenologia e a fisiologia de espécies arbóreas nativas e exóticas, concluíram que a tendência de crescimento rítmico está geneticamente fixada, mas a periodicidade pode ser alterada por mudanças nas condições de crescimento. Estes resultados foram, posteriormente, confirmados por Koriba (1958), Fahn e Werker (1990), analisando indivíduos de *Acacia dealbata* A. Cunn. e *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh., respectivamente. Em estudo similar, Chowdhury (1958) observou até quatro picos de crescimento apical, mas somente um período de crescimento radial, sugerindo que o crescimento apical e lateral (radial) possam ser processos ocorrendo de forma independente mesmo dentro de uma mesma árvore.

Diversos estudos relatam que o comportamento fenológico e de crescimento de árvores tropicais podem ser influenciados por diferentes fatores ambientais, incluindo o comprimento do dia (NJOKU, 1964; DAUBENMIRE, 1972; FRANKIE et al., 1974; RIVERA; BORCHERT, 2001; WRIGHT; SCHAİK, 1994; TALORA; MORELLATO, 2000; MORELLATO et al., 2000; VAN SCHAİK, 1986), nível interno da água, disponibilidade hídrica no solo, e umidade relativa do ar (ALVIM; ALVIM, 1976; BORCHERT, 1983; MYERS et al., 1998), mecanismos termoperiódicos (ALVIM, 1964) e temperatura (PALIWAL et al., 1975; AJMAL; IQBAL, 1987).

Enquanto a maioria das árvores em climas tropicais sazonais demonstra intervalos periodicamente recorrentes de repouso, os quais são refletidos pela dormência cambial e no comportamento fenológico com a queda das folhas, para espécies arbóreas em um ambiente tropical considerado não sazonal as questões relacionadas à periodicidade de crescimento cambial têm sido há muito tempo discutidas. Algumas evidências indicam que, mesmo sob estas condições climáticas, as árvores apresentariam um crescimento rítmico, possivelmente em função da variação na quantidade de precipitação (KILLMANN; THONG, 1995). É importante lembrar que, tanto em escalas geográficas grandes como pequenas, observa-se uma grande variação nos padrões de fenologia vegetativa e reprodutiva nas florestas tropicais. A sazonalidade climática e composição de espécies explicam a maioria da diversidade fenológica observada (FRANKIE et al., 1974; MONASTERIO; SARMIENTO, 1976; HEIDEMAN, 1989). Quanto maior a sazonalidade climática, com a presença de uma estação de crescimento restritiva, mais baixa a diversidade em padrões fenológicos dentro de um determinado sítio (MORELLATO et al., 2000). No caso das florestas neotropicais, os estudos fenológicos têm sido conduzidos, em sua maioria, em florestas estacionais, apresentando um clima sazonal com uma estação seca distinta (MORELLATO et al., 2000; MORELLATO, 2003). Nessas florestas sazonais, as fenofases floração, frutificação e produção de folhas têm sido correlacionadas com a variação anual na precipitação e na temperatura, e com a presença de uma estação seca com precipitação geralmente de 60 milímetros (FRANKIE et al., 1974; MONASTERIO; SARMIENTO, 1976;

ALENCAR et al., 1979; SCHAİK et al., 1993). A presença de uma estação seca anual, com duração de dois a três meses e precipitação média mensal inferior a esse índice, induziria a formação de anéis anuais de crescimento em árvores tropicais (WORBES, 1995; MARCATI et al., 2006). Para espécies arbóreas tropicais e/ou subtropicais, a ocorrência de secas ou períodos de inundação sazonal tem sido mencionada como os principais fatores desencadeadores da formação de anéis anuais de crescimento (JACOBY, 1989; WORBES, 1995). Em extensas áreas da floresta de inundação na Amazônia, a perda máxima de folhas ocorre dentro do maior período de inundação, entretanto, um segundo pico de abscisão foliar pode ocorrer durante a estação seca em períodos livres de inundação (WORBES, 1995). Estudos conduzidos no País corroboram a existência de uma correlação entre suprimento hídrico e periodicidade de crescimento radial em árvores nativas (WORBES, 1989; VETTER; BOTOSSO, 1988, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; BAUCH; DÜNISCH, 2000; BOTOSSO et al., 2000; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; MARCATI et al., 2006; LISI et al., 2007).

Contudo, conforme salientado anteriormente, relativamente poucos estudos têm sido desenvolvidos focalizando a fenologia de árvores de florestas úmidas neotropicais, sob um regime climático fracamente sazonal (FRANKIE et al., 1974; TALORA; MORELLATO, 2000; OPLER et al., 1980; BENCKE; MORELLATO, 2002; MORELLATO et al., 2000; SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003), sendo que as pesquisas em florestas não sazonais têm sido conduzidas, em sua grande maioria, na Malásia e na Ásia (MEDWAY, 1972; PUTZ, 1979; APPANAH, 1985; ASHTON et al., 1988; CORLETT, 1990; SAKAI et al., 1999).

As relações entre clima e fenologia das plantas crescendo sob condições climáticas não sazonais restam ambíguas para espécies arbóreas, e mesmo os padrões de ocorrência e da disponibilidade dos recursos, tais como folhas, flores, e frutos são pouco conhecidos para as florestas neotropicais (MORELLATO, 2003). Em condição de florestas tropicais, com pouca ou nenhuma sazonalidade climática, a questão é mais complexa e os estudos buscando-se correlacionar os processos

fenológicos às condições de crescimento têm sido menos abordados (MORELLATO et al., 2000). Observando a fenologia reprodutiva e de mudança foliar em áreas da floresta pluvial atlântica do Sudeste do Brasil, Morellato et al. (2000) evidenciaram a importância da luz na fenologia de árvores sob clima pouco sazonal. As fenofases de floração e o brotamento foram significativamente sazonais, concentrados durante o início da estação úmida, apresentando correlação significativa com o comprimento do dia e a temperatura.

Ainda que não tenha sido possível identificar o fator primário determinando a dormência cambial e formação de anéis de crescimento em árvores ocorrendo em diferentes níveis altitudinais da Floresta Ombrófila Densa (floresta atlântica) no Estado do Paraná, Botosso et al. (2004) puderam constatar a presença de anéis de crescimento distintos em todas as categorias de plantas decíduas, semidecíduas e perenifólias consideradas nesse estudo, enquanto que anéis indistintos não foram observados em espécies decíduas. Anéis indistintos e/ou pouco distintos foram mais frequentemente verificados em espécies das terras baixas (0-20 m), provavelmente relacionado às condições climáticas mais constantes durante todo o ano. Por outro lado, provavelmente a maior variação climática como baixas temperaturas de inverno e redução nas taxas de precipitação durante os meses mais frios tenham influenciado a formação de anéis distintos em espécies perenifólias, crescendo em áreas mais elevadas (mista montana: 800 m a 1200 m; altomontana: acima de 1200 m), enquanto que a perda de folhas seja relacionada à formação dos anéis de crescimento em plantas decíduas e semidecíduas em ambientes com pouca sazonalidade, como no caso da vegetação das terras baixas.

Analisando as características anatômicas dos anéis de crescimento de espécies arbóreas nativas de uma floresta sujeita à inundação temporária "várzea" dentro de uma área da floresta atlântica do Estado do Rio de Janeiro, Callado et al. (2001a) apresentam evidências de que o período de inundação tenha, provavelmente, influenciado a formação de anéis em espécies perenifólias, enquanto que a perda das folhas foi relacionada à

formação de anéis distintos em decíduas e semidecíduas. Posteriormente, Callado et al., (2001b) correlacionaram a periodicidade de crescimento radial dessas espécies com sua fenologia, temperatura, precipitação, fotoperíodo, regime de inundação e ritmos endógenos. Nesse caso, a fenologia mostrou-se um importante fator influenciando a atividade do câmbio vascular, sendo que o período de perda foliar foi correlacionado com a formação do lenho tardio em algumas espécies, ainda que ocorresse em períodos diferentes para cada uma delas. Todas as espécies mostraram a presença de anéis anuais de crescimento.

Uma etapa fundamental para o conhecimento da dinâmica de espécies arbóreas tropicais reside no estudo da periodicidade de crescimento das árvores pelo acompanhamento do incremento radial do tronco e no estudo de seus anéis de crescimento. Isso permite obter informações que servirão de base ao estabelecimento das relações entre os fenômenos vitais envolvidos no seu crescimento e as condições ambientais (JACOBY, 1989; BOTOSSO et al., 2000; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001), bem como pela sua importância para o manejo e economia florestal, ecologia, sustentabilidade e a compreensão de mudanças climáticas globais.

Quando se analisa a periodicidade de crescimento radial de espécies arbóreas tropicais, algumas das questões, quase sempre levantadas, buscam elucidar: (a) As espécies mostram periodicidade sazonal na formação dos anéis de crescimento? (b) Qual(is) fator(es), se externo(s) e/ou interno(s), induziria(m) esse crescimento cíclico? (c) As espécies mostrariam o mesmo padrão de crescimento radial?

A necessidade de obtenção de respostas a essas questões, entre outras, propiciou o desenvolvimento de diferentes métodos de análise visando obter informações sobre o acompanhamento da periodicidade, ritmo e taxa de crescimento em árvores de espécies tropicais (FAHN et al., 1981), envolvendo técnicas de análise de amostras de madeira extraídas das árvores (métodos “estáticos”) ou pela utilização de árvores vivas (“dinâmicos”). Nesse contexto, diversos são os métodos para acompanhar o

ritmo e a periodicidade de crescimento, podendo envolver tanto técnicas destrutivas como não destrutivas (WORBES, 1995) ou, pela associação de ambas, através do(a): (i) uso de dendrômetros permanentes (DÉTIENNE et al., 1988; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; HIGUCHI et al., 2003); (ii) estudo dos anéis de crescimento do tronco (ROIG, 2000; BOTOSSO et al., 2000); (iii) marcação periódica do câmbio vascular (MARIAUX, 1977; SASS et al., 1995; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001); (iv) estudo dos ritmos fenológicos (MEDWAY, 1972; KILLMANN; THONG, 1995; ROIG, 2000); (v) registro climático (WORBES, 1989), entre outros mencionados em vasta literatura.

Os dendrômetros possibilitam a medição contínua do crescimento diametral ou da circunferência do tronco das árvores e, desta forma, determinam os períodos de atividade cambial e sua relação com ritmo de crescimento e variáveis climáticas (KÄTSCH et al., 1992). Dentre os métodos considerados “dinâmicos” para o estudo do crescimento de árvores, os mais promissores envolvem o uso de dendrômetros e técnicas de marcação cambial (Figura 1). Este método consiste, basicamente, na implantação de faixas dendrométricas permanentes (HALL, 1944; LIMING, 1957; MARIAUX, 1977; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; BOTOSSO et al., 2005a, 2005b) e na marcação periódica do câmbio, através da abertura de: (i) pequena incisão na casca, atingindo a área cambial (DÉTIENNE; MARIAUX, 1977; VETTER; BOTOSSO, 1988, 1989; DÉTIENNE, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; CARDOSO, 1991; SASS et al., 1995; LUCHI, 1998; BOTOSSO et al., 2000; BOTOSSO, 2000; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001), ou pela (ii) inserção de agulha ou prego fino (“*pinning method*”), ocasionando um pequeno ferimento na área cambial (WOLTER, 1968; SHIOKURA, 1989). Em geral, essas incisões são realizadas uma vez por ano na estação seca (ou de menor índice de precipitação), quando a atividade cambial diminui e/ou cessa (DÉTIENNE, 1989; VETTER; BOTOSSO, 1989). Fahh et al. (1981) sugerem a investigação contínua da atividade cambial, como alternativa para as espécies com idade não conhecida, como as realizadas por Amobi (1973), ou a marcação periódica do câmbio em datas determinadas e a posterior retirada de amostras do xilema e floema secundários e análises das

cicatrizes, resultantes da atividade cambial, sob microscopia (Figuras 4 e 5.A - D).

Diversas são as vantagens observadas na utilização de faixas dendrométricas, como (i) facilidade de instalação e leitura; (ii) baixo custo, e (iii) não acarretam danos no caule e no câmbio (KEELAND; SHARITZ, 1993). Por outro lado, Cameron e Lea (1980) salientam que a principal desvantagem é o fato de que, no primeiro ano de observações, há uma tendência em que o crescimento em diâmetro seja subestimado. Entretanto, Day (1985) observou que, em regiões com sazonalidade bem definida, a obtenção de medidas subestimadas pode ser atribuída à aparente falta de crescimento em determinados períodos do ano, o que provocaria problemas no ajuste das molas de instalação dessas cintas. Ainda que algumas desvantagens tenham sido levantadas, as evidências apresentadas, através de inúmeros experimentos de médio e longo prazos conduzidos por Détienne e Mariaux (1977), Détienne et al. (1988), Détienne (1989), Prévost e Puig (1981), Komiyama et al. (1987), Jalil et al. (1998), Vetter e Botosso (1989), Botosso e Vetter (1991), consideram-na bastante promissora, permitindo descrever o padrão de crescimento individual das árvores com precisão e relacioná-lo com variáveis climáticas, fenológicas e de disponibilidade hídrica.

Atualmente, estão disponíveis novos modelos de dendrômetros automáticos, muitas vezes, sendo acoplados a sistemas que incorporam os recentes recursos da informática e da automação, permitindo, inclusive, avaliar alguns parâmetros fisiológicos (TABUCHI; TAKAHASHI, 1998; DOWNES et al., 1999). Esses modelos caracterizam-se pela precisão, grande sofisticação e elevado custo. Os mesmos têm sido utilizados, mais freqüentemente, em áreas de florestas temperadas, principalmente quando o objetivo é analisar o relacionamento entre a fenologia e o crescimento individual da árvore.



Figura 1. Faixa dendrométrica de aço utilizada na medição contínua do incremento em circunferência do tronco (ex.: *Dipteryx alata*, Fabaceae; à esquerda) e marcações cambiais anuais (setas) realizadas entre os anos de 1998 e 2003 (ex.: *Esenbeckia leiocarpa*, Rutaceae, à direita).

Apesar dos avanços ocorridos nos estudos de acompanhamento do crescimento de árvores tropicais, os dados científicos referentes ao conhecimento da atividade cambial e crescimento das árvores em ecossistemas tropicais são, no entanto, ainda fragmentados e escassos, e esta área da ciência florestal está longe de ser completamente compreendida, devido à diversidade de espécies, extensão das regiões e influências climáticas desses ambientes. As informações existentes envolvendo a aplicação dessas técnicas, em especial, no continente sul-americano, referem-se, particularmente, aos estudos realizados na Guiana Francesa (PRÉVOST; PUIG, 1981; DÉTIENNE, 1989; DÉTIENNE et al., 1988), Argentina (BONINSEGNA et al., 1989), Amazônia Central (WORBES, 1989, 1995; VETTER; BOTOSSO, 1988, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991) e, mais recentemente, em áreas de domínio da Floresta Atlântica (LUCHI, 1998; LISI et al., 2007; FERREIRA-FEDELE et al., 2004; BOTOSSO et al., 2005a, 2005b; CALLADO et al., 2001b).

Em florestas tropicais do continente africano, pesquisas realizadas com a aplicação da técnica da “janela” (DÉTIENNE; MARIAUX, 1977; AKACHUKU, 1984; DÉTIENNE, 1989) possibilitaram determinar a idade e a taxa de crescimento das espécies, analisando a natureza e periodicidade da atividade cambial por longos períodos de observação. O crescimento em diâmetro das árvores dependeu diretamente da disponibilidade de água no período de chuvas; ocorrendo na estação seca uma redução da atividade cambial, refletida na formação de camadas de crescimento anatomicamente definidas. Em três países da África equatorial, sob diferentes regimes de chuvas, Détienne e Mariaux (1977) demonstraram que o período de maior atividade cambial ou de formação de madeira correspondeu à fase mais longa de permanência das folhas nas árvores, enquanto que na estação seca ocorreu a queda das folhas e a dormência cambial. Resultados similares foram obtidos por Botosso et al. (2005a), analisando a fenologia vegetativa de cinco espécies da floresta estacional semidecidual (*Tabebuia serratifolia*, *Cedrela fissilis*, *Dipteryx alata*, *Copaifera langsdorffii* e *Cariniana estrellensis*) do Estado de São Paulo. Constatou-se uma redução e/ou cessação da atividade cambial durante a estação “seca” devido à deficiência hídrica do solo durante o inverno, induzindo a queda das folhas e a formação de anéis anuais de crescimento. Demonstraram, também, que o maior período de formação de madeira correspondeu à estação chuvosa e a fase mais longa de permanência das folhas nas árvores.

Espécies conhecidas como o cedro (*Cedrela odorata*) apresentam, pela variação da atividade cambial das árvores e do seu comportamento fenológico, em resposta ao clima, anéis anuais de crescimento com padrão anatômico característico e bem definido (WORBES, 1995; BOTOSSO et al., 2000; TOMAZELLO FILHO et al., 2000). Estudos de periodicidade da formação dos anéis de crescimento por marcações cambiais anuais indicam que as faixas do parênquima axial são formadas no reinício da atividade do câmbio vascular no período de emissão da nova brotação, com a retomada do crescimento em diâmetro possibilitando a datação das árvores (DÉTIENNE, 1989). Da mesma forma, na Selva Misionera (Argentina), a demarcação

anatômica dos anéis anuais de crescimento de *Cedrela fissilis* é similar à de *Cedrela odorata*, indicando-a como potencial para a dendrocronologia e revelando a possibilidade do estabelecimento de séries cronológicas para a espécie (BONINSEGNA et al., 1989; TOMAZELLO FILHO et al., 2000).

A importância da fenologia nos estudos de acompanhamento de crescimento e formação da madeira em espécies arbóreas em relação às condições do ambiente tem sido cada vez mais considerada. Em áreas da floresta estacional semidecidual no interior do Estado de São Paulo, árvores de *Cedrela fissilis* exibiram um sincronismo das fenofases de queda foliar correspondendo à estação seca com dois a três meses de duração e precipitação mensal média inferior a 60 mm, enquanto que a brotação foliar coincidiu com o início da estação chuvosa (SANTOS; TAKAKI, 2005; MARCATI et al., 2006). O período ativo da atividade cambial correspondeu à estação chuvosa e presença de folhas maduras nas árvores, enquanto que o de dormência coincidiu com o período seco e de queda foliar, confirmando o caráter anual de formação desses anéis para a espécie (MARCATI et al., 2006).

Estudos fenológicos conduzidos em fragmentos de florestas estacionais semidecíduais do Estado de São Paulo (MATTHES, 1980; MORELLATO; LEITÃO FILHO, 1995; CARDOSO, 1991; BOTOSSO, 2000; MARCATI, 2000; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002) têm fornecido evidências importantes, possibilitando relacionar as fases fenológicas e a atividade cambial de diversas espécies arbóreas. Nesse contexto, Lisi et al. (2007) puderam avaliar, após vários anos de observação, o comportamento de crescimento de 24 espécies florestais representativas desses ambientes naturais, envolvendo a fenologia das espécies, análise da estrutura anatômica dos anéis de crescimento, marcações cambiais anuais e medições mensais contínuas de crescimento do tronco com uso de dendrômetros. A aplicação desses métodos mostrou-se suficientemente precisa para avaliar o comportamento sazonal de crescimento das árvores em resposta às condições climáticas e fenológicas.

Considerando-se os dados fenológicos das espécies analisadas, Lisi et al. (2007) concluíram que, em geral, as espécies arbóreas perderam suas folhas entre os meses de maio e setembro, coincidindo com o período seco (Figuras 2 e 3) e de maior deficiência hídrica. Com o aumento da condição de estresse durante o período seco (especialmente entre julho e setembro), a queda das folhas foi intensificada na maioria das espécies arbóreas observadas. O desenvolvimento de novas folhas ocorreu, normalmente, entre setembro e outubro, coincidindo com o início da estação chuvosa. Durante a estação mais úmida, entre outubro e março, a maior parte das espécies havia desenvolvido completamente sua nova folhagem, o que corresponde ao período das maiores médias mensais de precipitação, ocorrendo entre os meses de dezembro e fevereiro. O sincronismo das fenofases de floração, frutificação e dispersão de sementes foi similar ao observado para outras espécies da floresta estacional semidecidual em São Paulo (MATTHES, 1980; CARDOSO, 1991; CUSTÓDIO FILHO et al., 1994; MORELLATO; LEITÃO FILHO, 1995).

Estes dados indicam que o estresse provocado pelos períodos de seca severa foi o fator determinante afetando a perda de folhas para espécies da floresta estacional semidecidual (ROIG, 2000). Esta fenofase ocorre quando o câmbio vascular está menos ativo (BORMANN; BERLYN, 1981). Entretanto, nem todas as espécies apresentaram o mesmo padrão fenológico, observando-se, também, que o sincronismo das demais fenofases diferiu entre as espécies arbóreas estudadas, sendo esse comportamento considerado normal para condições climáticas sazonais das florestas semidecíduas (MORELLATO, 1991; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002).

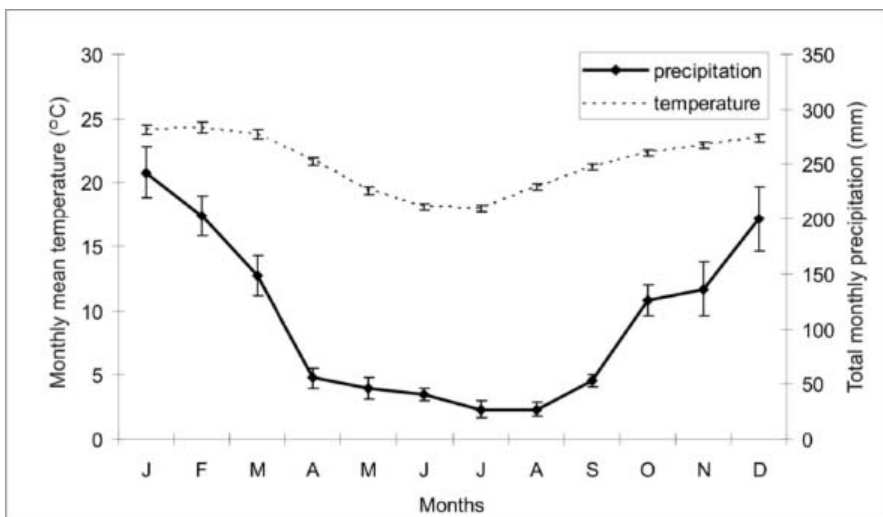


Figura 2. Dados mensais de temperatura média e de precipitação total na região sudeste do Estado de São Paulo com base em seis estações meteorológicas. (fonte: Depto. de Ciências Exatas – ESALQ/USP). As barras verticais representam o desvio padrão entre as estações. (Fonte: LISI et al., 2007).

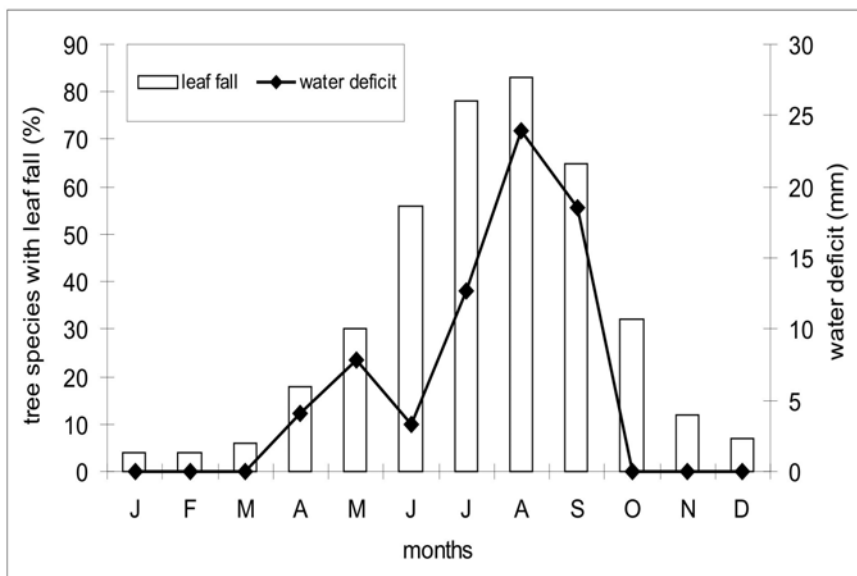


Figura 3. Porcentagem de espécies arbóreas com atividade de perda foliar em resposta ao incremento do estresse hídrico. (Fonte: LISI et al., 2007).

Embora a taxa anual de crescimento do tronco possa ser influenciada por condições ambientais locais (ex.: topografia, disponibilidade de nutrientes, e competição entre árvores, entre outras), os resultados de Lisi et al. (2007) indicam que a disponibilidade hídrica parece ser o fator dominante afetando o crescimento das árvores. Isto sugere o fato de que o câmbio vascular decresce sua atividade durante os períodos de baixa precipitação dos meses de inverno. Esta diminuição da atividade cambial reduziria a produção de células do xilema secundário, resultando na definição de limites anatomicamente distinguíveis entre anéis anuais de crescimento para a maioria das espécies.

As figuras 4.A-D e 5.A-D ilustram alguns exemplos apresentados por Lisi et al. (2007), referentes às cicatrizes resultantes da marcação periódica cambial realizada em datas determinadas e analisadas, posteriormente, sob microscopia.

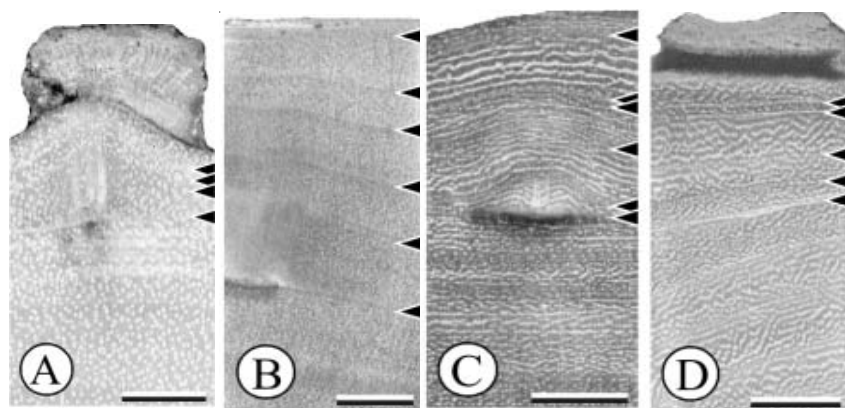


Figura 4. Cicatrizes no xilema secundário induzidas pelo método de marcação cambial (LISI et al., 2007). O período (mês/ano) entre a marcação cambial e de amostragem do material para análise está indicado entre parênteses. – A: *Astronium graveolens*, Anacardiaceae (10/00; 10/04). – B: *Aspidosperma polyneuron*, Apocynaceae (09/99; 12/04). – C: *Tabebuia serratifolia*, Bignoniaceae (07/98; 12/04). – D: *Zeyheria tuberculosa*, Bignoniaceae (09/99; 10/04). Setas indicam os limites dos anéis. (escala = 5 mm).

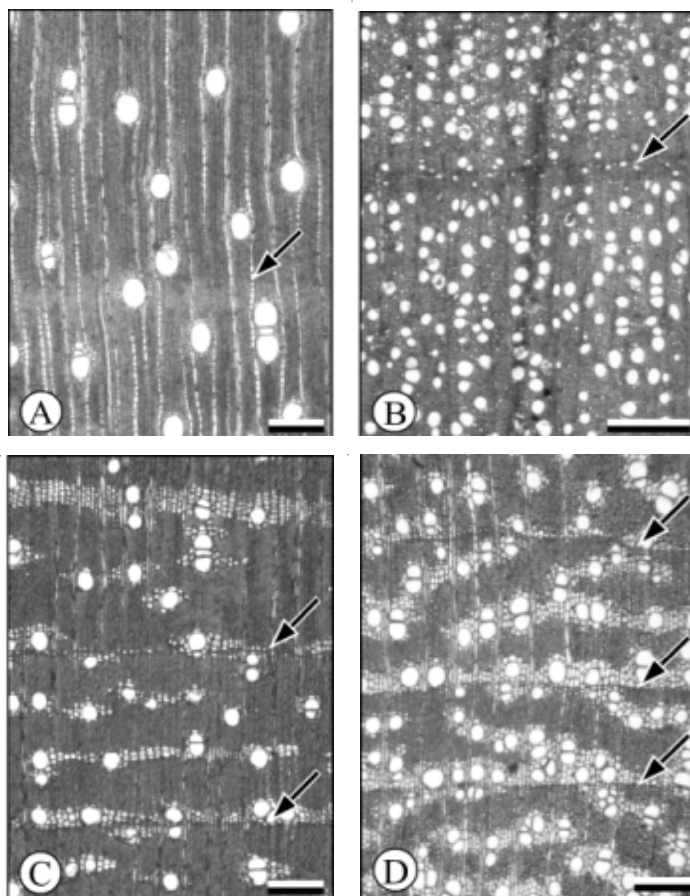


Figura 5. Seções transversais do tronco de algumas espécies arbóreas, mostrando a estrutura anatômica da madeira (LISI et al., 2007). – A: *A. graveolens*. – B: *A. polyneuron*. – C: *T. serratifolia*. – D: *Z. tuberculosa*. (escala = 0.1 mm)

O crescimento das árvores (incremento radial) foi positivamente correlacionado com a precipitação anual (Figura 6; LISI et al., 2007). Esses dados demonstram a influência da precipitação sobre o ritmo do câmbio vascular e a correspondente formação sazonal dos anéis de crescimento de espécies da floresta estacional semidecidual. Os resultados fornecem evidências de que as florestas estacionais semidecíduais da região de São Paulo experimentam ciclos sazonais no crescimento radial, de acordo

com as variações climáticas sazonais, e este crescimento periódico pode ser identificado através de anéis de crescimento anatomicamente distinguíveis para a maioria das espécies. Estas características podem ser empregadas visando a sua aplicação em estudos ecológicos, climáticos, programas de conservação e produtividade florestal em regiões neotropicais.

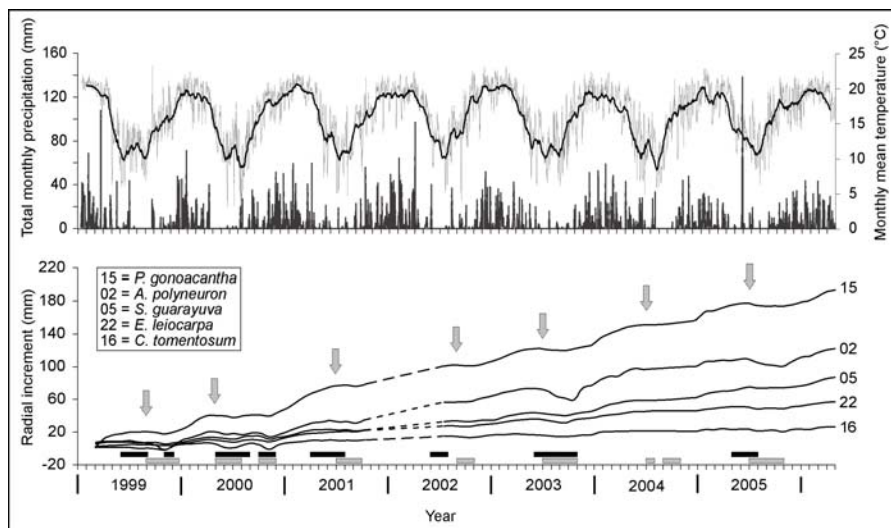


Figura 6. Relação entre as condições climáticas e taxa de crescimento do tronco de espécies arbóreas da estação ecológica de Ibicatú (fonte: Depto. de Ciências Exatas, ESALQ/USP). O gráfico acima mostra a precipitação mensal total (histograma) e temperatura mensal média (temperatura média diária com uma curva suavizada de cinco anos sobreposta) da estação meteorológica de Piracicaba, SP. O gráfico abaixo representa o crescimento radial acumulado correspondente às cinco espécies citadas. O comprimento da estação seca aparece abaixo das curvas (barras escuras) e o comprimento do período dormente (barras sombreadas). As setas indicam o início do período dormente.

Até o momento, as florestas tropicais e subtropicais estão entre os ecossistemas menos conhecidos no mundo. Apesar disso, constata-se ainda hoje, por quase todo país, a exploração contínua e predatória dos seus recursos. Como consequência disso, evidencia-se a alteração progressiva desses ambientes naturais, sendo, inclusive, freqüentemente reduzidos a pequenos fragmentos isolados e/ou descontínuos, culminando em sérios comprometimentos a sua biodiversidade e conservação.

Não obstante o volume de informações que as espécies arbóreas tropicais podem oferecer, apenas uma reduzida parte tem sido explorada e aplicada do ponto de vista climático e/ou ecológico. O número de espécies arbóreas existentes e a diversidade desses ambientes no País representam um grande desafio e um vasto campo de aplicação para os estudos fenológicos, dendrocronológicos e de acompanhamento do crescimento de suas espécies. Nesse contexto, a condução de pesquisas futuras envolvendo os processos fenológicos e as condições de crescimento de espécies arbóreas em ambientes não sazonais ou com pouca sazonalidade climática deveria ser enfatizada. Tendo em vista a maior complexidade das relações entre clima e fenologia nas florestas tropicais com pouca ou nenhuma sazonalidade, estudos de médio e longo prazos no acompanhamento da periodicidade de crescimento dessas árvores poderiam contribuir para o entendimento dessas relações, buscando, inclusive, elucidar algumas das questões anteriormente levantadas nesse trabalho, a saber: (a) Essas espécies mostrariam o mesmo padrão de crescimento radial? (b) Qual(is) fator(es), se externo(s) e/ou interno(s), induziria(m) esse crescimento e a formação de anéis de crescimento?

Como é do conhecimento, os ecossistemas tropicais constituem uma parte essencial para o equilíbrio global do planeta, com forte interferência nas mudanças climáticas, intercâmbio de carbono com a atmosfera e nos processos envolvendo o ciclo global da água. Ambientes complexos como esses demandam cada vez mais ações de pesquisa com caráter multidisciplinar, no sentido de tentar compreender o conjunto dos processos desempenhados nesses ambientes. Acrescido a isso, além do desafio de restituir as suas funções, resta ainda a necessidade premente de preservar e/ou manejar a biodiversidade existente, procurando mitigar os impactos das mudanças climáticas globais – sejam elas de origem natural ou decorrentes de ações antrópicas.

Referências

- AJMAL, S.; IQBAL, M. Seasonal rhythms of structure and behaviour of vascular cambium in *Ficus rumphii*. **Annals of Botany**, v. 60, p. 649-656, 1987.
- AKACHUKU, A. E. The effects of some internal and external factors on growth rate of *Lovoa trichilioides* deduced from its wood anatomy. **IAWA Bulletin**, v. 5, n. 10, p. 75-80, 1984.
- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia central. **Acta Amazonica**, v. 9, n. 1, p. 63-97, 1979.
- ALVIM, P. D. Tree growth and periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M. H. (Ed.). **The formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, 1964. p. 479-495.
- ALVIM, P. T.; ALVIM, R. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. p. 455-464.
- AMOBI, C. C. Periodicity of wood formation in some trees of lowland rain forest in Nigeria. **Annals of Botany**, v. 37, p. 211-218, 1973.
- APPANAH, S. General flowering in the climax rain forests of south-east Asia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 1, n. 3, p. 225-240, 1985.
- ASHTON, P. S.; GIVINISH, T. J.; APPANAH, 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.
- BAUCH, J.; DÜNISCH, O. Comparison of growth dynamics and wood characteristics of plantation-grown and primary forest *Carapa guianensis* in central Amazonia. **IAWA Journal**, v. 21, p. 321-333, 2000.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p. 237-248, 2002.
- BHATTACHARYYA, A.; YADAV, R. R.; BORGAONKAR, H. P.; PANT, G. B. Growth analysis of indian tropical trees: dendroclimatological potential. **Current Science**, v. 62, n. 11, p. 736-741, 1992.

BONINSEGNA, J. A.; VILLALBA, R.; AMARILLA, L.; OCAMPO, J. Studies on tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 161-169, 1989.

BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, v. 15, n. 2, p. 81-89, 1983.

BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. 137 p. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.

BOTOSSO, P. C. **Periodicidade, taxa de crescimento e aspecto de formação de algumas espécies arbóreas em áreas de matas mesófilas semidecíduas na região sudeste do Estado de São Paulo**. 2000. 82 f. Relatório final (Pós-Doutorado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

BOTOSSO, P. C.; MATTOS, P. P.; GALVÃO, F.; RODERJAN, C. V.; KUNIYOSHI, Y. S.; TEIXEIRA, L. L. Anatomical features of growth rings in trees of the Atlantic rain forest in Paraná State, Brazil. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON WOOD SCIENCES, 2004, Montpellier. **Proceedings**. [S.l.]: IAWA, 2004. p. 6. Pôster.

BOTOSSO, P. C.; TOMAZELLO FILHO, M. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: MAIA, N. B.; MARTOS, H. L.; BARELLA, W. **Indicadores ambientais: conceitos e aplicações**. São Paulo: EDUC, 2001. p. 145-171.

BOTOSSO, P. C.; TOMAZELLO FILHO, M.; MARIA, V. R. B.; FERREIRA-FEDELE, L. Les lianes et l'accroissement de *Centrolobium tomentosum* Guill. Ex-Benth. (Papilionoideae) au Brésil. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 284, n. 2, p. 71-75, 2005a.

BOTOSSO, P. C.; TOMAZELLO FILHO, M.; LISI, C. S.; MARIA, V. R. B. Periodicity and growth rate of five promising tropical tree species from semideciduous forests in southeast region of São Paulo state, Brazil. **The International Forestry Review**, Oxford, v. 7, n. 5, p. 73, Aug. 2005b. Edição dos Abstracts do 22º IUFRO World Congress, 2005, Brisbane. Forests in the balance: linking tradition and technology.

BOTOSSO, P. C.; VETTER, R. E. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em oito espécies arbóreas tropicais de floresta de terra firme (Amazônia). **Revista do Instituto Florestal**, v. 3, n. 2, p. 163-180, 1991.

- BOTOSSO, P. C.; VETTER, R. E.; TOMAZELLO FILHO, M. Periodicidade e taxa de crescimento de árvores de cedro (*Cedrela odorata* L.), jacareúba (*Calophyllum angulare* A.C. Smith) e muirapiranga (*Eperua bijiga* Mart. Ex Benth) da floresta de terra firme, em Manaus-AM. In: ROIG, F. A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 357-380.
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. The use of tree rings in tropical forest management: projecting timber yields of four bolivian tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 256-267, 2006.
- CALLADO C. H.; SILVA NETO, S. J.; SCARANO, F. R.; BARROS, C. B.; COSTA, C. G. Anatomic features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. **IAWA Journal**, v. 22, p. 29-42, 2001a.
- CALLADO, C. H.; SILVA NETO, S. J.; SCARANO, F. R.; COSTA, C. G. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees**, v. 15, p. 492-497, 2001b.
- CAMERON, R. J.; LEA, R. Band dendrometers or diameter tapes? **Journal of Forestry**, v. 78, p. 277-278, 1980.
- CARDOSO, N. S. **Caracterização da estrutura anatômica da madeira, fenologia e relações com a atividade cambial de árvores de teca (*Tectona grandis*) - Verbenaceae**. Piracicaba, 1991. 117 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- CHOWDHURY, K. A. Extension and radial growth in tropical perennial plants. In: MAHESHWARI, P. (Ed.). **Modern developments in plant physiology**. Delhi: Delhi University, 1958. p. 10-20.
- CORLETT, R. T. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, n. 1, p. 55-63, 1990.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. **Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg**, v. 37, p. 49-161, 1927.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. II. **Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg**, v. 38, p. 1-114, 1928.
- CUSTÓDIO FILHO, A.; FRANCO, G. A. D.; NEGREIROS, O. C.; MARIANO, G.; GIANNOTTI, E.; DIAS, A. C. Composição florística da vegetação arbórea da mata mesófila semidecídua: Estação Ecológica de Ibicatu, Piracicaba, S.P. **Revista do Instituto Florestal**, v. 6, p. 99-111, 1994.

- DAUBENMIRE, R. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 60, p. 147-170, 1972.
- DAY, F. P., Jr. Tree growth rates in the periodically flooded Great Dismal Swamp. **Castanea**, v. 50, p. 89-95, 1985.
- DÉTIENNE, P. Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 123-132, 1989.
- DÉTIENNE, P.; BARBIER, C.; AYPHASSORHO, H.; BETIN, F. Rythmes de croissance de quelques essences de Guyane Française. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 217, p. 63-76, 1988.
- DÉTIENNE, P.; MARIAUX, A. Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges de meliacées africaines. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 175, p. 53-61, 1977.
- DEVALL, M. S.; PARRESOL, B. R.; WRIGHT, S. J. Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in central Panama. **IAWA Journal**, v. 16, p. 411-424, 1995.
- DOWNES, G. M.; BEADLE, C.; GENSLER, W.; MUMMERY, D.; WORLEDGE, D. Diurnal variation and radial growth of stems in young plantation eucalypts. In: WIMMER, R.; VETTER, R. E. (Ed.). **Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects**. Wallingford: CABI, 1999. v. 1, p. 83-103.
- DÜNISCH, O.; BAUCH, J.; GASPAROTTO, L. Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Cedrela odorata* (Meliaceae). **IAWA Journal**, v. 23, n. 2, p. 101-119, 2002.
- FAHN, A.; BURLEY, J.; LONGMAN, K. A.; MARIAUX, A.; TOMLINSON, P. B. Possible contributions of wood anatomy to the determination of the age of tropical trees. In:
- BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. p. 83-100. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.
- FAHN, A.; WERKER, E. Seasonal cambial activity. In: IQBAL, M. (Ed.). **The vascular cambium**. Taunton: Research Studies Press, 1990. p. 139-157.

FERREIRA, L. **Periodicidade do crescimento e formação da madeira de algumas espécies arbóreas de florestas estacionais semidecíduas da região sudeste do Estado de São Paulo**. 2002. 103 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

FERREIRA-FEDELE, L.; TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; GIANOTTI, E. Periodicidade do crescimento de *Esenbeckia leiocarapa* Engl. (guarantã) em duas áreas da região sudeste do Estado de São Paulo. **Scientia Florestalis**, v. 65, p. 141-149, 2004.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-919, 1974.

GOURLAY, I. D. The definition of seasonal growth zones in some african *Acacia* species: a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 353-359, 1995.

HALL, R. C. A verneer tree-growth band. **Journal of Forestry**, v. 42, p. 742-743, 1944.

HEIDEMAN, P. D. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. **Journal of Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1059-1079, 1989.

HIGUCHI, N.; CHAMBERS, J. Q.; SILVA, R. P.; MIRANDA, E. V.; SANTOS, J.; IIDA, S.; PINTO, A. C. M.; ROCHA, R. M.; SOUZA, C. A. S. Uso de bandas metálicas e dendrômetros automáticos para definição do padrão de crescimento individual das principais espécies arbóreas da floresta primária da região de Manaus, Amazonas, Brasil. In: HIGUCHI, N.; SANTOS, J.; SAMPAIO, P. T. B.; MARENCO, R. A.; FERRAZ, J.; SALES, P. C.; SAITO, M.; MATSUMOTO, S. (Org.). **Projeto Jacaranda: fase II: pesquisas florestais na Amazônia Central**. Manaus: INPA, Coordenação de Pesquisas em Silvicultura Tropical, 2003. p. 55-68.

JACOBY, G. C. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 99-108, 1989.

JACOBY, G. C.; ARRIGO, R. D. d'. Teak (*Tectona grandis* L. F.): a tropical species of large-scale dendroclimatic potential. **Dendrochronologia**, v. 8, p. 83-98, 1990.

JALIL, N. R. A.; ITOH, T.; SAHRI, M. H.; JUSOH, M. Z. Periodicity of xylem growth of rubberwood (*Hevea brasiliensis*) grown in Malaysia. **Holzfoschung**, v. 52, n. 6, p. 567-572, 1998.

KÄTSCH, C.; AGUIRRE, O.; KRAMER, H. Untersuchungen des kurzfristigen Dickenzuwachses in ungleichaltrigen Mischbeständen Mexikos. **Forstarchiv**, v. 63, p. 66-73, 1992.

- KEELAND, B. D.; SHARITZ, R. R. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 23, p. 2454-2457, 1993.
- KILLMANN, W.; THONG, H. L. The periodicity of growth in tropical trees with special reference to Dipterocarpaceae: a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 329-335, 1995.
- KOMIYAMA, A.; INOUE, S.; ISHIKAWA, T. Characteristics of the seasonal diameter growth of twenty-five species of deciduous broadleaved trees. **Journal of the Japanese Forestry Society**, v. 69, p. 379-385, 1987.
- KORIBA, K. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall and the formation of resting bud. **Gardens Bulletin Singapore**, v. 17, p. 11-81, 1958.
- LIMING, F. G. Homemade dendrometers. **Journal of Forestry**, v. 55, p. 575-577, 1957.
- LISI, C. S.; TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; ROIG, F. A.; MARIA, V. R. B.; FERREIRA-FEDELE, L.; VOIGT, A. R. A. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **IAWA Journal**, v. 28, n. 3, 2007. No prelo.
- LUCHI, A. E. **Periodicidade de crescimento em *Hymenaea courbaril* L. e anatomia ecológica do lenho de espécies de mata ciliar**. 1998. 236 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MARCATI, C. R. **Sazonalidade cambial em espécies tropicais**. 2000. 147 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MARCATI, C. R.; ANGIALOSSY-ALFONSO, V.; EVERT, R. F. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). **IAWA Journal**, v. 27, n. 2, p. 199-211, 2006.
- MARIA, V. R. B. **Estudo da periodicidade do crescimento, fenologia e relação com a atividade cambial de espécies arbóreas tropicais de florestas estacionais semidecíduais** 2002. 126 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- MARIAUX, A. **Marques et rubans dendromètres**. Nogent-sur-Marne: Centre Technique Forestier Tropical, 1977. 10 p. (CTFT. Information technique, 238).

MARIAUX, A. **Nature et périodicité des cernes dans les arbres de zone tropicale sèche en Afrique de l'Ouest**. Nogent-sur-Marne: Centre Technique Forestier Tropical, 1979. 83 p.

MARIAUX, A. Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. p. 20-30. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.

MATTHES, L. A. F. **Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás (Campinas-SP)**. 1980. 209 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MEDWAY, L. Phenology of a tropical rain forest in Malaysian. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 4, p. 117-146, 1972.

MONASTERIO, M.; SARMIENTO, G. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semideciduous forest of the Venezuelan llanos. **Journal of Biogeography**, v. 3, p. 325-356, 1976.

MORELLATO, L.P.C. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. 1991. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MORELLATO, L. P. C. Phenological data, networks, and research: South America. In: SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: an integrative environmental science**. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 2003. p. 75-92.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: reserva de Santa Genebra**. Campinas: UNICAMP, 1995. 136 p.

MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823, 2000.

MYERS, B. A.; WILLIAMS, R. J.; FORDYCE, I.; DUFF, G. A.; EAMUS, D. Does irrigation affect leaf phenology in deciduous and evergreen trees of the savannas of northern Australia? **Australian Journal of Ecology**, v. 23, p. 329-339, 1998.

NJOKU, E. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. II. Observation on seedlings. **Journal of Ecology**, v. 52, p. 19-26, 1964.

- 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. 167-188, 1980.
- PALIWAL, G. S.; PRASAD, N. V. S. R. K.; SAJWAN, V. S.; AGGARWAL, S. K. Seasonal activity of cambium in some tropical trees. II. *Polyalthia longifolia*. **Phytomorphology**, v. 25, p. 478-484, 1975.
- PRÉVOST, M. F.; PUIG, H. Accroissement diamétral des arbres en Guyane: observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**. Section B, Adansonia, Botanique, n. 2, p. 147-171, 1981.
- PUMIJUMNONG, N.; ECKSTEIN, D.; SASS, U. Tree-ring research on *Tectona grandis* in northern Thailand. **IAWA Journal**, v. 16, p. 385-392, 1995.
- PUTZ, F. E. Aseasonality in Malaysian tree phenology. **Malaysian Forester**, v. 42, n. 1, p. 1-24, 1979.
- REICH, P. B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal of Botany**, v. 73, n. 2, p. 164-174, 1995.
- RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**, v. 21, p. 201-212, 2001.
- ROIG, F. A. Dendrocronología en los bosques del neotrópico: revisión y prospección futura. In: ROIG, F.A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 307-355.
- ROIG, F. A.; JIMENEZ OSORIO, J. J.; DIAZ, J. V.; LUCKMAN, B.; TIESSEN, H.; MEDINA, A.; NOELLEMEYER, E. J. Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. **Dendrochronologia**, v. 22, p. 187-193, 2005.
- SAKAI, S.; MOMOSE, K.; YUMOTO, T.; NAGAMITSU, T.; NAGAMASU, H.; HAMID, A. A.; NAKASHIZUKA, T. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 10, p. 1414-1436, 1999.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. **Revista de Biología Tropical**, v. 51, n. 3/4, p. 691-698, 2003.
- SANTOS, D. L.; TAKAKI, M. Fenologia de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 625-632, 2005.

SASS, U.; KILMANN, W.; ECKSTEIN, D. Wood formation in two species of Dipterocarpaceae in Peninsular Malaysia. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 371-384, 1995.

SCHAIK, C. P. Phenological change in a Sumatran rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 2, p. 327-347, 1986.

SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377, 1993.

SCHÖNGART, J.; JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; AYRES, J. M.; HÜTTERMANN, A.; WORBES, M. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the el niño-southern oscillation effect. **Global Change Biology**, v. 10, p. 683-692, 2004.

SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M. T. F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNA, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 581-597, 2002.

SHIOKURA, T. A method to measure radial increment in tropical trees. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 147-154, 1989.

STAHL, D. W. Effective strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. **IAWA Journal**, v. 20, p. 249-253, 1999.

STAHL, D. W.; MUSHOVE, P. T.; CLEVELAND, M. K.; ROIG, F. A.; HAYNES, G. A. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. **Forest Ecology Management**, v. 124, p. 217-229, 1999.

TABUCHI, R.; TAKAHASHI, K. The development of a new dendrometer and its application to deciduous broadleaf tree species in Hokkaido, northern Japan. **Journal of Sustainable Forestry**, v. 6, n. 1/2, p. 23-34, 1998.

TALORA, D. C.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 13-26, 2000.

TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; LISI, C. S. Análise e aplicação dos anéis de crescimento das árvores como indicadores ambientais: dendrocronologia e dendroclimatologia. In: MAIA, N. B.; MARTOS, H. L.; BARELLA, W. (Ed.). **Indicadores ambientais: conceitos e aplicações**. São Paulo: EDUC, 2001. p. 117-143.

TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; LISI, C. S. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronologia em regiões tropicais e subtropicais. In: ROIG, F.A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 381-431.

TOMLINSON, P. B.; LONGMAN, K. A. Growth phenology of tropical trees in relation to cambial activity. In: BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. p. 7-19. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.

VENUGOPAL, N.; KRISHNAMURTHY, K. V. Seasonal production of secondary xylem in the twigs of certain tropical trees. **IAWA Bulletin**, v. 8, p. 31-40, 1987.

VETTER, R. E. Growth periodicity and age of Amazonian tree species: methods for their determination. In: ROIG, F. A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 135-155.

VETTER, R. E.; BOTOSSO, P. C. Observações preliminares sobre a periodicidade e taxa de crescimento em árvores tropicais. **Acta Amazonica**, v. 18, n. 1/2, p. 189-195, 1988.

VETTER, R. E.; BOTOSSO, P. C. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 133-145, 1989.

WOLTER, K. E. A new method for marking xylem growth. **Forest Science**, v. 14, p. 102-104, 1968.

WORBES, M. Annual growth rings, rainfall - dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 3, p. 391-403, 1999.

WORBES, M. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 109-122, 1989.

WORBES, M. How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 337-351, 1995.

WORBES, M.; STASCHEL, R.; ROLOFF, A.; JUNK, W. J. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. **Forest Ecology and Management**, v. 173, p. 105-123, 2003.

WRIGHT, S. J.; SCHAİK, C. P. van. Light and phenology of tropical trees. **American Naturalist**, v. 143, n. 1, p. 193-199, 1994.



CAPÍTULO 4

Fenologia e a produção de sementes florestais

*Fátima C. M. Piña-Rodrigues
Juliana Muller Freire*

1. Introdução

A amostragem adequada da variabilidade de populações naturais para a produção de sementes florestais requer um planejamento cuidadoso, em especial em áreas altamente fragmentadas como as de floresta estacional. Isto porque, na colheita de sementes visando a programas de conservação e de restauração ambiental, o que se busca é amostrar não apenas a diversidade florística mas, principalmente, a variabilidade genética. Nesse sentido, é importante que os comportamentos fenológicos, assim como os mecanismos reprodutivos, mantenham-se de forma a reduzir os processos endogâmicos ou quaisquer outros que levem à redução dessa variabilidade. Por outro lado, na produção de sementes com fins de melhoramento genético, o que se pretende é um conhecimento dos mecanismos reprodutivos com vistas à sua aplicação no manejo do povoamento para o aumento da produtividade de sementes (FREIRE; PIÑA-RODRIGUES, 2006).

Independente do grupo sucessional, o sistema reprodutivo predominante para espécies arbóreas é a alogamia, onde a participação dos agentes bióticos promove a fecundação cruzada (BAWA, 1974). Dessa forma, tanto o seu sistema reprodutivo quanto o papel e o comportamento dos agentes bióticos na reprodução das plantas tropicais, são fatores que influenciam a distribuição da variabilidade nas populações.

Paralelamente, as plantas apresentam sazonalidade de florescimento e frutificação, os quais interferem nas taxas de cruzamento das populações e, conseqüentemente, na qualidade genética das sementes. Estimativas realizadas com marcadores moleculares permitiram mensurar essa troca gênica através da determinação das taxas de cruzamento (tm) em espécies arbóreas. Os valores obtidos correspondem a mais de 60 % dos cruzamentos oriundos de polinização aberta ($tm = 0,60$), ou seja, de pólen proveniente de outra planta sincronizada na mesma fenofase. Entretanto, o assincronismo entre plantas no florescimento, a ocorrência de polinização por diferentes agentes e o próprio padrão de visita dos polinizadores podem originar a produção de sementes numa mesma planta, tendo diferentes pais doadores de pólen. Esse fato tem sido confirmado através dos valores de correlação de paternidade (rp) que permitem avaliar a quantidade de cruzamentos aleatórios ou de autofecundação. Os resultados mostram que, mesmo em espécies de polinização aberta, a proporção de irmãos-completos é expressa por uma correlação de paternidade que varia entre 0,09 (baixa) a 0,93 (alta) (SEBBENN, 2006). Assim, no próprio indivíduo, as sementes produzidas podem ser meios-irmãos, irmãos-completos ou mesmo irmãos de autofecundação (SEBBEN, 2002), fatores que geram endogamia¹ e reduzem a variabilidade genética.

A polinização e a qualidade genética das sementes dependem da sincronicidade entre plantas, onde o número de indivíduos que florescem simultaneamente vai determinar o tamanho de vizinhança². Contudo, a densidade de plantas e o padrão de distribuição espacial dos indivíduos também vão interferir na forma em que se dá o fluxo de pólen entre plantas. Estudos realizados têm demonstrado que, em populações naturais,

¹ Processo resultante do cruzamento entre indivíduos aparentados gerando a produção de sementes endogâmicas em diferentes níveis: meios-irmãos, irmãos-completos e irmãos de auto-fecundação.

² O tamanho de vizinhança (Nv) é definido como um grupo equivalente a uma unidade panmítica dentro de uma distribuição contínua de indivíduos onde os cruzamentos ocorrem ao acaso, sendo afetada pelo número de indivíduos que trocam gene entre si (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996).

há uma correlação espacial entre a ocorrência de eventos reprodutivos, a distribuição de flores e plantas de diferentes sexos e o número de flores (THOMSON et al., 1997).

A densidade dos indivíduos em florescimento e a intensidade de florescimento em cada planta podem também interferir no fluxo de pólen entre plantas. Enquanto a densidade de plantas nas populações não afetou o cruzamento e a taxa de fecundação cruzada de *Astrocaryum mexicanum* (Araceae), polinizada por pequenos besouros (EGUIARTE et al., 1992), para *Cavanillesia platanifolia* (MURAWSKI; HAMRICK, 1991), auto-compatível e polinizada por morcego e mariposas e *Ceiba pentandra* (MURAWSKI; HAMRICK, 1991, 1992), rara e também polinizada por morcegos, foi observada a redução da fecundação cruzada quando cercada ou distanciada de poucos co-específicos em florescimento. Um dos estudos mais completos sobre densidade de plantas e distribuição da variabilidade genética foi realizado por Hamrick e Murawski (1990) quando comparou 16 espécies tropicais comuns com 13 outras mais raras, demonstrando que a menor variabilidade ocorreu nas de baixa densidade.

A redução na densidade de plantas e mesmo na intensidade de florescimento, além de estar correlacionada com a quantidade de auto-fecundação e de fecundação cruzada, também pode ser associada aos padrões de densidade e de comportamento dos polinizadores e suas áreas e distâncias de forrageamento. A existência de um padrão espacial de sincronismo de florescimento entre indivíduos e uma diferenciação espacial nas taxas de cruzamento, envolve uma questão significativa para a produção de sementes: como distribuir progênies no campo de modo a evitar que a sincronia entre plantas gere um padrão de fluxo de pólen concentrado entre plantas próximas? Qual a densidade de plantas a ser utilizada para favorecer a fecundação cruzada e reduzir o nível de parentesco nas sementes produzidas? A resposta a estas questões pode, em parte, ser buscada pelo entendimento da fenologia das espécies e do comportamento de seus polinizadores, além de seus papéis na distribuição da variabilidade genética entre e dentro das populações.

Neste trabalho, discutem-se alguns pontos da fenologia de espécies arbóreas que se destacam na produção de sementes. Para maiores informações sobre a interação planta-polinizador e seus impactos na distribuição da variabilidade genética, recomenda-se a leitura de Higa e Silva (2006).

2. Aspectos ecológicos e fenologia de espécies arbóreas

2.1. Definições empregadas

Em estudos fenológicos é comum a utilização de termos como “período”, “fase”, “intervalo” que muitas vezes confundem o leitor. Além disso, o detalhamento deve ser claro em relação a qual nível o autor se refere, sejam estes indivíduos, populações, indivíduos dentro de populações ou comunidades. Newstron et al. (1994) propuseram um sistema de classificação que colabora para a padronização dos termos e dos conceitos empregados. Na Tabela 1 são apresentados os critérios que serão utilizados no presente trabalho, adaptados da proposta sugerida pelos autores e de outras pesquisas.

Tabela 1: Critérios e definições empregadas para analisar as fenofases reprodutivas. Adaptado de Newstron et al. (1994), Pina-Rodrigues (1999) e Engel (2001).

Critério	Definição	Classe	Descrição
Frequência	Número de ciclos referentes à ocorrência de um evento dentro de uma unidade de tempo	Contínua	Quando o evento ocorreu continuamente ao longo de um ano no calendário (janeiro a dezembro)
Duração	Período de tempo em que uma unidade (indivíduo ou população) permanece na mesma fase ou fenofase	Sub-anual	O evento ocorreu mais de uma vez no ano
Época	Meses ou período da estação do ano em que o evento ocorre	Anual	Ocorreu apenas uma vez no ano
Sincronia	Refere-se à ocorrência simultânea de um mesmo evento entre indivíduos e/ou espécies da população estudada	Supra-anual	O evento ocorreu em intervalos (períodos de meses) superiores a um ano
		Curta	Permanece por menos de 30 dias
		Média	Maior que 30 e menor que 45 dias
		Longa	Permanece por tempo superior a 45 dias

2.2. A produção de sementes em espécies florestais

A produção de sementes florestais resulta do processo de transformação das gemas vegetativas em reprodutivas em resposta às condições climáticas, de solo e de disponibilidade de luz, nutrientes e água, ou outros fatores abióticos (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1992; FERRAZ et al, 1999; WIELGOLASKI, 2003; ÈREPINŠEK et. al., 2006). No entanto, esses processos são também influenciados por fatores bióticos, tais como as características genéticas dos indivíduos e suas interações com polinizadores e dispersores e outros efeitos evolutivos (RATHCKE; LACEY 1985; SCHAİK et al. 1993, WRIGHT; CALDERON, 1995).

Embora a precipitação e o suprimento de água estejam bastante integrados à ocorrência de eventos fenológicos das espécies tropicais (MORELLATO et al., 2000; ANGULO-SANDOVAL et al., 2004), a indução do florescimento em comunidades inteiras tende a ocorrer sincronizadamente após um período de seca prolongada seguida de chuvas intensas (BORCHET, 1996; BORCHET et al., 2002).

Vários estudos fenológicos têm se concentrado na abordagem mecanicista em que as fases reprodutivas são associadas a fatores abióticos como o clima (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1992; FOSTER, 1992; ALENCAR, 1994; FERRAZ et al., 1999; WIELGOLASKI, 2003). No que se refere à produção de sementes florestais, embora estudos pioneiros em condições tropicais confirmem a concentração da frutificação na estação úmida (ALENCAR et al. 1979; Alencar, 1994), outros com enfoque evolucionista mostram diferenciação da época de frutificação em função das síndromes de dispersão (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1992; KNOWLES; PARROTA, 1997). Enquanto frutos secos indeiscentes concentram a frutificação e maturação na estação seca, quando a abertura e liberação das suas sementes são favorecidas, espécies com frutos zoocóricos têm a frutificação mais distribuída ao longo do ano, porém com picos de produção no período úmido (PIÑA-RODRIGUES; AGUIAR, 1993; ENGEL, 2001). Por exemplo, em área de floresta estacional decidual baixo montana, o maior número de espécies florestais com frutos secos e síndrome abiótica (anemocoria, baro e autocoria) apresentou

maturação e dispersão de sementes de agosto a setembro, no período seco, enquanto as dispersas por animais foram observadas produzindo continuamente (Figura 1). Segundo Janzen (1983), o fato de tecidos com composição e origens distintas, como o fruto e a semente, apresentarem um processo similar que leva à sua maturação e dispersão em época adequada ao estabelecimento é, por si só, um indicativo do efeito de processos evolutivos na ocorrência destes eventos.

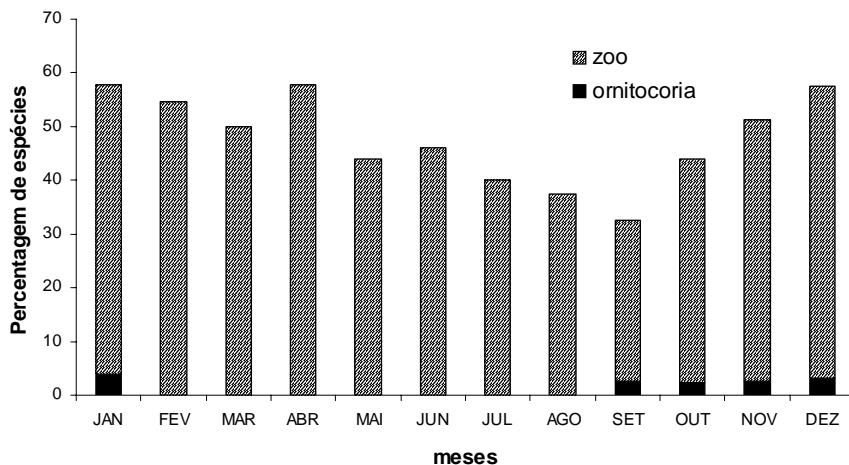
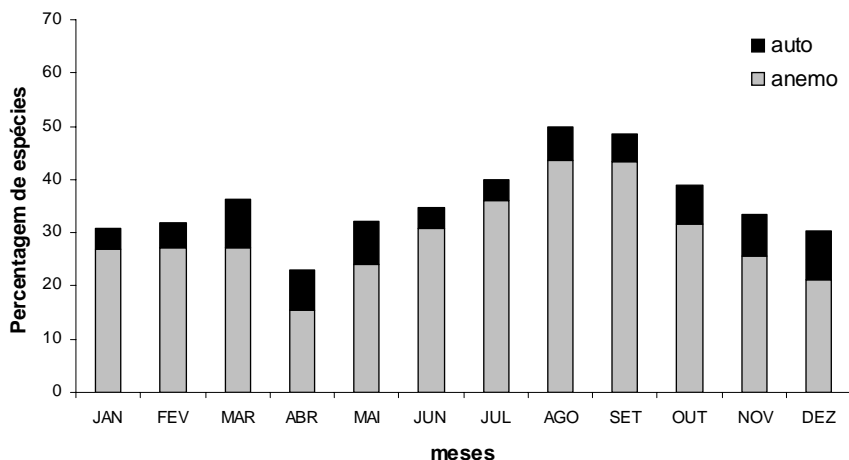


Figura 1: Percentagem de espécies (n = 96) por síndrome de dispersão apresentando frutos. Dados baseados em período de 15 anos de observações fenológicas em área de floresta estacional decidual baixo montana, em Linhares, ES. Zôo = zoocoria; auto = autocoria; baro = barocoria.

A formação de um novo tecido, o esporófito, depende da obtenção de nutrientes para o seu desenvolvimento (BUCKERIDGE et al., 2004) e maturação (EGLI, 1998). Parte dos nutrientes requeridos são provenientes do processo fotossintético das folhas e dos próprios frutos, mas grande quantidade de nitrogênio e outros compostos minerais são absorvidos pelas raízes, diretamente dos solos (CASTRO et al., 2004). A disponibilização de recursos no solo é oriunda do processo de ciclagem de nutrientes a partir do material depositado na serrapilheira. Este é um dos mais importantes processos de transferência de nutrientes nos ecossistemas florestais tropicais (MARTINS; RODRIGUES, 1999).

A fertilidade do solo, seja oriunda da decomposição da biomassa ou da adubação mineral, tem sido associada ao aumento da produção de sementes em cultivos agrícolas (SILVA et al., 1992; AMBROSANO et al., 1999; DOURADO et al., 2001); todavia, em espécies florestais, esta questão merece ainda estudos e foram poucas as pesquisas no tema a partir da década de 1990, a maioria concentrada em espécies de regiões temperadas (BJORKBOM et al., 1978; TURKINGTON et al., 1998). Contudo, sabe-se que a produção de sementes em consequência da iniciação floral é maior em locais mais férteis (KRUGMAN; JENKINSON, 1974; MORA et al., 1981).

Partindo-se do princípio que a fertilidade dos solos e a disponibilização de nutrientes podem interferir no processo de produção de sementes, por conseguinte, espera-se que os processos fenológicos relacionados à deposição de serrapilheira possam afetar a capacidade reprodutiva das espécies. Considerando que a serrapilheira representa a maior entrada de nutrientes nos solos (LOUZADA et al., 1997), a interpretação dos processos fenológicos reprodutivos associadas à ciclagem de nutrientes permite uma visão mais integrada de seus potenciais efeitos na produção de sementes.

A sazonalidade da deposição de serrapilheira tem sido observada em vários estudos na Floresta Atlântica (POGGIANI; MONTEIRO JÚNIOR, 1990; WERNECK et al., 2001; DIAS et al., 2002; ARAÚJO, 2002), com maior aporte no final da estação

seca. Esse comportamento foi atribuído ao estresse hídrico (MARTINS; RODRIGUES, 1999), a impactos mecânicos da chuva (LEITÃO FILHO et al., 1993), à composição de espécies e sua deciduidade assim como à fatores relativos à competição intra-específica por água e nutrientes (MACHADO et al., 2007). Estes resultados concordam com a afirmação de Vogt et al. (1986), segundo os quais a produção de serrapilheira pode estar relacionada com o comportamento perene ou decíduo das árvores e, nem sempre, com fatores climáticos.

Em um estudo conduzido em área de floresta ombrófila densa montana, Piña-Rodrigues et al. (2006) afirmam que valores de temperatura máxima acima de 25 °C reduziram em 50 % o número de espécies no estágio abscisão foliar, estimularam a produção de sementes e aceleraram a maturação dos frutos. Segundo os autores, o aumento progressivo da temperatura média na região vem induzindo as plantas a entrar em um processo de exaustão pelo uso de nutrientes para a reprodução, sem que haja tempo para a reposição dos nutrientes pela serrapilheira. Caso este padrão se mantenha, os autores sugerem que pode ocorrer forte impacto na dinâmica de nutrientes da comunidade estudada e exaustão dos indivíduos, levando a uma “morte precoce” da floresta.

Em um panorama como o atual em que o aquecimento global deixou de ser uma hipótese e se transformou em um fato, questões como estas envolvendo a produção de sementes e os padrões cíclicos de deposição de serrapilheira tornam-se críticos para a manutenção da diversidade de nossas florestas e de sua sustentabilidade. Esta é uma questão que demanda estudos em longo prazo, mas que infelizmente requer ações em curto espaço de tempo.

2.3. A temporalidade da produção de sementes em espécies florestais

Uma análise mais detalhada sobre a produção de sementes mostra que um dos complicadores para a determinação dos fatores indutores das fenofases é a dificuldade de identificação do momento em que ocorre a iniciação das gemas. Wesenberg (2004) observou que, para algumas espécies, obtinham-se maiores

correlações com o florescimento quando se utilizavam dados climáticos de dois a três meses antes da visualização das primeiras flores. Isto indica que a indução das gemas florais se deu neste período e não naquele em que foi constatada a presença dos primeiros botões florais.

Enquanto para espécies de clima temperado, em especial *Gimnospermae*, o tempo entre a iniciação das gemas e a produção de sementes pode variar de 12 a 18 meses, como nos gêneros *Tsuga* e *Picea*, *Pinus* e *Eucalyptus* sp. (MORA et al., 1981) Em regiões tropicais, este intervalo tem sido reportado como menor (PIÑA-RODRIGUES; AGUIAR, 1993). Em condições tropicais, algumas espécies tendem a apresentar períodos de reprodução¹ mais extensos, contudo inferiores aos observados em climas frios. Esses intervalos variam conforme a região, estendendo-se de dias como para *Tabebuia roseo-alba* (Ridl.) Sand ou mais de 12 meses como *Clarisia racemosa* (> 6 meses), *Caesalpinia echinata* Lam. (>8 meses) ou *Bertholettia excelsa* (e" 10 meses) (RioEsBa, 2007).

Em termos de fenologia e produção de sementes, a duração da fase reprodutiva e a sua freqüência de ocorrência são fatores determinantes para o planejamento da colheita. Espécies com intervalos curtos (< 30 dias) demandam maior assiduidade de visita do colhedor, o que gera maior custo de produção. Se o curto período de frutificação estiver associado à presença de frutos deiscentes e sementes de curta longevidade natural (*p.ex.* espécies do gênero *Tabebuia*), a observação deve ser mais constante para reduzir as perdas de sementes por dispersão natural e a redução de sua capacidade germinativa.

Embora períodos mais curtos de floração e frutificação sejam mais associados a espécies de estádios sucessionais iniciais, estudo fenológico conduzido ao longo de 15 anos, em área de floresta ombrófila densa², mostrou que, do total de 96 espécies

¹ Refere-se ao espaço de tempo compreendido entre a observação dos primeiros botões florais e a maturação e dispersão das sementes.

² Dados não publicados da Reserva Natural da Vale do Rio Doce (Linhares, ES).

analisadas, não houve diferença significativa na duração média da fase reprodutiva para as espécies clímax ($\mu = 9,5 \pm 2,6$ meses), secundárias ($\mu = 7,6 \pm 3$ meses) e pioneiras ($\mu = 10,6 \pm 2,8$ meses). Porém, ao se analisar isoladamente os eventos reprodutivos, a duração do florescimento foi maior para as pioneiras (Figura 2).

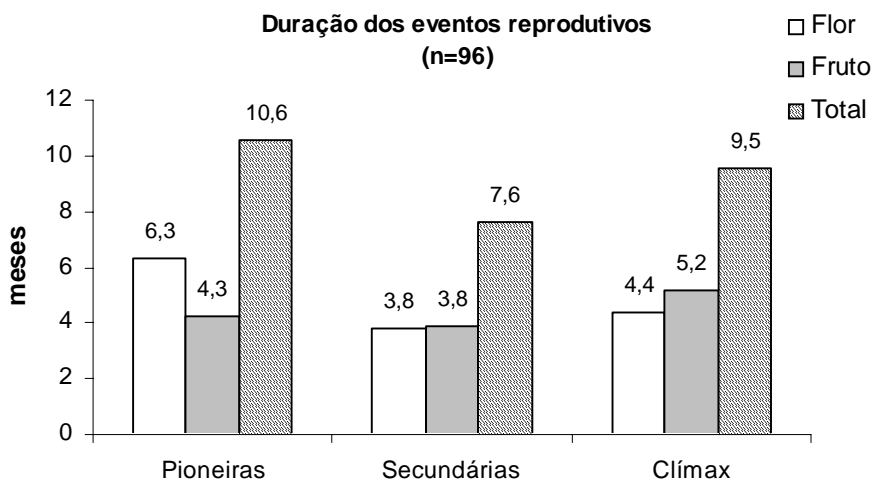


Figura 2: Duração média em meses do florescimento e frutificação de espécies florestais (n = 96) ocorrentes em área de floresta ombrófila densa, no Espírito Santo. Intervalo compreendido entre 1997 e 2007.

A duração do florescimento e a sincronização entre indivíduos têm sido comportamentos bastante discutidos na literatura, sendo atribuídos a mecanismos de redução da variabilidade intra-específica na fase reprodutiva (OPLER et al. 1976; AUGSPURGER, 1981; 1983; GUITIÁN; SANCHEZ, 1992) ou mesmo de atração e manutenção do polinizador na área, aumentando o potencial de cruzamentos, o número doadores de pólen e a produção de sementes (CÁRCOVA et al., 2000; MÉNDEZ; DIÁZ, 2001; HERRERO, 2003). Contribuindo para essa discussão, Almeida-Neto e Lewinshon (2004) observaram que o número total de flores e a sincronia entre e dentro de indivíduos foram espacialmente correlacionados, o que pode ter consequências ecológicas e genéticas no comportamento do polinizador e no fluxo de pólen, afetando, portanto, a estrutura

genética da população. Segundo os autores, uma das hipóteses para explicar a similaridade de florescimento entre indivíduos próximos pode ser a probabilidade de maior grau de parentesco entre eles do que entre aqueles distribuídos mais distantes, ao acaso. Para tanto, haveria uma alta herdabilidade das características fenológicas, com uma forte influência do genótipo nos processos fenológicos.

No caso das pioneiras, estas tendem a colonizar clareiras que surgem estocasticamente na floresta; assim sendo, a floração sincrônica entre indivíduos, seja esta de caráter herdável ou não, pode aumentar seu sucesso reprodutivo, mas simultaneamente, promover a ocorrência de endogamia. Porém de um modo geral, em espécies arbóreas, as características reprodutivas favorecem a manutenção de altos níveis de variabilidade genética, que geram redução dos cruzamentos aparentados (SEBBENN, 2006). Logo, uma maior extensão ou mesmo sincronia no florescimento, atraindo maior número de polinizadores, pode favorecer os cruzamentos e a produção de suas sementes, mesmo que isto não evite totalmente a produção de sementes endogâmicas (SEBBENN, 2002).

As pioneiras são classificadas como r-estrategistas *sensu* Grime (2001), pois investem mais energia nos processos reprodutivos (HILL; HILL, 2001). Confirmando essa característica, de maneira geral, não apresentam problemas em relação à produção de sementes, obtendo-se uma alta quantidade de forma regular (KAGEYAMA; VIANA, 1989; FERRAZ et al., 2004) por longos períodos (e" 3 meses) (PIÑA-RODRIGUES; AGUIAR, 1993).

Todo esse conjunto de estratégias fenológicas: sincronismo de florescimento, maior duração e regularidade no processo de florescimento e de produção de sementes podem ser apontadas como algumas das características reprodutivas citadas por Sebbenn (2006) que contribuem para a manutenção de altos níveis de variabilidade intra e inter-populacional nas espécies pioneiras. Apesar disso, para a colheita de sementes de espécies pioneiras, deve-se considerar que o efeito do sincronismo de florescimento entre plantas contribui para cruzamentos aparentados a curtas

distâncias. Na prática, a recomendação é que as sementes devam ser colhidas de árvores localizadas distantes entre si, pelo menos 100 m (HIGA; SILVA, 2006; SEBBENN, 2006).

Por outro lado, a produção de sementes das espécies clímax tem sido reportada como irregular, com quantidades variáveis anualmente, ocorrência de anos “gordos” de produção (*mast years*), com maturação irregular entre e dentro de indivíduos (PIÑA-RODRIGUES; AGUIAR, 1993). Em estudo realizado por Ferraz et al. (2004) em floresta tropical úmida na Amazônia, a maioria das espécies (81 %) apresentava características de grupos sucessionais mais tardios (secundárias, oportunistas e clímax) onde 58 % frutificaram anualmente e 42 % foram irregulares, com padrões supra-anuais. Comportamento semelhante foi obtido por Engel (2001) em floresta tropical estacional baixo-montana, em Linhares, ES. Das 41 espécies observadas, a maioria de estádios sucessionais mais tardios, 68 % apresentaram padrão de floração e frutificação anual, sendo que 32 % das espécies foram irregulares.

2.4. Estudo de caso preliminar

Na pesquisa em fenologia, um dos desafios é a separação ou identificação dos efeitos dos fatores bióticos e abióticos na ocorrência dos eventos. Porém, nos últimos anos, o uso mais difundido de ferramentas de análise multivariada permitiu um avanço nesta abordagem.

Como contribuição a essa questão, são aqui apresentados os resultados ainda preliminares de um estudo que vem sendo desenvolvido em área de floresta estacional decidual. O objetivo inicial foi identificar as características ecológicas que mais influenciaram os padrões de florescimento e frutificação na população.

As relações entre as características ecológicas referentes ao grupo ecológico (pioneiras, secundárias, climax), síndromes de polinização e dispersão e a presença de dormência foram correlacionadas com a duração e a frequência de florescimento e frutificação de 84 espécies florestais. As observações fenológicas

compreenderam um período de 10 anos de colheita de sementes¹. As características foram transformadas em variáveis categóricas (síndromes e grupo ecológico) e quantitativas (*duração*: número de meses de ocorrência do evento; *freqüência*: número de vezes de ocorrência do evento por ano). Para analisar se as espécies apresentavam relação entre o comportamento de frutificação e as características ecológicas, os dados foram ordenados pelo método de Bray-Curtis, empregando-se o método de distância euclidiana para determinar as distâncias entre pontos.

Do total, 67 % (n= 56) das espécies apresentaram a duração ou a freqüência do processo de frutificação influenciados pelas características ecológicas das espécies (Figura 3). O eixo 1 representou a maior concentração de variação obtida dos dados (40,6 %), estando mais correlacionado com as características relativas à sua biologia reprodutiva, ou seja, síndrome de polinização ($r = 0,49$), presença de dormência ($r = 0,47$), dispersão ($r = 0,45$) e grupo ecológico ($r = 0,44$). As espécies envolvidas com o círculo pontilhado representam aquelas cujo comportamento de ocorrência dos eventos de florescimento e frutificação foi mais influenciado pelas suas características ecológicas relacionadas a sua biologia reprodutiva.

¹ Dados não publicados. Projeto Rede Sementes. UFSCar-Sorocaba.

Eixo2

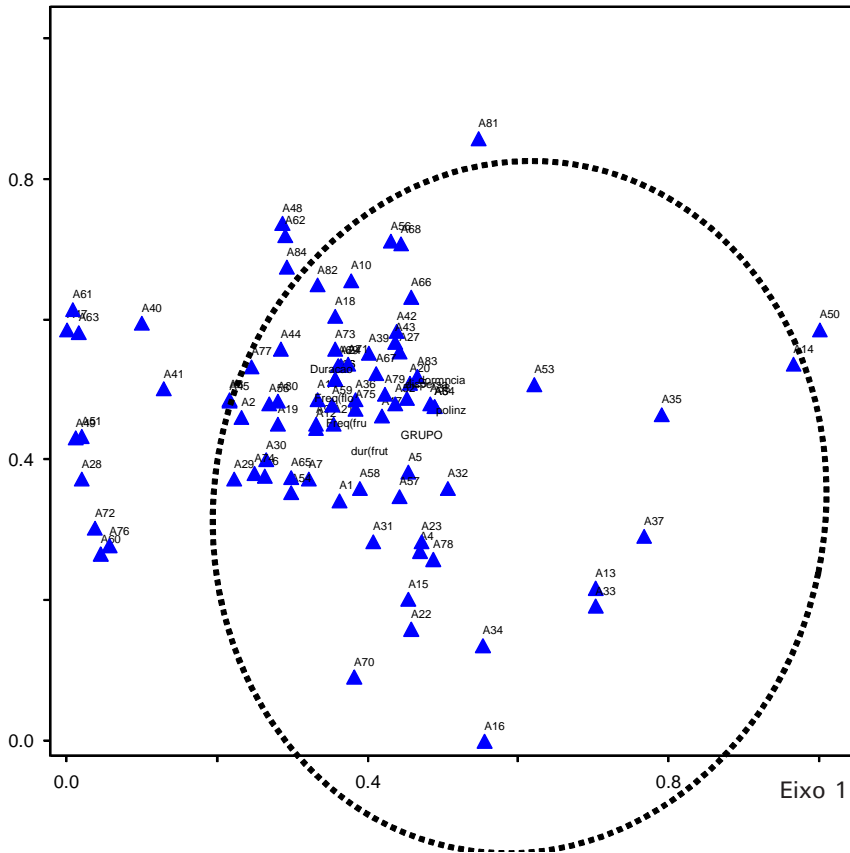


Figura 3: Ordenamento das variáveis ecológicas (síndrome de polinização, dispersão, dormência e grupo ecológico) em relação à frequência e duração do evento de frutificação nos anos de 1992 a 2002, na região de Linhares, ES. A maior parte da variação dos dados é representada pelo Eixo 1, explicada pelos valores de *eigenvalue* para os fatores polinização ($r = 0,49$), presença de dormência ($r = 0,47$), dispersão ($r = 0,45$) e grupo ecológico ($r = 0,44$). Círculo pontilhado envolve o conjunto de espécies cujo comportamento de frutificação (duração em meses e frequência) esteve mais correlacionado com suas características referentes ao grupo ecológico, síndromes de polinização, dispersão e presença de dormência nas sementes.

Embora os dados apresentados sejam preliminares, verifica-se a tendência de que os eventos ligados à produção de sementes de espécies arbóreas não podem ser analisados de forma isolada. Considerando que grande parte destas espécies está ainda em estado “selvagem”, evidencia-se a importância de que a produção de sementes deixe de ser abordada e tratada apenas em relação aos fatores tecnológicos e se ampliem as pesquisas sobre a ecologia das espécies.

Referências

- ALENCAR, J. C. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, Manaus, AM. **Acta Amazonica**, n. 24, n. 2/3, p.161-182, 1994.
- ALENCAR, J. C., ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 9, p. 163-198, 1979.
- ALMEIDA-NETO, M.; LEWINSOHN, T. M. Small-scale spatial autocorrelation and the interpretation of relationships between phenological parameters. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, n. 4, p. 561–568, 2004.
- AMBROSANO, E. J.; AMBROSANO, G. M. B.; WUTKE, E. B.; BULISANI, E. A.; MARTINS, A. L. M.; SILVEIRA, L. C. P. Efeitos da adubação nitrogenada e com micronutrientes na qualidade de sementes do feijoeiro cultivar IAC-Carioca. **Bragantia**, Campinas, v. 58, n. 2, p. 393-399, 1999.
- ANGULO-SANDOVAL, P.; FERNANDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J. K.; AIDE, T. M. Changes in patterns of understory leaf phenology and herbivory following hurricane damage. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 60-67, 2004.
- ARAÚJO, R.S. **Chuva de sementes e deposição de serrapilheira em três sistemas de revegetação de áreas degradadas na Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ)**. 2002. 92 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2002.
- AUGSPURGER, C. K. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica**, v. 15, n. 4, p. 257-267, 1983.
- AUGSPURGER, C. K. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). **Ecology**, v. 62, n. 3, p. 775-788, 1981.
- BAWA, K. S. Breeding system of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, Lawrence, v. 28, p. 85-92, 1974.

BJORKBOM, J. C.; AUCHMOODY, L. R.; DORN, D. E. **Influence of fertilizer on seed production in Allegheny Hardwood stands**. Broomall: USDA, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, 1979. (USDA. For. Serv. Research Paper NE-439).

BORCHET, R. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collection. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 1, p. 65-80, 1996.

BORCHET, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p.27-39, 2002.

BUCKERIDGE, M. S.; AIDAR, M. P. M.; SANTOS, H. P.; TINÉ, M. A. S. Acúmulo de reservas. In: FERREIRA, A. G.; BORGHETT, F. (Org.). **Germinação: do básico ao aplicado**. São Paulo: Artmed, 2004. p. 31-50.

BUCKERIDGE, M.S.; AIDAR, P.P.M.; SANTOS, H.P.; TINÉ, M.A.S. Acúmulo de reservas. In: FERREIRA, A.G; BORGHETTI, F. (Ed.). **Germinação: do básico o aplicado**. São Paulo: ARTMED. 2004. p. 31-50.

CÁRCOVA, J.; URIBELARREA, M.; BORRAS, L.; OTEGUI, M. E.; WESTGATE, M. E. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in Maize. **Crop Science**, v. 40, p. 1056-1061, 2000.

ÈREPINŠEK, Z.; KAJFE•BOGATAJ, L.; BERGANT, K. Modelling of weather variability effect on fitophenology. **Ecological Modelling**, v. 194, n. 1-3, p. 256-265, 2006.

DIAS, H. C. T.; FIGUEIRA, M. D.; SILVEIRA, V.; FONTES, M. A. L.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; SCOLFORO, J. R. S. Variação temporal de nutrientes na serapilheira de um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, MG. **Revista Cerne**, v. 8, n. 2, p. 1-16, 2002.

DOURADO, M. C.; SILVA, T. R. B.; BOLONHEZI, A. C. Matéria seca e produção de grãos de *Crotalaria juncea* submetida à poda e adubação fosfatada. **Scientia Agricola**, v. 58, n. 2, p. 287-293, 2001.

EGLI, D. B. **Seed biology and the yield of grain crops**. Wallingford: CAB International, 1998. 178 p.

EGUIARTE, L. E.; PEREZ-NASSER, N.; PINERO, D. Genetic structure, outcrossing rate, and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. **Heredity**, v. 69, p. 217-228, 1992.

- ENGEL, V. E. **Estudo fenológico de espécies arbóreas de uma floresta tropical em Linhares, ES**. 2001. 137 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2001.
- FERRAZ, I. D. K.; LEAL FILHO, N.; IMAKAWA, A. M.; VARELA, V. P.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra-firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 4, p. 621-633, 2004 .
- FOSTER, R. B. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. In: LEIGH, E. G.; RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (Ed.). **Ecología de un bosque tropical**. Balboa: Smithsonian Tropical Research Institute, 1992. p. 219-241.
- FREIRE, J. M.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. Polinização de espécies florestais e suas implicações para a produção de sementes. In: HIGA, A. R.; SILVA, L. D. **Pomar de sementes de espécies florestais nativas**. Curitiba: FUFPEF, 2006. p. 139-182,
- GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. Wiley: Chichester, 2001. 222 p.
- GUITIÁN, J.; SÁNCHEZ, J.M. Flowering phenology and fruit set of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae). **International Journal of Plant Science**, v. 153, p. 409-412, 1992.
- HAMRICK, J. L.; MURAWSKI, D.A. The breeding structure of tropical tree populations. **Plant Species Biology**, Sapporo, v. 5, p. 157-165, 1990.
- HERRERA, C. M.; JORDANO, P.; GUITIAN, J.; TRAVESET, A. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. **The American Naturalist**, v. 152, n. 4, p. 576-594, 1998.
- HERRERO, M. Male and female synchrony and the regulation of mating in flowering plants. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 358, p.1019-1024, 2003.
- HIGA, A. R.; SILVA, L. D. **Pomar de sementes de espécies florestais nativas**. Curitiba: FUFPEF, 2006. 266 p.
- HILL, J. L.; HILL, R. A. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. **Progress in Physical Geography**, v. 25, n. 3, p. 326-354, 2001.
- JANZEN, D. H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**, v. 21, p. 620-627, 1967.

- JANZEN, D. H. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In: FUTUYMA, D. J.; SLATKIN, D. (Ed.). **Coevolution**. Sunderland: Sinauer Associates, 1983. p. 232-262.
- KAGEYAMA, P. Y.; VIANA, V. M. Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE TECNOLOGIA DE SEMENTES FLORESTAIS, 2., 1989, Atibaia. **Anais...** São Paulo: Instituto Florestal: Secretaria do Meio Ambiente, 1991. p. 197-215. (Série documentos).
- KNOWLES, O. H.; PARROTA, J. A. Phenological observations and tree seed characteristics in an equatorial moist forest at Trombetas, Para State, Brazil. In: LEITH, H.; SCHWARTZ, M. D. **Phenology in seasonal climates I**. Leiden: Backhuys Publ., 1997. p. 67-84.
- KRUGMAN, S. L.; STEIN, W. I.; SCHMITT, D. M. Seed biology. In: SCHOPMEYER, C. S. (Coord.). **Seeds of woody plants in the United States**. Washington: USDA, Forest Service, 1974. p. 5-40. (USDA. Agriculture handbook, N° 450).
- LEITÃO-FILHO, H. F.; PAGANO, S. N.; CESAR, O.; TIMONI, J. L.; RUEDA, J. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão**. São Paulo: EDUSP, 1993. 184 p.
- LOUZADA, M. A. P., CURVELO, A., BARBOSA, C. H. J.; GARAY, I. O aporte de matéria orgânica ao solo: quantificação específica em área de floresta atlântica de Tabuleiros. **Leandra**, Rio de Janeiro, v. 12, p. 27-32, 1997.
- MACHADO, M. R.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; PEREIRA, M. G. Produção de serrapilheira como bioindicador de recuperação em plantio adensado de revegetação. **Revista Árvore**, v. 31, n. 3, 2007. No prelo.
- MARTINS, S. V.; RODRIGUES, R. R. Produção de serrapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 3, p. 405-412, 1999.
- MARTINS, S. V.; RODRIGUES, R. R. Produção de serrapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, n. 3, p. 405-412 1999.
- MÉNDEZ, M.; DIAZ, A. Flowering dynamics in *Arum italicum* (Araceae): relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context of fruit initiation. **American Journal of Botany**, v. 88, p. 1774-1780, 2001.
- MORA, A. L.; PINTO JUNIOR, J. E.; FONSECA, S. M.; KAGEYAMA, P. Y. Aspectos da produção de sementes de espécies florestais. **IPEF, Série Técnica**, v. 2, n. 6, p. 1-60, 1981.

MORELLATO, L. P.; LEITÃO FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Campinas: Ed. da UNICAMP: FAPESP, 1992. p. 112-140.

MORELLATO, L. P.; TALORA, D. C.; TAKAHASHI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPARRO, B. B. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 811-823, 2000.

MURAWSKI, D. A.; HAMRICK, J. L. The effect of density of flowering individuals on mating system of nine tropical species. **Heredity**, v. 67, p. 167-174, 1991.

MURAWSKI, D. A.; HAMRICK, J. L. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. **Biotropica**, v. 24, p. 99-101, 1992.

NEWSTRON, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification of plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 2, n. 2, p.141-159, 1994.

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, n. 3, p. 231-236, 1976.

PEREIRA, T. S.; MANTOVANI, W. Maturação e dispersão de *Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naud. na Reserva Biológica de Poço das Antas, Município de Silva Jardim, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, n. 3, p. 335-348, 2001.

PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. **Ecologia reprodutiva e conservação de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região do estuário amazônico**. 1999. 283 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; AGUIAR, I. B. Maturação de sementes florestais. In: AGUIAR, I. B.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B. (Coord.). **Sementes florestais tropicais**. Brasília: ABRATES, 1993. p. 137-174.

PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; FIGUEIREDO, E.; PINHEIRO, C. M. Fenologia de comunidades em fragmentos no domínio da floresta ombrófila densa montana em Teresópolis, RJ: (I) efeito dos fatores abióticos. In: jornada de iniciação científica, 15., 2005, Seropédica. **Anais...Seropédica**: Editora UFRRJ, 2005.

POGGIANI, F.; MONTEIRO JÚNIOR, E. S. Deposição de folheto e retorno de nutrientes ao solo de uma floresta estacional semidecídua, em Piracicaba (Estado de São Paulo). In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6., 1990, Campos do Jordão. **Anais...** São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1992. p. 596-602.

RATHCKE, B.; LACEY, E. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179-214, 1985.

REDE MATA ATLÂNTICA DE SEMENTES FLORESTAIS DOS ESTADOS DO RIO DE JANEIRO, ESPÍRITO SANTO E BAHIA. **Banco de dados de sementes de espécies florestais**. [S.l.: s.n., 2007?]. Disponível em: <<http://www.rioesba.org.br>>. Acesso em: 20 ago 2007.

SCHAIK, C. P. van; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forest: adaptatives significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-357, 1993.

SEBBENN, A. M. Número de árvores matrizes e conceitos genéticos na coleta de sementes para reflorestamentos com espécies nativas. **Revista do Instituto Florestal**, v. 14, p. 115-132, 2002.

SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução em espécies arbóreas tropicais e suas implicações para a seleção de árvores matrizes para reflorestamentos ambientais. In: HIGA, A. R.; SILVA, L. D. **Pomar de sementes de espécies florestais nativas**. Curitiba: FUPEF, 2006. p. 93-138.

SILVA, J. A.; SILVA, D. B.; JUNQUEIRA, N. T. V.; ANDRADE, L. R.M. **Coleta de sementes, produção de mudas e plantio de espécies frutíferas nativas dos cerrados**: informações exploratórias. Planaltina, DF: EMBRAPA-CPAC, 1992. 23 p.

SILVEIRA, N. D.; PEREIRA, M. G.; POLIDORO, J. C.; TAVARES, S. R. L.; MELLO, R. B. Aporte de nutrientes e biomassa via serrapilheira em sistemas agroflorestais em Paraty (RJ). **Ciência Florestal**, v. 17, n. 2, p. 129-136, 2007.

THOMSON, J. D.; DENT-ACOSTA, S.; ESCOBAR-PARAMO, P.; NASON, J. D. Within-crown flowering synchrony in strangler figs and its relationship to allofusion. **Biotropica**, v. 29, n. 3, p. 291-297, 1997.

TURKINGTON, R.; JOHN, E.; KREBS, C. J.; DALE, M. R. T.; NAMS, V. O.; BOONSTRA, R. BOUTIN, S.; MARTIN, K.; SINCLAIR, A. R. E.; SMITH, J. N. M. The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in Northwestern Canada. **Journal of Vegetation Science**, v. 9, n. 3, p. 333-346, 1998.

VOGT, K. A.; GRIER, C. C.; VOGT, D. J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. **Advances in Ecological Research**, v. 15, p. 303-378, 1986.

WERNECK, M. S.; PEDRALI, G.; GIESEKE, L. F. Produção de serrapilheira em três trechos de uma floresta semidecidual com diferentes graus de perturbação na Estação Ecológica de Tripuí, Ouro Preto, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 2, p. 195-198, 2001.

WESEMBERG, J. **Blühphänologie im Kronenraum eines tropischen Tieflandregenwaldes am Oberen Orinoko, Amazonas, Venezuela**. 2002. Tese (Doutorado em Botânica) - Der Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie der Universität Leipzig Eingereichte, Leipzig.

WIELGOLASKI, F. E. Climatic factors governing plant phenological phases along a Norwegian fjord. **International Journal of Biometeorology**, v. 47, n. 4, p. 213-220, 2003.

WRIGHT, S. J.; CALDERON, O. Phylogenetic patterns among tropical phenologies. **The Journal of Ecology**, v. 83, n. 6, p. 937-948, 1995.



CAPÍTULO 5

Fenologia no limite sul da região tropical: padrões e algumas interpretações

Márcia C. M. Marques

A relação entre fenologia de plantas e clima tem sido documentada em diversos trabalhos realizados, tanto em regiões de clima tropical quanto sub-tropical (ARROYO et al., 1981; WRIGHT; SCHAIK, 1994; RIVERA; BORCHERT, 2001). Variações no comprimento do dia que, por sua vez, influenciam a temperatura e a precipitação são, em geral, fortemente relacionadas com as mudanças nas fenofases vegetais (MORELLATO et al., 2000; MARQUES et al., 2004). Portanto, mesmo dentro de uma mesma unidade climática (por exemplo, na região inter-tropical) é possível esperar que o gradiente latitudinal influencie o clima e, conseqüentemente, a fenologia das plantas.

Embora as variações estacionais em regiões de clima tropical sejam relativamente menos pronunciadas (quando comparadas, por exemplo, com regiões temperadas), plantas tropicais respondem de maneira variada às mudanças climáticas. Nas florestas tropicais, a sazonalidade nos padrões fenológicos tem sido associada com a disponibilidade hídrica local. Por exemplo, em locais onde a sazonalidade na precipitação é pronunciada, a época seca determina a fenologia (REICH; BORCHERT 1984). Nestes, a queda de folhas está normalmente relacionada ao período de menor precipitação (DAUBENMIRE, 1972; FRANKIE et al., 1974) e a brotação ao início da estação chuvosa (FOURNIER, 1976). A produção de flores inicia-se junto com a brotação, na época das chuvas (CROAT, 1975), ou é

deslocada para o período seco (FOURNIER; SALAS 1966). A consistência do fruto e o modo de dispersão determinam a época de frutificação das espécies, geralmente na época seca, para os frutos anemocóricos, e na úmida ou ao longo de todo o ano para os zoocóricos (FOSTER, 1982). Por outro lado, em locais onde a sazonalidade é baixa, as plantas tendem a apresentar padrões fenológicos menos conspícuos (HILTY, 1980).

A maior parte do território brasileiro encontra-se dentro da zona tipicamente inter-tropical (aproximadamente 80 %) e uma menor porção em zona sub-tropical. Nestas condições, o gradiente latitudinal a partir do Equador gera variação nas condições climáticas que, em direção ao sul, alterna-se do clima tropical ao sub-tropical. Considerando-se que as diferenças intra- anuais no fotoperíodo aumentam de acordo com a latitude (TER STEEGE; PERSUADE, 1991), é possível prever que as respostas das plantas ao clima sejam variáveis ao longo de tal gradiente. Especificamente na zona ecotonal tropical-sub-tropical, as formações vegetacionais são influenciadas pelo clima e pelo histórico de ambas as regiões e, em tal situação, a compreensão dos padrões fenológicos pode fornecer algumas evidências sobre os fatores que determinam mudanças fenológicas nas plantas.

Neste texto serão apresentados alguns padrões fenológicos observados em formações vegetacionais florestais localizadas no ecótono tropical-subtropical e discutidos os fatores que podem influenciar a fenologia nestas áreas.

Fenologia da Floresta com Araucária

Distribuída originalmente por grande parte dos estados sulinos (além de partes da Argentina), a Floresta com Araucária (Floresta Ombrófila Mista) ocorre em regiões com temperaturas amenas e com chuvas bem distribuídas ao longo do ano. A flora da Floresta com Araucária comporta grupos tipicamente tropicais (como muitas Myrtaceae) além daqueles característicos de regiões de clima temperado (algumas Gimnospermae, tais como *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*, além de espécies de Lauraceae). É, portanto, uma floresta tipicamente sub-tropical.

Em estudo realizado em fragmento de Floresta com Araucária na região de Curitiba, Paraná (MARQUES et al., 2004), verificamos uma alta sazonalidade fenológica em plantas de diferentes formas de vida (Figura 1). Nesta situação, a queda de folhas ocorre no outono (abril a maio), a brotação e floração nos meses de primavera (setembro a outubro) e a frutificação é distribuída ao longo de todo ano, mas com um pico no final do verão e início do outono (abril a maio). Árvores, arbustos, lianas e epífitas apresentam algumas semelhanças fenológicas, mas as últimas tendem a apresentar uma maior diferenciação devido, provavelmente, às particularidades na forma de assimilar energia, água e nutrientes.

Aparentemente, o fotoperíodo e a temperatura são os fatores mais importantes para determinar os padrões fenológicos das plantas destas florestas, uma vez que verificamos uma forte relação entre estes e todas as fenofases ($0,33 \leq r^2 \leq 0,61$). Evidências sugerem que o estímulo climático é processado lentamente pelas plantas, uma vez que foi detectada uma diferença de 4-5 meses nas respostas fenológicas.

Fenologia da Floresta de Restinga

As Florestas de Restinga, que podem ser definidas como as formações florestais costeiras distribuídas sobre o sedimento arenoso depositado pelo mar durante o Holoceno, são distribuídas principalmente nos litorais sul e sudeste do Brasil. Estas florestas desenvolvem-se num ambiente de estresse provocado pelas condições edáficas limitantes, tais como a oligotrofia, a seca fisiológica (nas florestas não inundáveis), o excesso de água (nas florestas inundáveis) e a toxicidade de determinados metais. O clima é, em geral, tropical e úmido devido à forte influência das massas de ar oceânicas. A flora é constituída, fundamentalmente, por espécies tropicais das quais as de origem atlântica contribuem com a maior parcela (50 % das espécies). Trata-se, portanto, de uma típica formação florestal tropical.

Em duas porções de Floresta de Restinga localizadas em Paranaguá, Paraná, nosso estudo mostrou uma alta sazonalidade nos eventos fenológicos, tanto na floresta inundável quanto na floresta não inundável (Figura 2). Nestas florestas, a queda de

folhas (outubro-dezembro), a brotação e a floração (setembro-outubro) ocorrem na primavera e início de verão. A frutificação e dispersão das sementes ocorrem entre abril e maio, coincidindo com o final do período mais úmido e início do menos úmido. Há uma forte relação entre a ocorrência das fenofases e o fotoperíodo e temperatura dos um a três meses anteriores. Adicionalmente, foi verificada uma maior sincronia entre as espécies que compõem o dossel da floresta que no sub-bosque.

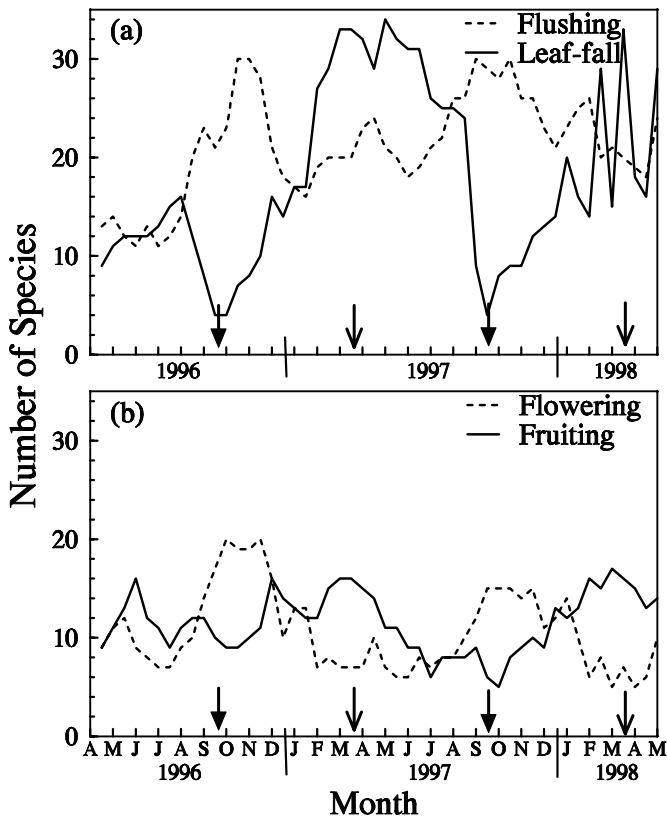


Figura 1. Variação fenológica de espécies de árvores, arbustos, lianas e epífitas ($n = 47$ espécies) de um fragmento de Floresta com Araucária em Curitiba, PR. (a) queda de folhas (leaf-fall) e brotação (flushing); (b) floração (flowering) e frutificação (fruiting). Setas indicam os equinócios de primavera (setas cheias) e de outono (setas abertas) no hemisfério sul. Clima: Cfb – úmido sub-tropical e mesotérmico, com invernos suaves, geadas ocasionais e sem estação seca pronunciada. Temperatura média anual = 17 °C, Precipitação anual = 1.389 mm, Precipitação mínima mensal = 71 mm (agosto). Adaptado de Marques et al., (2004).

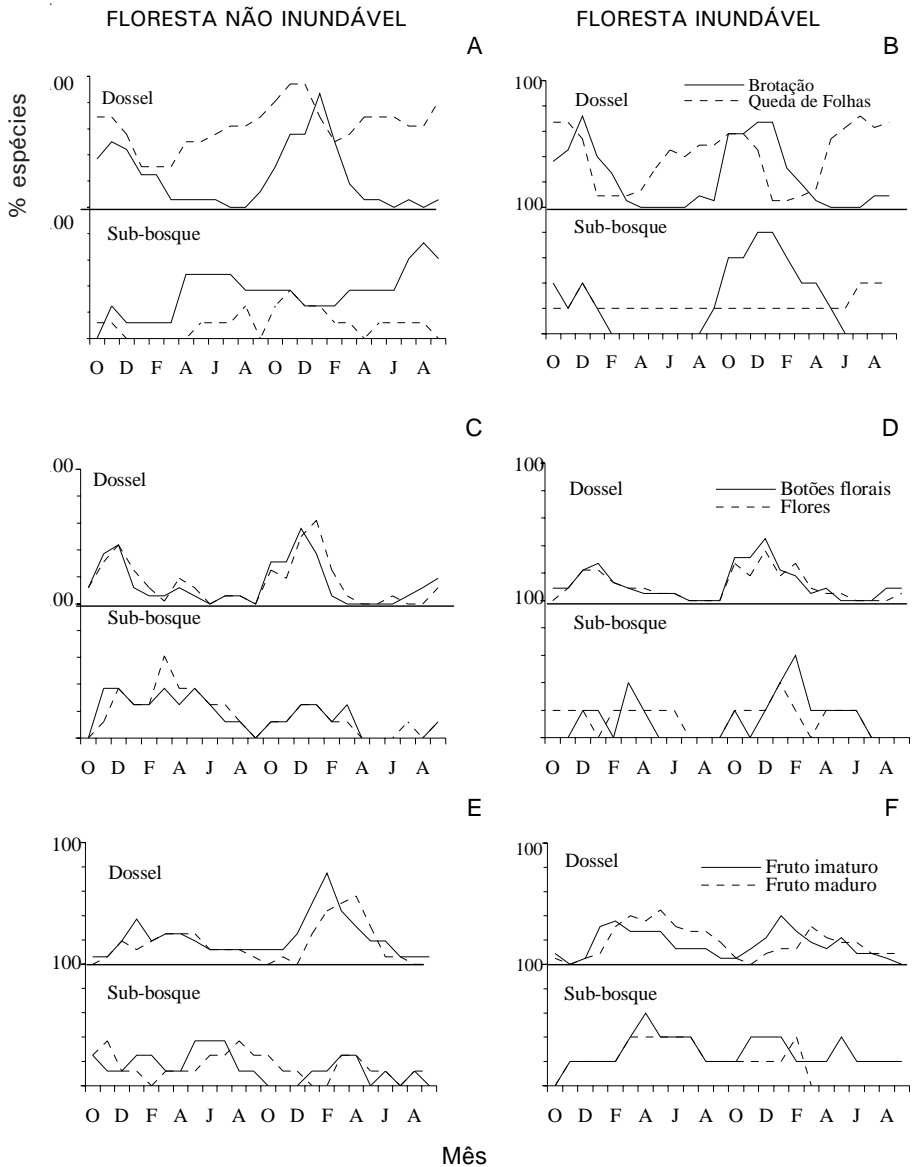


Figura 2. Mudança foliar (A e B), floração (C e D) e frutificação (E e F) em Floresta não inundável (n = 29 espécies) e Floresta inundável (n = 31 espécies), na Ilha do Mel, Paranaguá, PR. Clima: Af - tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas; Temperatura média anual = 21 °C; Precipitação anual = 2.200 mm, Precipitação mínima mensal = 70 mm (agosto). Adaptado de Marques e Oliveira (2004).

Fenologia da Floresta Atlântica

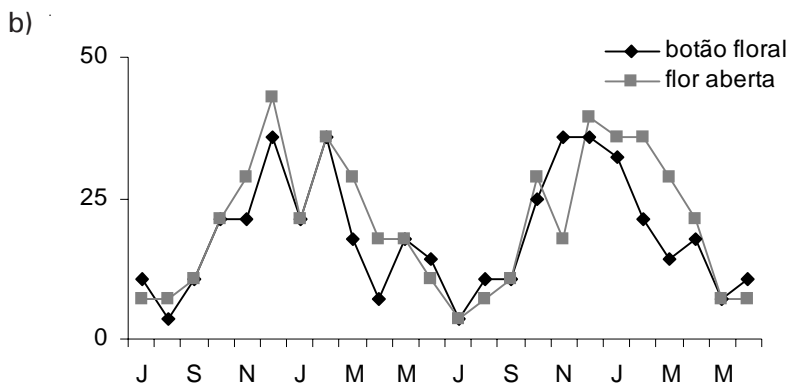
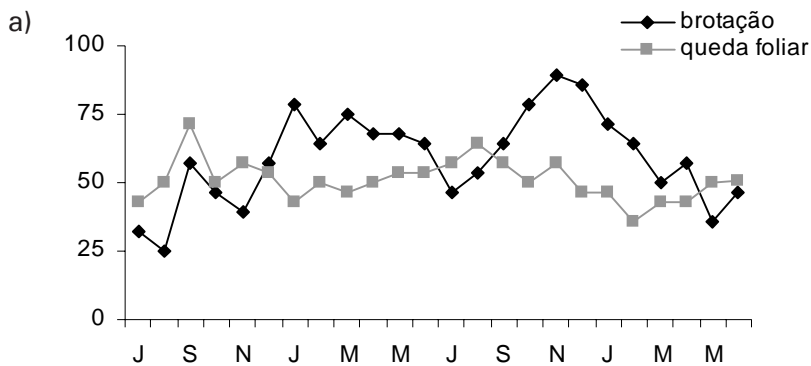
Ao longo de toda a sua distribuição em grande parte do litoral brasileiro, a Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa Atlântica) apresenta diferenciações, mas, em geral, caracteriza-se por um clima úmido e com baixa sazonalidade climática. A flora apresenta variação que caracteriza três núcleos distintos (nordeste, central e sul-sudeste). As espécies são basicamente tropicais e exclusivas da Floresta Atlântica (aproximadamente 40 % das espécies) associadas a outras espécies representantes de florestas tropicais com as quais mantém contato. A Floresta Atlântica é, portanto, uma floresta tropical, mesmo nas latitudes que excedem os limites do Trópico de Capricórnio (NEGRELLE, 2002).

Em área de Floresta Atlântica, em Antonina, PR, verificamos que os padrões fenológicos mostram-se altamente sazonais (CARDOSO; MARQUES, 2006). A queda de folhas ocorre no final do inverno e início da primavera (agosto-setembro), a brotação e floração no início do verão (novembro-dezembro) e a frutificação no final da estação mais úmida e início da menos úmida (abril-maio) (Figura 3). As fenofases apresentaram uma forte relação com o clima dos 1,5 meses anteriores ao evento. Verificamos, também, que espécies de diferentes categorias sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) apresentaram semelhanças fenológicas e que indivíduos de borda e interior da floresta apresentaram pouca diferenciação qualitativa nas fenofases.

Padrões gerais no ecótono tropical-sub-tropical: relação com clima presente ou pretérito?

Embora haja uma limitação na extensão geográfica dos estudos acima mencionados (todos os locais encontram-se a uma distância máxima de 200 km um do outro), eles são uma boa representação (todos são estudos conduzidos durante dois anos e incluem, aproximadamente, 80 % das espécies de cada comunidade) dos padrões que se pode esperar da fenologia de plantas do ecótono tropical-sub-tropical no Brasil. Em todas as situações, o clima é caracterizado por uma baixa sazonalidade,

isto é, sem a ocorrência de uma estação seca típica (um ou mais meses com precipitação inferior a 60 mm). Os resultados mostraram uma convergência nos padrões fenológicos das espécies na região, com uma grande sazonalidade na ocorrência de todas as fenofases. As correlações (em geral fortes) sugerem que o fotoperíodo e a temperatura sejam os fatores que melhor explicam a fenologia, embora o tempo necessário para que as plantas respondam ao estímulo climático seja diferente em cada local (em média, menor na Floresta Atlântica e maior na Floresta com Araucária).



c)

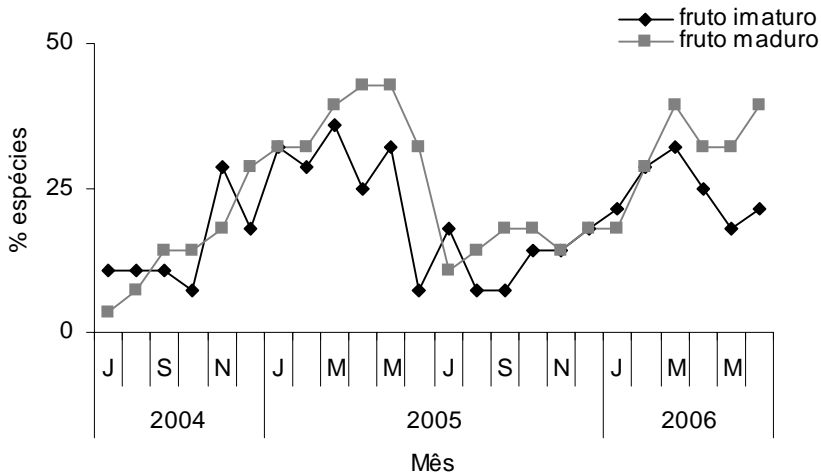


Figura 3. Variação fenológica em espécies de árvores (n=28) da Floresta Atlântica em Antonina, PR. a) mudança foliar; b) floração; c) frutificação. Clima: Af - tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas; Temperatura média anual = 21 °C; Precipitação anual = 2.200 mm, Precipitação mínima mensal = 70 mm (agosto). Fonte: Cardoso e Marques (2006).

No entanto existe uma parcela do padrão fenológico que não é explicado pelo clima atual e que poderia derivar dos históricos diferenciados das formações vegetacionais e das espécies que as compõem. Por exemplo, uma espécie vegetal que tenha seu centro de dispersão em região de clima seco e que esteja atualmente distribuída por uma ampla área (incluindo regiões mais úmidas) poderia apresentar sazonalidade fenológica, mesmo em locais pouco sazonais. Baseando-se nestas idéias e utilizando-se os dados destes três estudos acima mencionados, foi testado se o local de origem da espécie poderia influenciar nas suas características fenológicas. Para tanto, foram consideradas 75 espécies arbóreas e arbustivas da região ecotonal e utilizadas as informações disponíveis na literatura (Flora Catarinense, Flora Fanerogâmica de São Paulo, além de trabalhos pontuais) sobre a distribuição geográfica das mesmas. Para padronizar a amostra e evitar erros nas descrições das distribuições, as espécies foram classificadas apenas como “espécies com distribuição restrita” quando ocorria apenas em uma formação vegetacional (por

exemplo, exclusivamente na Floresta com Araucária) e “espécies com distribuição ampla” quando ocorria em mais de uma vegetação. Os padrões fenológicos dos dois grupos foram testados, utilizando-se correlações e testes de independência.

Os resultados destas análises preliminares mostraram que espécies com distribuição ampla e restrita apresentam padrões semelhantes (Figura 4) de floração ($r=0,87$; $P<0,05$) e frutificação ($r=0,80$; $P<0,05$). A duração, em meses, da floração e da frutificação tende a ser maior nas espécies com distribuição ampla em relação às com distribuição restrita, embora o teste de contingência não tenha demonstrado tal diferença ($P>0,05$). Considerando-se os padrões fenológicos descritos por Newstrom et al., (1994), verificou-se que a distribuição dos padrões “anual”, “supra-anual” e “contínuo” não diferiu entre as espécies com distribuição ampla e restrita em relação à queda de folhas e brotação ($P>0,05$). No entanto, em espécies com distribuição restrita, predomina o padrão supra-anual na floração e frutificação ($P<0,05$).

Embora existam razões para espécies com diferentes origens apresentarem padrões fenológicos distintos (conforme assinalado acima), de uma maneira geral, para este grupo de espécies, não houve fortes evidências de tal diferenciação. Provavelmente, a limitação no número de espécies (apenas 75 com dados fenológicos completos de dois anos de estudos e informações na literatura sobre a distribuição geográfica) e a restrição da amplitude geográfica das espécies consideradas (ou seja, a maioria tem centro de dispersão nas proximidades do Sul do Brasil) sejam os fatores que influenciaram nos resultados. Sugerem-se que estudos futuros que englobem espécies com maior amplitude geográfica sejam realizados para se testar as hipóteses aqui levantadas. Para tanto, seria interessante a criação de uma rede de informações fenológicas que envolva pesquisadores de várias regiões do país e que abranja maior diversidade de situações.

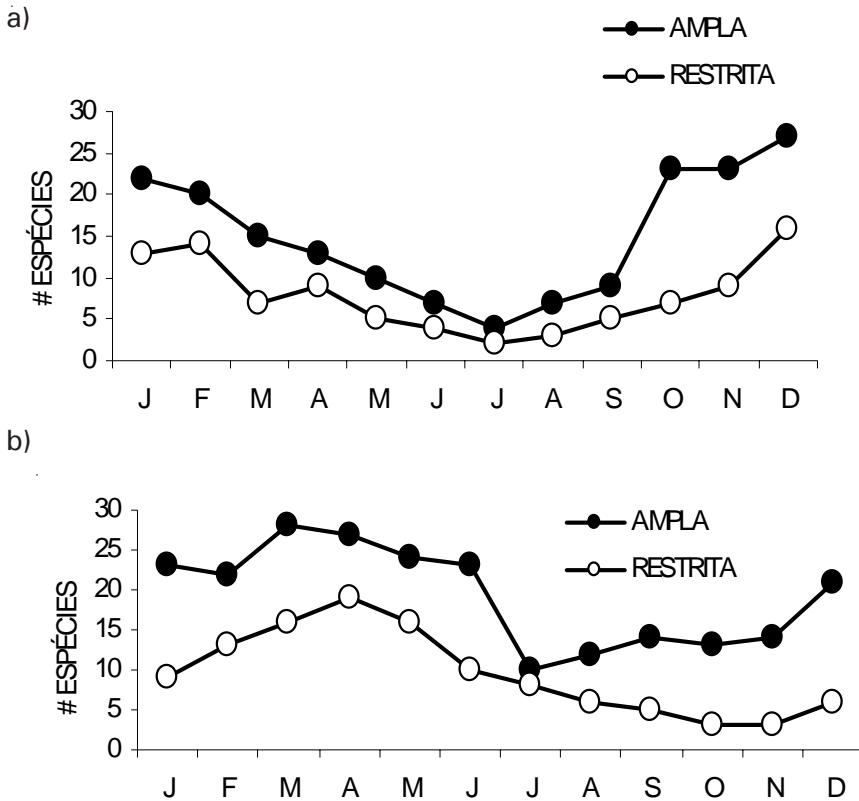


Figura 4. Variação fenológica de espécies de distribuição ampla (ocorre em apenas um tipo de vegetação) e restrita (ocorre em mais que um tipo de vegetação). (n = 75 espécies). a) Floração; b) Frutificação.

Agradecimentos

À Gizelda Maia Rego e Raquel Negrelle, pelo convite para apresentar este trabalho no I Workshop sobre Fenologia. À Fernanda Gil Cardoso, colaboradora em vários estudos e discussões fenológicas.

Referências

ARROYO, M. T. K.; ARMESTO, J. J.; VILLAGRÁN, C. Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. **Journal of Ecology**, v. 69, p. 205-223, 1981.

CARDOSO, F. C. G.; MARQUES, M. C. M. **Fenologia de árvores em fragmentos de Floresta Atlântica em diferentes estádios sucessionais no litoral do Paraná**. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 2006. 30 p. Não publicado.

CROAT, T. B. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). **Biotropica**, v. 7, p. 270-277, 1975.

DAUBENMIRE, R. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 60, p. 147-170, 1972.

FOSTER, R. B. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: LEIGHT, E. G., RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (Ed.). **The ecology of a tropical forest**. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1982. p. 151-172.

FOURNIER, L. A. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. **Turrialba**, v. 26, p. 54-59, 1976.

FOURNIER, L. A.; SALAS, A. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. **Revista de Biología Tropical**, v. 14, p. 75-85, 1966.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-913, 1974.

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

MARQUES, M. C. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas florestas de restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p. 713-723, 2004.

MARQUES, M. C. M.; ROPER, J. J.; SALVALAGGIO, A. P. B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology**, v. 173, p. 203-213, 2004.

MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823, 2000.

NEGRELLE, R. R. B. The Atlantic Forest in Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, p. 887-919, 2002.

RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**, v. 21, p. 201-212, 2001.

TER STEEGE, H.; PERSAUD, C. A. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. **Vegetatio**, v. 95, p. 177-198, 1991.

WRIGHT, S. J.; SCHAIK, C. P. van. Light and the phenology of tropical trees. **The American Naturalist**, v. 143, p. 193-199, 1994.



CAPÍTULO 6

Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea em floresta atlântica no sudeste do Brasil: um estudo de seis anos

Valesca Bononi Zipparro

Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Introdução

Os estudos fenológicos são importantes para a compreensão da dinâmica dos ecossistemas florestais (LIETH, 1974; FOURNIER, 1976; LIEBERMAN, 1982; MORELLATO, 1992; WILLIAMS et al., 1999), para o entendimento da reprodução das plantas e regeneração (NEWSTROM et al., 1994a), bem como das interações com polinizadores, dispersores e predadores de flores e sementes (FRANKIE et al., 1974a, 1974b; FOURNIER, 1976; LEVEY, 1988; BAWA, 1990; MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1990, 1992; SCHAİK et al., 1993; NEWSTROM et al., 1994a, 1994b; GANESH; DAVIDAR, 1997; McCARTY et al., 2002). Recentemente, estudos abordando a influência das mudanças climáticas globais e da fragmentação florestal na fenologia vêm sendo desenvolvidos (CORLETT; LA FRANKIE, 1998; CUNNINGHAM, 2000; HILL; CURRAN, 2001).

Nos trópicos, a maioria dos estudos fenológicos tem sido realizada em ambientes sazonais, onde ocorre uma estação seca bem marcada (MORELLATO et al., 2000). Nessas regiões ocorrem fortes correlações entre fenologia e precipitação, sendo a duração e a intensidade da seca sazonal apontadas como determinantes da sazonalidade na fenologia das árvores (FRANKIE et al., 1974a; OPLER et al., 1980; MURPHY; LUGO 1986; MORELLATO et al., 1989; BORCHERT, 1994; MOONEY et al., 1995; MORELLATO,

1995), pois a variação anual na temperatura e no comprimento do dia é pequena em baixas latitudes (BORCHERT, 1996).

Por outro lado, a fenologia de plantas em florestas neotropicais não sazonais, principalmente na América do Sul, apenas recentemente tem sido estudada (TAKAHASI, 1998; MORELLATO et al., 2000; TALORA; MORELLATO, 2000; BENCKE; MORELLATO, 2002b; MORELLATO, 2003; SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003a, 2003b). Hilty (1980) destaca que estas regiões devem ser particularmente interessantes, pois os três fatores ambientais mais importantes - luz, água e temperatura - variam minimamente.

Os estudos desenvolvidos em floresta atlântica senso estrito, onde não há uma estacionalidade climática marcante, apontam que ocorrem padrões sazonais reprodutivos, mostrando que a asazonalidade climática não se reflete nos padrões fenológicos (TAKAHASI, 1998; MORELLATO et al., 2000; TALORA; MORELLATO, 2000; BENCKE; MORELLATO, 2002b; SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003a, 2003b). Nessas regiões, a floração ocorre na estação mais úmida e a frutificação geralmente na estação menos úmida ou ao longo do ano, sendo a floração relacionada com o aumento do comprimento do dia ou das temperaturas (MORI et al., 1982; COSTA et al., 1992; MORELLATO et al., 2000; TALORA; MORELLATO, 2000).

Newstrom et al. (1994a) destacam que as árvores de florestas tropicais pluviais apresentam uma grande diversidade de padrões fenológicos, pois os ciclos de crescimento e reprodução ocorrem mesmo em condições climáticas uniformes e favoráveis. Croat (1969) e Newstrom et al. (1994b) mencionam espécies que florescem desde mais de uma vez por ano até aquelas que florescem em intervalos muito mais longos, apontando que os estudos de curto prazo podem dificultar o reconhecimento dos complexos padrões fenológicos em plantas tropicais. Estes autores ressaltam a importância de estudos fenológicos por pelo menos cinco anos, para uma completa descrição dos padrões fenológicos e uma melhor compreensão dos fatores indutores destes padrões.

Dentro desta perspectiva, os objetivos desse estudo são: 1) descrever e analisar os padrões fenológicos reprodutivos em seis anos não-consecutivos de observação; 2) verificar quais os fatores ambientais relacionados aos padrões reprodutivos e se esses fatores se mantêm entre os anos e, 3) verificar se o comprimento do dia é o principal fator relacionado à floração como sugerido em estudos de curto prazo.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual Intervales (PEI), Base Saibadela, Município de Sete Barras (24° 14' 08" S e 48° 04' 42" W), região do Vale do Ribeira, sul do Estado de São Paulo. O PEI possui uma área de 48 mil hectares, limitando-se com outras três unidades de conservação (Parque Estadual de Carlos Botelho, Estação Ecológica de Xitué e o Parque Estadual Turístico do Alto da Ribeira - PETAR), perfazendo um total de 119.864 hectares de áreas preservadas (SÃO PAULO, 1992), formando a maior área contínua de floresta atlântica brasileira.

A Base Saibadela possui altitudes que variam de 60 m a 300 m e sua vegetação é floresta atlântica de baixada e de encosta, em excelente estado de conservação (Figura 1A). Porém, desde 2001, vem ocorrendo a extração clandestina do palmito juçara (*Euterpe edulis*) e a conseqüente descaracterização do sub-bosque em alguns trechos. O clima do local é super úmido, com chuvas bem distribuídas o ano todo (pluviosidade média anual de 4.192 mm), com uma estação mais fria e menos chuvosa de abril a agosto, e uma estação mais quente e chuvosa, de setembro a março (MORELLATO et al., 2000).

Observações Fenológicas

As observações fenológicas foram realizadas de abril de 1994 a março de 1997 e de abril de 1999 a março de 2002, completando seis anos não consecutivos de observação. Foram observados 391 indivíduos, com perímetro a altura do peito de 15 cm, ao longo de três trilhas com aproximadamente 1 km cada.

As fenofases observadas foram floração (botão: período anterior à abertura floral, e antese: presença de flores já abertas) e frutificação (frutos imaturos: início da formação de frutos e frutos jovens, e frutos maduros: presença de frutos prontos para serem dispersos) (MORELLATO et al., 1989). Cada indivíduo foi observado quanto à ausência ou presença de cada fenofase, correspondendo ao índice de atividade ou porcentagem de indivíduos (BENCKE; MORELLATO, 2002a).

Análise dos dados

Para verificar a sazonalidade das fenofases, foi utilizada a estatística circular (ZAR, 1996), onde os meses foram convertidos em ângulos, em intervalos de 30°. Também foram feitas correlações entre fenologia e fatores climáticos, através do teste de correlação de Spearman (r_s); (ZAR 1996) entre o número de espécies por mês em cada fenofase (botão, antese, fruto imaturo e fruto maduro) e as variáveis climáticas (temperatura mínima média, temperatura média, temperatura média máxima, precipitação total mensal e comprimento do dia) no mesmo período. As correlações foram aplicadas ano a ano e depois comparados os resultados entre anos.

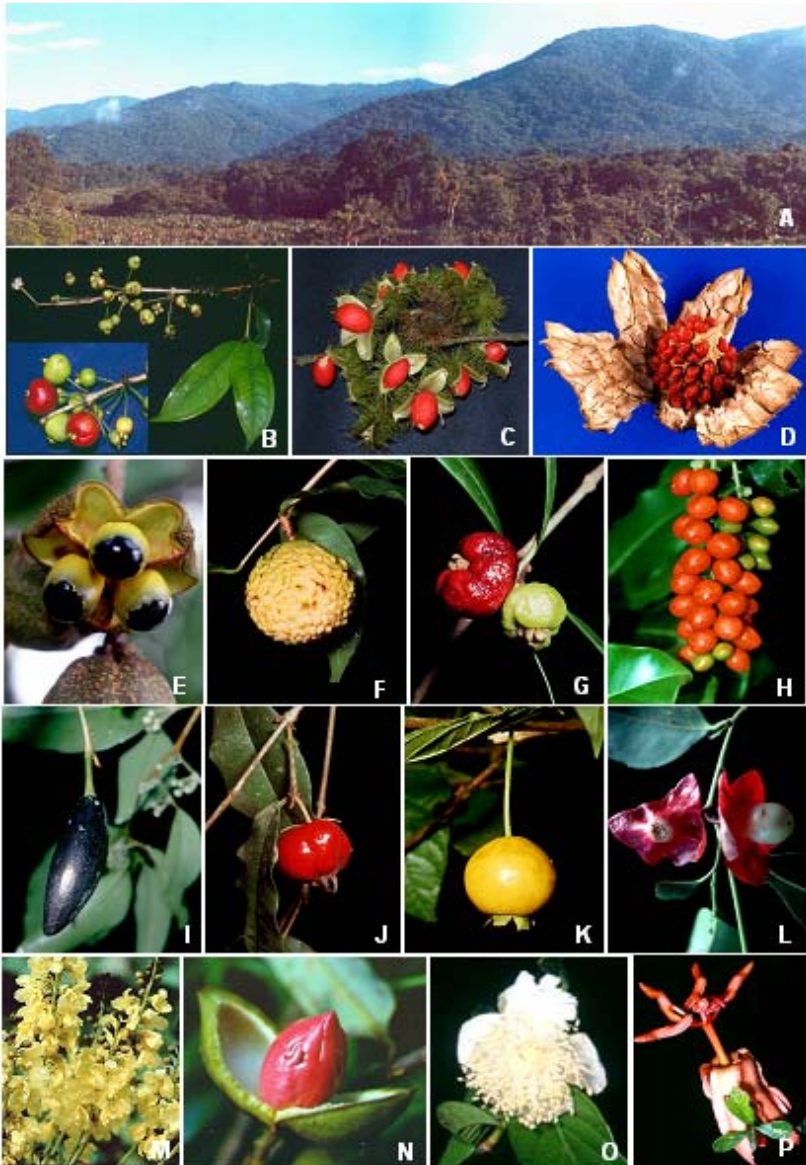


Figura 1. A. Aspecto geral da área estudada, Parque Estadual Intervalos, Sete Barras, SP. B. *Eugenia neoaustralis*; C. *Sloanea guianensis*; D. *Magnolia ovata*; E. *Cupania oblongifolia*; F. *Eugenia neoverrucosa*; G. *Eugenia riedeliana*; H. *Citharexylum myrianthum* ; I. *Chrysophyllum inornatum*; J. *Eugenia cuprea* K. *Campomanesia xanthocarpa*; L. *Heisteria silvianii*; M. *Schizolobium parahyba*; N. *Virola bicuhyba*; O. *Campomanesia schlechtendahliana*; P. *Spirotheca passifloroides*. Fotos: A por F.A.G.

Resultados

Foram identificadas 133 espécies pertencentes a 47 famílias e 91 gêneros. As famílias melhor representadas foram Myrtaceae (34 espécies), Fabaceae (14 espécies), Lauraceae (8 espécies), Rubiaceae (7 espécies), Euphorbiaceae e Sapotaceae (5 espécies cada) (Figura 1B-P). Muitas espécies foram acompanhadas com um único indivíduo (46,6 %), com dois ou três indivíduos (29,3 %) e com quatro ou mais indivíduos (24,1 %).

Em linhas gerais, as fenofases botão e antese foram sempre sazonais, ocorrendo na época mais quente e chuvosa. A fenofase fruto imaturo foi fracamente sazonal, enquanto fruto maduro mostrou-se não sazonal, ocorrendo ao longo de todo o ano. Os anos não foram significativamente diferentes entre si, ou seja, quando a fenofase foi sazonal, ela ocorreu sempre em épocas do ano semelhantes.

A fenofase botão foi significativamente sazonal, com picos em novembro (5 anos) e em dezembro (1 ano) (Figura 2). O maior pico ocorreu em novembro de 2000 (33,3%), enquanto em abril e junho de 1994 ocorreram as menores porcentagens (1,5 %). Houve correlação significativa positiva com o comprimento do dia em todos os anos observados e com a precipitação em um ano.

A antese foi significativamente sazonal, com picos em dezembro (4 anos), novembro (1 ano) e janeiro (1 ano) (Figura 2). O maior pico ocorreu em dezembro de 2001 (23,8 %), enquanto julho de 1994 apresentou a menor porcentagem (0,8 %). Houve correlação significativa positiva com o comprimento do dia em todos os anos observados, com a precipitação em três anos e com a temperatura média em um ano.

Fruto imaturo foi significativamente sazonal em três dos seis anos estudados. O maior pico ocorreu em janeiro de 2001 (29,4 %), enquanto que setembro de 1994 apresentou a menor porcentagem de espécies (6,1 %) (Figura 2). Houve correlação significativa positiva com o comprimento do dia e precipitação em um ano e correlação significativa positiva com a temperatura média em quatro anos.

Fruto maduro foi significativamente sazonal em apenas um ano de observação, apresentando padrão bastante irregular e as menores porcentagens de espécies por mês. A produção de frutos maduros ocorreu ao longo de todo o ano, com pequenas oscilações a cada mês. O maior pico ocorreu em maio de 2000 (15 %), enquanto julho de 1999 apresentou a menor porcentagem de espécies (1,6 %) (Figura 2). Houve correlação significativa positiva com o comprimento do dia e com a temperatura mínima média em um ano, correlação significativa negativa e positiva com a temperatura média e temperatura média máxima em dois anos.



Figura 2: Ocorrência das fenofases botão, antese, fruto imaturo e fruto maduro (cores mais fortes indicam picos de atividade) durante o período de 1994 a 1996 e 1999 a 2001, no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, Município de Sete Barras, SP. A interrupção no gráfico indica uma ausência de observação de dois meses (fevereiro e março de 2001).

Discussão

O grande número de espécies acompanhadas com um único indivíduo é reflexo do baixo grau de perturbação e da alta diversidade da floresta estudada.

A floração concentrada na época mais quente e úmida coincide com o padrão de floração que tem sido discutido para florestas tropicais não sazonais, inclusive em floresta atlântica (COSTA et al., 1992; TAKAHASI, 1998; MORELLATO et al., 2000; TALORA; MORELLATO, 2000; BENCKE; MORELLATO, 2002b).

Em ambientes sazonais, com umidade constante, a chuva não seria um fator ambiental importante na indução ou sincronização das fenofases e a luz (comprimento do dia) seria o fator mais importante na indução da floração.

Algumas vantagens têm sido apontadas para o florescimento durante a estação mais quente e chuvosa: aumento na decomposição da serrapilheira e nas quantidades de nutrientes disponíveis para as plantas e o aumento da atividade dos animais polinizadores durante este período (TAKAHASI, 1998).

O padrão não sazonal apresentado pela frutificação na área de estudo também foi observado por outros autores em floresta atlântica sob clima não sazonal, enquanto outras florestas úmidas apresentam leve sazonalidade, com maior frutificação no período menos chuvoso (FRANKIE et al., 1974a; SCHAİK, 1986; TAKAHASI, 1998). Fatores ambientais raramente estimulam o início do amadurecimento dos frutos, que é determinado primeiramente por fatores internos que controlam a velocidade de desenvolvimento dos frutos (RATHCKE; LACEY, 1985). Os fatores ambientais podem secundariamente influenciar a velocidade de amadurecimento através da influência no metabolismo da planta. Regiões com baixa sazonalidade climática, como a área de estudo, não apresentam fator limitante para o desenvolvimento e amadurecimento dos frutos durante todo o ano.

Este estudo fenológico a longo prazo vem confirmar as tendências encontradas em outros trabalhos realizados em floresta atlântica sob clima úmido, com observação de comportamento sazonal para a floração e levemente sazonal ou não sazonal para a frutificação (MORELLATO et al., 2000). Este parece ser um padrão geral consistente para este tipo de floresta, pois se repetiu durante os seis anos de observações.

Agradecimentos

As autoras agradecem à FAPESP pelo apoio financeiro (95/9626-0), e à Fundação Florestal e Instituto Florestal de São Paulo pela permissão de trabalho no Parque Estadual Intervales. Valesca B. Zipparro recebeu bolsa de doutorado do CNPq durante a realização do estudo e Leonor Patrícia C. Morellato é bolsista de Pesquisa do CNPq.

Referências

- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p. 399-422, 1990.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua representação e interpretação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 3, p. 269-275, 2002a.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p.237-248, 2002b.
- BORCHERT, R. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 65-80, 1996.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.
- CORLETT, R.; LA FRANKIE, J. V. Potential impacts of climate change on tropical Asian forests through an influence on phenology. **Climatic Change**, v. 39, p. 439-453, 1998.
- 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. 1, p. 226-232, 1992. Edição dos Anais do 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 1992, São Paulo.

CROAT, T. B. Seasonal flowering behavior in central Panama. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 56, p. 295-307, 1969.

CUNNINGHAM, S. A. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. **Conservation Biology**, v. 14, p. 758-768, 2000.

FOURNIER, L. A. El dendrofenograma, una representación gráfica del comportamiento fenológico de los árboles. **Turrialba**, v. 26, n. 1, p. 96-97, 1976.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowland of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-913, 1974a.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: LIETH, H. (Ed.). **Phenology and seasonality modeling**. Berlin: Springer-Verlag, 1974b. p. 287-296.

GANESH, T.; DAVIDAR, P. Flowering phenology and flower predation of *Cullenia exaridata* (Bombacaceae) by arboreal vertebrates in Western Ghats, India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 459-468, 1997.

HILL, J. L.; CURRAN, P. J. Species composition in fragmented forests: conservation implications of changing forest area. **Applied Geography**, v. 21, p. 157-174, 2001.

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

LEVEY, D. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs**, v. 58, n. 4, p. 251-269, 1988.

LIEBERMAN, D. Seasonality and phenology in a dry forest in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 70, p. 791-806, 1982.

LIETH, H. Introduction to phenology and modeling of seasonality. In: LIETH, H. (Ed.). **Phenology and seasonality modeling**. Berlin: Springer-Verlag, 1974. p. 3-19.

McCARTY, J. P.; LEVEY, D. J.; GREENBERG, C. H.; SARGENT, S. Spatial and temporal variation in fruit use by wildlife in a forested landscape. **Forest Ecology and Management**, v. 164, p. 277-291, 2002.

MOONEY, H. A.; MEDINA, E.; BULLOCK, S. H. **Neotropical deciduous forests**. New York: Academic Press, 1995.

- MORELLATO, L. P. C. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais 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: Ed. da Unicamp, 1992. p. 98-109.
- MORELLATO, L. P. C. As estações do ano na floresta. In: MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. (Org.). **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana**. Campinas: Ed. da Unicamp, 1995. p. 37-41.
- MORELLATO, L. P. C. Phenological data, networks, and research: South America. In: SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: an integrative environmental science**. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 2003. p. 75-92.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, 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: Ed. da Unicamp, 1992. p. 112-139.
- 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 semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 12, p. 85-98, 1989.
- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 811-823, 2000.
- MORI, S. A.; LISBOA, G. E.; KALLUNKI, J. A. Fenologia de uma mata higrófila sul-baiana. **Revista Theobroma**, v. 12, n. 4, p. 217-230, 1982.
- MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 67-87, 1986.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; COLWELL, R. K. Diversity of long-term flowering patterns. In: MACDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPEHNEID, H. A.; HATSHORN, G. S. (Ed.). **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press, 1994a. p. 142-160.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; COLWELL, R. K. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, n. 2, p. 141-159, 1994b.
- 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.

- RATHCKE, B.; LACEY, E. P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179-214, 1985.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of Atlantic forest Rubiaceae: ecologies and phylogenetic constraints. **Revista de Biología Tropical**, v. 51, n. 3-4, p. 691-698, 2003a.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 3, p. 299-309, 2003b.
- SÃO PAULO. Secretaria de Estado do Meio Ambiente. Coordenadoria de Educação Ambiental. **Serra do Mar: uma viagem à Mata Atlântica**. São Paulo, 1992. 94 p. (Série educação ambiental).
- SCHAIK, C. P. van. Phenological change in a Sumatran rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 2, p. 327-347, 1986.
- SCHAIK, C. P. van; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377, 1993.
- TAKAHASI, A. **Fenologia de espécies arbóreas de uma floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP**. 1998. 101 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- TALORA, D. C.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 13-26, 2000.
- 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.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 3rd ed. New Jersey: Prentice Hall, 1996. 662 p.



CAPÍTULO 7

Influência de bordas na fenologia de espécies vegetais

Luis F. Alberti

Introdução

Bordas são transições abruptas entre habitats (RANNEY et al., 1981) (Figuras 1 e 3). As bordas antrópicas são formadas, principalmente, pelo processo de fragmentação florestal, que tem reduzido florestas contínuas a ilhas de vegetação, chamadas de fragmentos (WHITMORE 1997). As bordas também podem ser criadas naturalmente pelo desgaste das margens dos rios (RAMOS; SANTOS, 2005; RAMOS; SANTOS, 2006) ou pela queda de árvores, originando clareiras naturais que, seguindo o critério de Ranney et al. (1981), podem ser consideradas bordas naturais (RESTREPO et al., 1999; RAMOS; SANTOS, 2005).

Fenologia é a ciência da observação das fases do ciclo da vida das plantas e animais ao longo do tempo (LIETH, 1974). Citam-se como exemplos a floração e a época de nidificação de aves.

Os valores das variáveis fenológicas mensurados em indivíduos localizados nas bordas naturais constituem um parâmetro dos efeitos aceitáveis dos distúrbios naturais na fenologia. Quando comparados com os valores obtidos em bordas antrópicas, demonstram a existência de desvios na atividade reprodutiva dos vegetais, os quais podem acarretar conseqüências desconhecidas para o equilíbrio ecológico da floresta (GAZHOU, 2004).

Os poucos estudos ecológicos e fenológicos sobre borda antrópica, borda natural e o interior da floresta evidenciam maior luz incidente na borda antrópica, seguida das clareiras naturais e do interior da floresta (CHAZDON; FETCHER 1984). Para a maioria das espécies estudadas, foi observado maior número de indivíduos frutificando na borda natural e no interior da floresta em relação à borda antrópica (RESTREPO; VARGAS, 1999; RESTREPO et al., 1999; RAMOS; SANTOS, 2005; RAMOS; SANTOS, 2006).

Em relação aos estudos que comparam somente borda com o interior da floresta, a criação de bordas antrópicas promove um aumento significativo na luz incidente (MURCIA, 1995), mas o mesmo, geralmente, não é acompanhado de maior produção de flores e frutos (BURGESS et al., 2006), nem de taxa satisfatória de conversão de flores em frutos, dado ao excesso de recursos abióticos disponíveis na borda (MURCIA, 1996; CUNNINGHAM, 2000; RAMOS; SANTOS, 2006).

São apresentados dois estudos de caso cujo objetivo foi comparar borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à abertura do dossel e fenologia de *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra (Rubiaceae) e *Myrocarpus frondosus* Allem. (Fabaceae).

A principal pergunta é: existe diferença significativa entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à abertura do dossel e a fenologia reprodutiva das referidas espécies?

Estudo de caso 1: Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior de uma floresta atlântica quanto à abertura do dossel e a fenologia de *Psychotria nuda*.

Trata-se da comparação entre uma borda antrópica (Figura 1), clareiras naturais e o interior de uma floresta atlântica com 15.100 ha. localizada na Ilha do Cardoso, em Cananéia, SP (48°05'W e 25°18'S) quanto à abertura do dossel, número de flores e frutos, número de flores convertidas em frutos (sucesso reprodutivo) em indivíduos de *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra (Rubiaceae, Figura 1, no detalhe abaixo a direita).



Figura 1. Aspecto da borda antrópica estudada na Ilha do Cardoso, SP. Abaixo à direita: frutos de *Psychotria nuda*.

A borda e o interior da floresta foram comparados quanto à temperatura, à umidade relativa do ar, ao número total de visitantes florais, ao tamanho médio de frutos, ao número, ao tamanho e ao peso médio de sementes de *P. nuda*. Foi considerada como borda uma estrada com até 15 m de largura, criada há cerca de 40 anos.

A borda e as clareiras naturais não diferiram significativamente quanto à abertura do dossel, mas esta foi significativamente maior em ambas em comparação com o interior da floresta (Figura 2). Borda e clareiras naturais não diferiram significativamente quanto ao número de flores e frutos produzidos pelos indivíduos de *P. nuda*. Os indivíduos de *P. nuda* na borda produziram significativamente mais flores e frutos em relação àqueles no interior da floresta, mas nenhum habitat diferiu significativamente dos demais quanto ao sucesso reprodutivo (Figura 2).

A temperatura foi significativamente maior na borda (mediana = 28 [25^o-75^o percentis = 26-29°C], n = 197) do que no interior da floresta (26 [26-27°C], n = 209) segundo o Teste de U Mann-Whitney (U = 9963, P < 1x10⁻⁷).

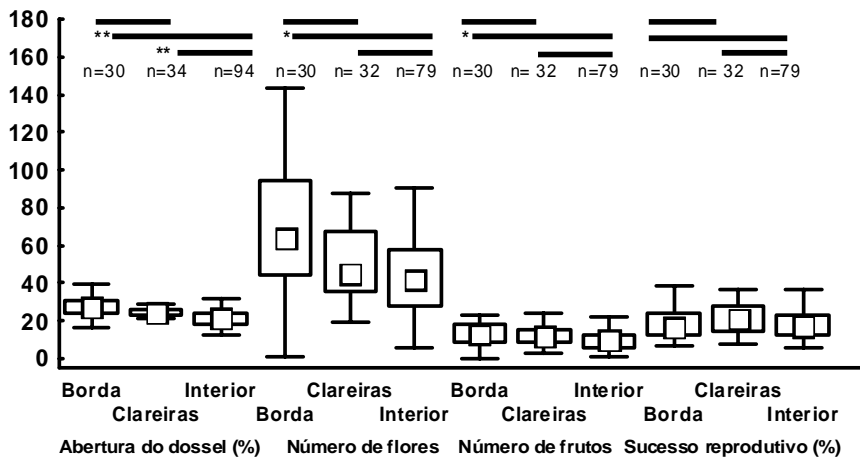


Figura 2. *Box-plot* mostrando a mediana da abertura do dossel, número de flores e frutos e sucesso reprodutivo de indivíduos de *Psychotria nuda* na borda, clareiras naturais e no interior de uma floresta atlântica na Ilha do Cardoso, SP. Os habitats com asteriscos a esquerda das linhas negras possuem medianas significativamente maiores em relação aos habitats à direita, com probabilidade de erro menor que $**1 \times 10^{-4}$ e $*0,008$, pela comparação múltipla do teste de Kruskal-Wallis. Legenda: (%) mediana; o box é determinado pelos 25° e 75° percentis e os valores mínimos e máximos são mostrados pelos whiskers.

A umidade relativa do ar foi significativamente maior no interior da floresta (90 [85-92%], $n = 209$) do que na borda (87 [84-90%], $n = 197$, $U = 16119$, $P < 1 \times 10^{-4}$).

O número total de visitantes florais foi significativamente maior na borda (100 [61-104], $n = 10$) do que no interior da floresta (30 [25-48], $n = 10$, $U = 13,5$, $P < 3 \times 10^{-4}$), mas o tamanho médio de frutos, número de sementes, tamanho e peso médio das sementes não diferiram entre estes dois habitats.

Estudo de caso 2: Comparação entre uma borda antrópica e o interior de uma floresta semidecídua quanto à fenologia de *Myrcarpus frondosus*.

Foi comparada uma borda antrópica com cerca de 40 anos (Figura 3) com o interior de um fragmento de floresta semidecídua com 35 ha de área em Santa Maria, RS (53°47' W e 29°43' S), quanto à luz incidente, o número de flores, inflorescências, frutos,

sucesso reprodutivo e tamanho dos frutos em indivíduos de *M. frondosus*, (Figura 3, no detalhe acima à direita).

A luz incidente foi maior na borda (média \pm desvio padrão = $38,3 \pm 6,9$ KLux, $n = 16$) do que no interior da floresta ($X = 5 \pm 8,6$ KLux, $n = 256$). Os indivíduos de *M. frondosus* produziram um número significativamente maior de flores, inflorescências e frutos na borda (Figura 4A). No entanto, borda e interior da floresta não diferiram significativamente quanto ao sucesso reprodutivo e ao tamanho dos frutos de seus indivíduos (Figura 4B).



Figura 3. Aspecto da borda antrópica estudada em Santa Maria, RS. Acima à direita: inflorescências de *Myrocarpus frondosus*.

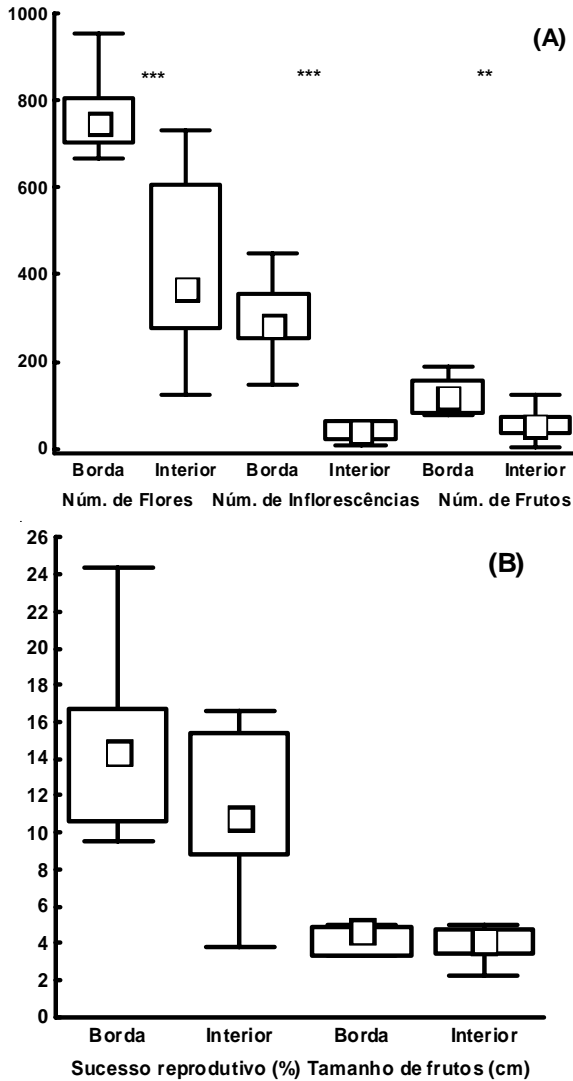


Figura 4. *Box-plot* mostrando (A) a mediana do número de flores, inflorescências e frutos, (B) a mediana do sucesso reprodutivo e do tamanho de frutos para indivíduos de *Myrocarpus frondosus* na borda e interior de uma floresta semidecídua em Santa Maria, RS. Os símbolos *** e ** indicam diferença significativa entre borda e interior da floresta quanto às variáveis amostradas a um nível de probabilidade de erro menor que 0,001 e 0,01, respectivamente, de acordo com o teste U de Mann-Whitney, n = 10 árvores para cada *box-plot*. Legenda: (%) mediana, o box é determinado pelos 25° e 75° percentis e os valores mínimos e máximos são mostrados pelos *whiskers*.

Discussão

A ausência de diferença significativa entre borda antrópica e clareiras naturais quanto à abertura do dossel foi seguida de ausência de diferença significativa na produção de flores e frutos de *P. nuda*, confirmando a dependência entre a abertura, o dossel e a atividade reprodutiva de espécies vegetais (RAMOS; SANTOS, 2005), e *Psychotria tenuinervis*, (BURGESS et al., 2006).

O fato da borda antrópica e clareiras naturais não terem diferido significativamente quanto ao número de flores e frutos produzidos pelos indivíduos de *P. nuda* indica que a borda antrópica não alterou a fenologia de *P. nuda* a níveis diferentes daqueles que ocorrem naturalmente na floresta. Tal resultado pode ser considerado positivo, uma vez que alterações significativas na quantidade de flores e frutos produzidos na borda antrópica em relação à borda natural podem acarretar mudanças no comportamento alimentar das espécies consumidoras de néctar (GHAZOUL, 2004) ou de frutos. Estas alterações na dieta dos animais podem ter conseqüências desconhecidas na polinização e na dispersão de sementes, alterando todo o panorama futuro das populações envolvidas (GAZHOUL, 2004).

Indivíduos de *P. nuda* nas clareiras naturais apresentaram maior sucesso reprodutivo do que na borda e no interior da floresta, assim como observado por Ramos e Santos (2005, 2006) em *P. tenuinervis*, o que evidencia a importância das clareiras como focos de reprodução de espécies vegetais (DAHLEM; BOERNER, 1987).

No que se refere à comparação borda x interior da floresta, os resultados dos dois estudos de caso foram notavelmente semelhantes: a abertura do dossel (caso 1) e a luz incidente (caso 2) foram maiores na borda, acompanhados pela produção significativamente maior de flores e frutos nos indivíduos localizados na mesma em ambos os estudos de caso. Tal resultado corrobora a necessidade de níveis crescentes de luz para uma maior produção de flores e frutos na borda. Contrariamente à maioria dos estudos publicados atualmente (BURGESS et al.,

2006) os meus resultados indicam que, em relação ao interior da floresta, nem sempre a borda pode ser considerada um habitat que desfavorece a atividade reprodutiva das espécies vegetais.

Apesar da abertura do dossel, a temperatura, o número total de visitantes florais (caso 1), a luz incidente (caso 2) e o número de flores e frutos, em ambos os estudos de casos, terem sido significativamente maiores na borda do que no interior da floresta, o sucesso reprodutivo, o tamanho médio de frutos, número de sementes, tamanho e peso médio das sementes de *P. nuda* e *M. frondosus* não diferiram significativamente entre estes dois habitats. Portanto, a grande produção de frutos na borda em relação ao interior da floresta não é acompanhada por uma taxa de conversão de flores em frutos (sucesso reprodutivo). Segundo Sutherland (1986), o excesso de flores produzidas na borda cria uma demanda extra por polinizadores, muitas vezes impossível de ser satisfeita, como observado por Cunningham (2000).

Assim como no presente estudo, a ausência de diferença significativa entre borda e interior da floresta quanto ao sucesso reprodutivo é o resultado mais comum observado na literatura (MURCIA, 1996; BURGESS et al., 2006), sugerindo que na borda ocorreu um desperdício de recursos abióticos e bióticos.

Conclusão

Houve maior influência da borda na floração em relação a etapas posteriores, o que indica ser necessário estudar todo o ciclo reprodutivo da planta para não se sub ou superestimar a influência da borda na fenologia das mesmas.

Os dois estudos de caso trataram da comparação entre bordas antrópicas e naturais durante vários anos após a criação das bordas. No entanto, são necessários estudos que comparem a atividade reprodutiva das plantas antes e após a criação das bordas.

Agradecimentos

À FAPESP, pela bolsa de doutorado concedida ao autor (processo n^o 0306077-3). Ao Instituto Florestal e Parque Estadual

da Ilha do Cardoso, pelo acesso à área de estudo. À L. Patrícia C. Morellato, pelas sugestões ao manuscrito. Aos colegas Luís F. de M. Coelho e Eduardo A. Athayde, pela ajuda nos trabalhos de campo.

Referências

BURGESS, V. J.; KELLY, D.; ROBERTSON, A. W.; LADLEY, J. J. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). **New Zeland Journal of Ecology**, v. 30, n. 2, p. 179-190, 2006.

CHAZDON, R. L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 72, n. 2, p. 553-564, 1984.

CUNNINGHAM, S. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. **Conservation Biology**, v. 14, n. 3, p. 758-768, 2000.

DAHLEM, T. S.; BOERNER, R. E. J. Effects of canopy light gap on the growth and reproduction of *Geranium maculatum*. **Canadian Journal of Botany**, v. 65, n. 2, p. 242-245, 1987.

GHAZOUL, J. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. **Biotropica**, v. 36, n. 2, p. 156-164, 2004.

LIETH, H. **Phenology and seasonality modeling**: ecological studies 8. Berlin: Springer Verlag, 1974. 444 p.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, n. 2, p. 58-62, 1995.

MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: SCHELHAS, J.; GREENBERG, R. (Ed.). **Forest patches in tropical landscapes**. Washington, DC: Island Press, 1996. p. 19-36.

RAMOS, F. N.; SANTOS, F. M. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. **Canadian Journal of Botany**, v. 83, n. 10, p. 1305-1316, 2005.

RAMOS, F. N.; SANTOS, F. A. M. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic forest fragment. **Biotropica**, v. 38, n. 3, p. 383-389, 2006.

RANNEY, J. W.; BRUNER, M. C.; LEVENSON, J. B. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: BURGESS, R. L.; SHARPE, D. M. (Ed.). **Forest island dynamics in man-dominated landscapes**. New York: Springer-Verlag, 1981. p. 67-95.

RESTREPO, C.; VARGAS, A. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. **Oecologia**, v. 119, n. 3, p. 419-426, 1999.

RESTREPO, C.; GOMEZ, N.; HEREDIA, S. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. **Ecology**, v. 80, n. 2, p. 668-685, 1999.

SUTHERLAND, S. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants. **Evolution**, v. 40, n. 1, p. 117-128, 1986.

WHITMORE, T. C. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD JUNIOR, R. O. (Ed.). **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 3-12.



CAPÍTULO 8

Monitoramento estatístico uni e multivariado de fenologia florestal

Osmir José Lavoranti

1. Introdução

As bases uni e multivariada para os estudos fenológicos são formadas a partir das avaliações dos aspectos temporais, dos eventos biológicos repetitivos, suas possíveis causas ambientais e suas inter-relações.

O aspecto temporal, em que são realizadas avaliações na mesma variável ou na mesma unidade experimental em mais de uma ocasião, caracteriza-se como medidas repetidas e seu planejamento de análise estatística deve levar em consideração esse fato (CROWDER; HAND, 1990).

Vários planejamentos com medidas repetidas são comuns, principalmente em situações em que os pesquisadores tomam medidas repetidas em diversos tempos, com o objetivo de verificar o seu comportamento ao longo do tempo. A análise deste tipo de estudo é feita através do planejamento longitudinal.

Este tipo de planejamento envolve observações, de uma ou mais variáveis respostas, em diversas condições de avaliação, caracterizando medidas correlacionadas e com variâncias não-homogêneas nos diversos tempos, em função do modo sistemático de como as medidas são tomadas.

As variáveis resposta podem ser contínuas ou discretas, avaliadas nas diversas unidades experimentais (indivíduo, vasos, canteiros, etc) e podem ser agrupadas segundo tratamentos ou fatores. Para cada unidade experimental, obtém-se diversas unidades de observação, que em conjunto definem um perfil individual de respostas. Para cada tratamento (ou grupo) está associado um perfil médio de respostas, que deve evidenciar o efeito do tratamento e o seu comportamento ao longo do tempo.

Os dados longitudinais são denominados regulares se o intervalo entre duas medidas consecutivas quaisquer for constante ao longo do estudo. Além disso, se as observações forem feitas nos mesmos instantes de tempo em todas as unidades experimentais, tem-se uma estrutura de dados balanceada. A ausência de observações caracteriza uma estrutura de dados desbalanceados.

Os fatos, *a priori* relacionados, são de extrema importância no planejamento das análises estatísticas, sejam elas uni ou multivariadas. Dessa forma, este texto visa abordar de forma teórica as principais características, vantagens e desvantagens dos modelos uni e multivariado, que levam em consideração estes fatos, assim como, apresentar uma alternativa de análise através de curvas de crescimento de observações avaliadas ao longo do tempo, como é o caso de estudos de fenologia florestal.

2. Análise de perfis

A análise de medidas repetidas no tempo pode ser feita através da análise de perfis por meio de um modelo univariado, de acordo com o planejamento do tipo "*split plot on time*", que impõe forte restrição quanto à matriz de variâncias-covariâncias, como por meio de um modelo multivariado, que utiliza uma matriz de variâncias-covariâncias sem restrições, chamada não-estruturada.

Tanto as análises de perfis univariadas como as multivariadas visam verificar se as hipóteses nulas são aceitas ou rejeitadas:

- Hipótese de perfis paralelos (H_0) - a interação entre tratamentos e tempo é nula;

- Hipótese de perfis coincidentes (H_{0G}) – dado que os perfis são paralelos, o efeito de tratamento é nulo;
- Hipótese de perfis horizontais (H_{0T}) – dado que os perfis são paralelos, o efeito do tempo é nulo;
- Se os perfis não são paralelos (interação significativa), o efeito do tempo é nulo dentro de cada um dos tratamentos.

Estas hipóteses colocadas na forma do modelo linear geral ($H_0: CbM = 0$), em que C é a matriz responsável por comparações entre tratamentos (linhas da matriz b), b é a matriz de parâmetros desconhecidos e, M a matriz responsável por comparações entre as ocasiões de observação (colunas da matriz b), podem ser expressas por:

$$H_{0I} : \begin{bmatrix} \mu_{11} - \mu_{12} \\ \mu_{12} - \mu_{13} \\ \vdots \\ \mu_{t(t-1)} - \mu_{1t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu_{g1} - \mu_{g2} \\ \mu_{g2} - \mu_{g3} \\ \vdots \\ \mu_{g(t-1)} - \mu_{gt} \end{bmatrix} \quad C_{1 \times g} = \begin{bmatrix} 1 & -1 & 0 & \dots & 0 \\ 1 & 0 & -1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & 0 & 0 & \dots & -1 \end{bmatrix} \quad M_{t \times t-1} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ -1 & 1 & \dots & 0 \\ 0 & -1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 1 \\ 0 & 0 & \dots & -1 \end{bmatrix}$$

$$H_{0G} : \sum_{k=1}^t \mu_{1k} = \sum_{k=1}^t \mu_{2k} = \dots = \sum_{k=1}^t \mu_{gk} \quad C_1 \quad M_2 = 1_t$$

$$H_{0T} : \sum_{i=1}^g \mu_{i1} = \sum_{i=1}^g \mu_{i2} = \dots = \sum_{i=1}^g \mu_{it} \quad C_2 = 1_g' \quad M_1$$

2.1 Análise univariada de perfis

O modelo para análise univariada de medidas repetidas corresponde ao adotado na análise de experimentos em parcelas subdivididas (*split-plot*), onde as causas de variação entre indivíduos são agrupadas separadamente daquelas de variação intra-indivíduos:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \gamma_{ij} + \beta_k + (\alpha\beta)_{ik} + \varepsilon_{ijk}$$

em que:

- μ : é uma constante comum a todas as observações;
 - α_i : é o efeito do i-ésimo tratamento;
 - γ_{ij} : é o erro associado às parcelas;
 - β_k : é o efeito do k-ésimo tempo;
 - $(\alpha\beta)_{ik}$: é o efeito da interação do i-ésimo tratamento e k-ésimo tempo e,
 - ε_{ijk} : é o erro associado à observação.
- para $i = 1, \dots, g$; $j = 1, \dots, n_i$ e $k = 1, \dots, t$

Este modelo é extremamente restritivo e exige certas pressuposições sobre as variâncias e covariâncias dos níveis do fator intra-indivíduos e a ocorrência de erros entre-indivíduos (parcelas) e intra-indivíduos (subparcelas) com distribuição normal, independente, identicamente distribuído e com variância constante.

Especificamente, este modelo assume o que é chamado “circularidade” entre os níveis do fator intra-indivíduos. Uma matriz de variância-covariância circular tem a propriedade que a variância da diferença entre todos os pares de níveis do fator intra-indivíduos iguala a uma mesma constante. A pressuposição de circularidade é menos restritiva que a pressuposição de simetria composta, em que se assume igualdade entre todas as variâncias dos níveis e também covariâncias iguais.

Uma condição suficiente e necessária, para a validade da estatística F da análise de variância, é a circularidade de medidas repetidas, ou seja, as matrizes devem possuir simetria composta (ENDE, 1993). A circularidade de uma matriz de variância-covariância é avaliada pela esfericidade (e), para isto, uma matriz com coeficientes de contrastes ortonormais deve ser usada para transformar a matriz de variância-covariância original para uma forma ortonormalizada. Se a forma ortonormalizada é esférica, ou seja, as variâncias da variáveis transformadas são iguais e suas covariâncias são 0, a matriz original é dita esférica:

$$\Sigma_* = \begin{bmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda \end{bmatrix} \quad \Sigma_* = C\Sigma C = \lambda I$$

Matriz esférica

$$\Sigma = \begin{bmatrix} (\sigma^2 + \sigma_1^2) & \sigma_1^2 & \sigma_1^2 & \sigma_1^2 \\ \sigma_1^2 & (\sigma^2 + \sigma_1^2) & \sigma_1^2 & \sigma_1^2 \\ \sigma_1^2 & \sigma_1^2 & (\sigma^2 + \sigma_1^2) & \sigma_1^2 \\ \sigma_1^2 & \sigma_1^2 & \sigma_1^2 & (\sigma^2 + \sigma_1^2) \end{bmatrix}$$

O principal problema da violação da condição de esfericidade é a ocorrência de testes F não exatos e liberais para os fatores da subparcela, ou seja, inflação do erro Tipo I. Portanto, a verificação da esfericidade é prerrogativa para uma boa análise através do modelo univariado.

2.2 Análise multivariada de perfis

O modelo usado para análise multivariada de perfis pode ser representado matricialmente na forma usual da Análise Multivariada de Variância (MANOVA), isto é:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon}$$

em que:

$\mathbf{Y}_{(N \times t)}$: é a matriz de dados;

$\mathbf{X}_{(N \times g)}$: é a matriz de especificação do modelo;

$\boldsymbol{\beta}_{(g \times t)}$: é a matriz de parâmetros e,

$\boldsymbol{\varepsilon}_{(N \times t)}$: é a matriz de erros.

Uma das grandes vantagens do uso da MANOVA recai no fato de não haver qualquer pressuposição sobre a estrutura da matriz de variância-covariância, desconsiderando o aspecto de esfericidade e, por conseguinte, todas as considerações a respeito do teste F e correções dos graus de liberdade. Isto ocorre porque a MANOVA adota um termo de erro específico para contrastes com 1 grau de liberdade e, conseqüentemente, cada contraste

está sempre associado com seu termo de erro específico, ao invés dos termos de erro agrupados usados em ANOVA.

No entanto, o uso desta técnica requer perfis de dados completos. Além disso, há necessidade de uma relação n (número de observações) por t (números de tempos) elevada para garantir um teste poderoso.

2.3 Análise de curvas de crescimento

Uma técnica alternativa aos modelos uni e multivariado é a análise de curvas de crescimento. Esta técnica deve ser utilizada quando a suposição de esfericidade da matriz de variância-covariância não é satisfeita, há observações perdidas ou no caso de delineamento desbalanceado. O principal objetivo desta técnica é estimar e prever os efeitos de tratamentos em algum tempo pela modelagem da relação funcional entre tratamento e tempo.

Esta análise é efetuada por meio de modelos mistos lineares ou não lineares, permitindo o uso de várias estruturas de covariâncias, de forma que se possa optar por aquela que melhor represente os dados:

$$y_{ij} = \mathbf{X}_{ij}\beta_i + \mathbf{Z}_{ij}b_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

em que:

- y_{ij} ($p \times 1$) : é o perfil de respostas do indivíduo (ij);
- \mathbf{X}_{ij} ($p \times r$) : é uma matriz de posto $r < p$, conhecida e de especificação, associada ao vetor β_i ($r \times 1$) de parâmetros sub-populacionais desconhecidos;
- \mathbf{Z}_{ij} ($p \times q$) : é uma matriz conhecida e de especificação, de posto coluna completo, associada ao vetor de efeitos aleatórios b_{ij} ($q \times 1$) de diferenças individuais em torno dos valores populacionais e,
- ε_{ij} ($p \times 1$) : um vetor de erros aleatórios.

para $i = 1, \dots, g$; $j = 1, \dots, n_i$.

As estimativas $\hat{\beta}$ e \hat{b} são obtidas por máxima verossimilhança ou máxima verossimilhança restrita, sendo a escolha do modelo baseada na razão de verossimilhança (para modelos encaixados, comparados 2 a 2) ou os Critérios de Informação de Akaike (AIC) e Bayesiano de Schwarz (BIC).

3. Dados Circulares

Uma observação \mathbf{y} de uma variável circular pode ser representada graficamente em um círculo de raio unitário na posição $(1, \mathbf{y})$, quando se utiliza coordenadas polares, ou $(\cos(\mathbf{y}), \sin(\mathbf{y}))$, quando se utiliza coordenadas cartesianas. A Figura 1 é uma representação gráfica de uma observação \mathbf{y} , de uma variável circular.

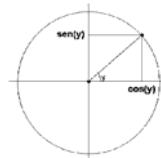


Figura 1. Representação gráfica de uma observação circular.

A média circular de um conjunto de dados circulares, y_i , $i = 1, 2, \dots, n$, é dada por (ZAR, 1999a):

$$\hat{\mu} = \begin{cases} \arctan(S/C), & \text{se } S \geq 0 \text{ e } C > 0, \\ \arctan(S/C) + \pi, & \text{se } C < 0, \\ \arctan(S/C) + 2\pi, & \text{se } S < 0 \text{ e } C > 0, \end{cases}$$

em que,

$$S = \sum_{i=1}^n \sin(y_i)$$

e

$$C = \sum_{i=1}^n \cos(y_i)$$

Essa medida corresponde ao centro de gravidade dos dados. Outra interpretação possível pode ser obtida quando se considera

cada observação como um vetor de comprimento u_m e direção y_i . Nesse caso, a média circular corresponde à direção do vetor resultante.

Uma medida de concentração bastante utilizada na análise de dados circulares é o comprimento do vetor resultante,

$$R = \sqrt{S^2 + C^2}.$$

No caso de todas as observações serem coincidentes, tem-se que $R = n$; esse é o caso de concentração máxima dos dados (variabilidade mínima). Outro caso limite se dá quando os ângulos encontram-se uniformemente distribuídos no círculo, $R = 0$; trata-se do caso de concentração mínima (variabilidade máxima; a média circular não está definida). Usualmente utiliza-se o comprimento

da resultante média definida por $\bar{R} = \frac{R}{n}$, que tem vantagem de variar no intervalo $[0, 1]$.

3.1 Modelos Probabilísticos

A função de densidade de probabilidade (p) e a função distribuição (F) de uma variável circular y são representadas por:

$$p(y) = \frac{1}{2\pi} \left[1 + 2 \sum_{r=1}^{\infty} \{ \alpha_{1r} \cos(ry) + \alpha_{2r} \sin(ry) \} \right] e$$

$$F(y) = \frac{1}{2\pi} \left[y + 2 \sum_{r=1}^{\infty} \left\{ \frac{\alpha_{1r} \sin(ry) + \alpha_{2r} \cos(ry)}{r} \right\} \right].$$

Se $y \in S_{2\pi}$, em que $S_{2\pi}$ é um intervalo semi-aberto de amplitude 2π , então define-se a função característica circular de y no ponto

$r = 1, 2, \dots$ como $\phi_r = \alpha_{1r} + i\alpha_{2r}$, com $\alpha_{1r} = E\{\cos(ry)\}$ e $\alpha_{2r} = E\{\sin(ry)\}$, sendo α_{1r} e α_{2r} denominados momentos

circulares de y . Para $r = 1$, tem-se, $\phi_1 = m$, em que m é a média

circular e r é o comprimento da resultante média de y .

A análise de dados circulares requerem modelos probabilísticos adequados. Sendo que as distribuições uniforme circular, Von Mises e normal arqueada são as mais utilizadas.

A distribuição uniforme circular possui função densidade de

$$\text{probabilidade dada por: } p(y) = \frac{1}{2\pi}, y \in S_{2\pi}.$$

Uma característica que merece destaque é o fato desta distribuição não possuir média circular e ter comprimento de resultante média igual a zero. Esse fato é bastante importante uma vez que a distribuição uniforme circular tem um papel central na teoria assintótica desenvolvida para dados circulares.

A distribuição Von Mises é uma das mais utilizadas na modelagem de dados reais, possui boas propriedades (regularidade, parâmetros interpretáveis e simetria) e parâmetros que são facilmente estimáveis. Se $y \in S_{2\pi}$ segue uma distribuição de Von Mises, com média circular $m \in S_{2\pi}$ e parâmetro de concentração $\lambda > 0$, representa-se $y \sim \mathbf{M}(m, \lambda)$, sua função de densidade de probabilidade é dada por:

$$p(y; \mu, \lambda) = \frac{1}{2\pi I_0(\lambda)} \exp\{\lambda \cos(y - \mu)\},$$

em que $I_0(\lambda)$ é a função modificada de Bessel de primeiro tipo e ordem zero, avaliada no ponto λ . De um modo geral, tem-se:

$$I_r(\lambda) = \sum_{k=0}^{\infty} \{(\mathbf{k} + \mathbf{r})! k!\}^{-1} \left(\frac{1}{2} \lambda\right)^{2k+r}, r = 0, 1, 2, \dots$$

Os momentos trigonométricos de uma distribuição de Von Mises com parâmetros m e λ são $E\{\cos(\mathbf{r}y)\} = A_r(\lambda) \cos(\mathbf{r}m)$ e

em que o comprimento da resultante média é dada por:

A variável definida por $y = Z(\text{mod } 2\pi)$ apresenta distribuição normal arqueada com parâmetros μ e ω^2 ; representa-se por $N\mathcal{E}(\mu, \omega^2)$. Sua função densidade de probabilidade é dada por:

$$p(y; \mu, \omega^2) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi\omega}} \exp\left\{-\frac{(y + 2k\pi - \mu)^2}{2\omega^2}\right\}; y \in S_{2\pi}.$$

Os momentos circulares dessa distribuição são dados por:

$$E\{\cos(ry)\} = \exp\left\{-\frac{1}{2}r^2\omega^2\right\}\cos(r\mu) \text{ e}$$

$$E\{\sin(ry)\} = \exp\left\{-\frac{1}{2}r^2\omega^2\right\}\sin(r\mu)$$

A média circular de y é dada por $\mu \pmod{2\pi}$ e o comprimento da resultante média é dada por (ZAR, 1999a):

$$\exp\left\{-\frac{1}{2}r^2\omega^2\right\}$$

Verifica-se que se y segue uma distribuição Von Mises, com média circular θ e parâmetro de concentração I , sua distribuição pode ser aproximada por uma normal arqueada com média circular θ e parâmetro de dispersão ω^2 , tal que

$$A_1(\lambda) = \exp\left(-\frac{1}{2}\omega^2\right).$$

A distribuição uniforme circular surge quando I se aproxima de zero, no caso de uma distribuição Von Mises e quando ω^2 tende a infinito no caso da normal arqueada.

3.2 Modelos Multivariados

Considere uma amostra aleatória $(\mathbf{y}_i, \mathbf{x}_i), i = 1, 2, \dots, n$, onde \mathbf{x}_i é um vetor p-variado de covariáveis fixas.

Seja $\boldsymbol{\mu}_i = \boldsymbol{\alpha} + \mathbf{h}(\boldsymbol{\eta}_i)$, $\boldsymbol{\eta}_i = \mathbf{x}_i^T \boldsymbol{\beta}$, onde $\boldsymbol{\beta}$ é um vetor paramétrico, $\mathbf{h}(\cdot)$ é uma função $\mathbf{h} : \mathcal{R} \rightarrow [-\pi, \pi)$, duplamente diferenciável e inversível, com $\mathbf{h}(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$ e $\mathbf{0}$ é o intercepto. Uma possível escolha para \mathbf{h} é $\mathbf{h}(\mathbf{a}) = 2\arctan(\mathbf{a})$.

A função escore associada aos parâmetros desse modelo conduz

$$\mathbf{X}^T \mathbf{H} \mathbf{u} = \mathbf{0},$$

$$\bar{\mathbf{R}} \text{sen}(\hat{\boldsymbol{\alpha}}) = \mathbf{0},$$

às seguintes equações: $\bar{\mathbf{R}} \text{cos}(\hat{\boldsymbol{\alpha}}) = \mathbf{0}$,

$$\mathbf{A}_1(\boldsymbol{\lambda}) = \bar{\mathbf{R}},$$

$$\mathbf{z}_i \cong (\mathbf{M}_i(\boldsymbol{\mu}_i, \boldsymbol{\lambda}; \mathbf{z}_{in_i}))^T$$

em que $\mathbf{u} = (\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2, \dots, \mathbf{u}_n)^T$, $\mathbf{u}_i = \text{sen}\{y_i - \hat{\boldsymbol{\alpha}} - \mathbf{h}(\mathbf{x}_i^T \hat{\boldsymbol{\beta}})\}$, $\mathbf{X} = (\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_n)^T$,

$\mathbf{H} = \text{diag}\left\{\frac{\partial \mathbf{h}}{\partial \eta_1}(\eta_1), \dots, \frac{\partial \mathbf{h}}{\partial \eta_n}(\eta_n)\right\}$ e $\mathbf{R} = \left(\frac{1}{n}\right)(S^2 + C^2)^{1/2}$, sendo $S = \sum_{i=1}^n \text{sen}\{y_i - \hat{\boldsymbol{\alpha}} - \mathbf{h}(\mathbf{x}_i^T \hat{\boldsymbol{\beta}})\}$ e

$C = \sum_{i=1}^n \text{cos}\{y_i - \hat{\boldsymbol{\alpha}} - \mathbf{h}(\mathbf{x}_i^T \hat{\boldsymbol{\beta}})\}$.

Para a modelagem conjunta de posição e dispersão, considere o modelo de regressão para \mathbf{w}_{it} dado por $\mathbf{w}_{it} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_{it}^T \boldsymbol{\gamma})$, onde \mathbf{f} é duas vezes diferenciável, a função de ligação é inversa uma a uma, \mathbf{g} é um vetor de parâmetros $\mathbf{q} \times \mathbf{1}$ e são matrizes de covariáveis.

Definindo a função de estimação para $\theta = (\beta^T, \gamma^T, \lambda)^T$ por:

$$\phi_n^C(\theta) = \sum_{i=1}^n \begin{bmatrix} X_i^T H_i C_i^{-1} (\bar{Y}_i - \mu_i) \\ Z_i^T F_i \left(\lambda \dot{c}_i - \frac{\lambda}{2} d_i \right) \\ w_i^T \dot{c}_i - \frac{1}{2} w_i^T d_i \end{bmatrix},$$

em que \dot{c}_i é um vetor $n \times 1$ com componentes

é um vetor $n_i \times 1$ com componentes

$$\text{e } F_i = \text{diag}\{f(z_{i1}^T \gamma), \dots, f(z_{in}^T \gamma)\}^T.$$

Se os C_i 's são conhecidos, então sob as condições de regularidade, a seqüência de raízes é consistente e assintoticamente normal, com:

$$S_i(\theta) = \begin{pmatrix} S_{11i} & 0 & 0 \\ 0 & S_{22i} & S_{23i} \\ 0 & S_{32i} & S_{33i} \end{pmatrix} \text{ e } A_i(\theta) = \begin{pmatrix} A_{11i} & A_{12i} & A_{13i} \\ A_{21i} & A_{22i} & A_{23i} \\ A_{31i} & A_{32i} & A_{33i} \end{pmatrix},$$

cujos componentes são encontrados em Artes e Jorgensen (2000).

Pode-se modelar C_i como uma função de um vetor de parâmetro desconhecido \mathbf{a} . Seja $\hat{\theta}_n$ a raiz de . Sob as condições de regularidade e assumindo que $\hat{\mathbf{a}} = \hat{\mathbf{a}}(\theta)$ é um estimador consistente de \mathbf{a} , para dado \mathbf{q} , tem-se:

$$n^{1/2}(\hat{\theta}_n - \theta) \xrightarrow{\varphi} \mathcal{N} \left[0, \lim_{n \rightarrow \infty} \left\{ \sum_{i=1}^n S_i(\theta) \right\} \left\{ \sum_{i=1}^n A_i(\theta) \right\} \left\{ \sum_{i=1}^n S_i(\theta) \right\}^{-T} \right], \text{ quando}$$

$n \rightarrow \infty$, com S_i e A_i definido acima.

Em vez de pode-se considerar a função de estimação linear ótima, definida por:

$$\phi_n^*(\theta) = \sum_{i=1}^n \begin{bmatrix} \mathbf{X}_i^T \mathbf{H}_i & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_i^T \mathbf{F}_i \mathbf{K}_i & \lambda \mathbf{W}_i \mathbf{E}(\ddot{\mathbf{c}}_i^T) \\ \mathbf{0} & \lambda \mathbf{E}(\dot{\mathbf{c}}_i^T) \mathbf{W}_i & \mathbf{E} \left\{ \mathbf{1}^T \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right) \right\} \end{bmatrix} \mathbf{cov}^{-1}(\mathbf{s}_i) \mathbf{s}_i,$$

onde $\mathbf{s}_i^T = \left\{ (\bar{\mathbf{Y}}_i - \boldsymbol{\mu}_i)^T, \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right)^T, \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right)^T \mathbf{1} \right\}$ e $\ddot{\mathbf{C}}_i$ é um vetor $\mathbf{n}_i \times 1$ com componentes $\left[\partial^2 \mathbf{c} / \partial \mathbf{x}^2 \right] (\mathbf{y}_0; \mathbf{x})_{\mathbf{x}=\lambda \mathbf{w}_{it}}$. Se $\mathbf{cov}(\mathbf{s}_i)$ é desconhecida, esta função requer a estimação de $(2\mathbf{n}_i + 1)(2\mathbf{n}_i + 3)/2$ parâmetros de perturbação que correspondem a componentes desta matriz.

ϕ_n^C , Um caso intermediário, é dado por:

$$\phi_n^*(\theta) = \sum_{i=1}^n \begin{bmatrix} \mathbf{X}_i^T \mathbf{H}_i & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_i^T \mathbf{F}_i \mathbf{K}_i & \lambda \mathbf{W}_i \mathbf{E}(\ddot{\mathbf{c}}_i^T) \\ \mathbf{0} & \lambda \mathbf{E}(\dot{\mathbf{c}}_i^T) \mathbf{W}_i & \mathbf{E} \left\{ \mathbf{1}^T \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right) \right\} \end{bmatrix} \mathbf{G}_i \mathbf{s}_i.$$

em que $\mathbf{cov}^{-1}(\mathbf{s}_i)$ é substituído pela matriz bloco diagonal

$$\phi_n^*(\theta) = \begin{bmatrix} \mathbf{cov}^{-1}(\bar{\mathbf{Y}}_i) & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{cov}^{-1} \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right) & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0}_i & \mathbf{var}^{-1} \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right)^T \mathbf{1} \end{bmatrix}.$$

Definindo a função de estimação para $\theta = (\beta^T, \gamma^T, \lambda)^T$ por:

$$\phi_n^C(\theta) = \sum_{i=1}^n \begin{bmatrix} X_i^T H_i C_i^{-1} (\bar{Y}_i - \mu_i) \\ Z_i^T F_i \left(\lambda \dot{c}_i - \frac{\lambda}{2} d_i \right) \\ w_i^T \dot{c}_i - \frac{1}{2} w_i^T d_i \end{bmatrix},$$

em que \dot{c}_i é um vetor $n \times 1$ com componentes

é um vetor $n_i \times 1$ com componentes

$$\text{e } F_i = \text{diag}\{f(z_{i1}^T \gamma), \dots, f(z_{in}^T \gamma)\}^T.$$

Se os C_i 's são conhecidos, então sob as condições de regularidade, a seqüência de raízes é consistente e assintoticamente normal, com:

$$S_i(\theta) = \begin{pmatrix} S_{11i} & 0 & 0 \\ 0 & S_{22i} & S_{23i} \\ 0 & S_{32i} & S_{33i} \end{pmatrix} \text{ e } A_i(\theta) = \begin{pmatrix} A_{11i} & A_{12i} & A_{13i} \\ A_{21i} & A_{22i} & A_{23i} \\ A_{31i} & A_{32i} & A_{33i} \end{pmatrix},$$

cujos componentes são encontrados em Artes e Jorgensen (2000).

Pode-se modelar C_i como uma função de um vetor de parâmetro desconhecido a . Seja $\hat{\theta}_n$ a raiz de . Sob as condições de regularidade e assumindo que $\hat{a} = \hat{a}(\theta)$ é um estimador consistente de a , para dado q , tem-se:

$$n^{1/2}(\hat{\theta}_n - \theta) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N} \left[0, \lim_{n \rightarrow \infty} \left\{ \sum_{i=1}^n S_i(\theta) \right\} \left\{ \sum_{i=1}^n A_i(\theta) \right\} \left\{ \sum_{i=1}^n S_i(\theta) \right\}^{-T} \right], \text{ quando}$$

$n \rightarrow \infty$, com S_i e A_i definido acima.

Em vez de $\phi_n^*(\theta)$ pode-se considerar a função de estimação linear ótima, definida por:

$$\phi_n^*(\theta) = \sum_{i=1}^n \begin{bmatrix} \mathbf{X}_i^T \mathbf{H}_i & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_i^T \mathbf{F}_i \mathbf{K}_i & \lambda \mathbf{W}_i \mathbf{E}(\ddot{\mathbf{c}}_i^T) \\ \mathbf{0} & \lambda \mathbf{E}(\dot{\mathbf{c}}_i^T) \mathbf{W}_i & \mathbf{E}\left\{ \mathbf{1}^T \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right) \right\} \end{bmatrix} \mathbf{cov}^{-1}(\mathbf{s}_i) \mathbf{s}_i,$$

onde $\mathbf{s}_i^T = \left\{ (\bar{\mathbf{Y}}_i - \boldsymbol{\mu}_i)^T, \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right)^T, \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right)^T \mathbf{1} \right\}$ e $\ddot{\mathbf{C}}_i$ é um vetor $\mathbf{n}_i \times 1$ com componentes $\left[\partial^2 \mathbf{c} / \partial \mathbf{x}^2 \right] (\mathbf{y}_0; \mathbf{x})_{\mathbf{x}=\lambda \mathbf{w}_{it}}$. Se $\mathbf{cov}(\mathbf{s}_i)$ é desconhecida, esta função requer a estimação de $(2\mathbf{n}_i + 1)(2\mathbf{n}_i + 3)/2$ parâmetros de perturbação que correspondem a componentes desta matriz. Um caso intermediário, é dado por:

$$\phi_n^C, \quad \phi_n^*(\theta) = \sum_{i=1}^n \begin{bmatrix} \mathbf{X}_i^T \mathbf{H}_i & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_i^T \mathbf{F}_i \mathbf{K}_i & \lambda \mathbf{W}_i \mathbf{E}(\dot{\mathbf{c}}_i^T) \\ \mathbf{0} & \lambda \mathbf{E}(\dot{\mathbf{c}}_i^T) \mathbf{W}_i & \mathbf{E}\left\{ \mathbf{1}^T \left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i \right) \right\} \end{bmatrix} \mathbf{G}_i \mathbf{s}_i.$$

em que $\mathbf{cov}^{-1}(\mathbf{s}_i)$ é substituído pela matriz bloco diagonal

$$\phi_n^*(\theta) = \begin{bmatrix} \mathbf{cov}^{-1}(\bar{\mathbf{Y}}_i) & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{cov}^{-1}\left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i\right) & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0}_i & \mathbf{var}^{-1}\left(\dot{\mathbf{c}}_i - \frac{1}{2} \mathbf{d}_i\right)^T \mathbf{1} \end{bmatrix}.$$

4. Teste de Igualdade entre Médias Direcionais

Para testar a igualdade entre médias direcionais, pode-se utilizar dois tipos de teste, conhecidos como método P e método M (FISHER, 1993).

O teste da hipótese de igualdade, em amostras grande ($n > 25$), é feito admitindo-se que as populações possuem dispersões comparáveis (ZAR, 1999b). Se a maior das dispersões não for mais que quatro vezes a menor das dispersões, deve-se adotar o método P. Caso contrário, deve-se adotar o método M.

4.1 Método P

Sendo $\hat{\delta}_1, \dots, \hat{\delta}_r$ as estimativas das dispersões das r populações, se $\hat{\delta}_{\max} / \hat{\delta}_{\min} \leq 4$ calcule:

$$\hat{C}_P = \sum_{i=1}^r n_i \cos \hat{\mu}_i ; \hat{S}_P = \sum_{i=1}^r n_i \sin \hat{\mu}_i ; \hat{R}_P = \sqrt{\hat{C}_P^2 + \hat{S}_P^2} \text{ e a estimativa}$$

$$\text{média } \hat{\delta}_0 = \sum_{i=1}^n \frac{n_i \hat{\delta}_i}{N}.$$

A hipótese de igualdade entre as médias direcionais é rejeitada se Y_r for demasiadamente grande, em que:

$$Y_r = \frac{2(N - R_P)}{\hat{\delta}_I}$$

4.2 Método M

Se $\hat{\delta}_{\max} / \hat{\delta}_{\min} > 4$, calcule:

$$\hat{C}_M = \sum_{i=1}^r (\cos \hat{\mu}_i) / \hat{\sigma}_i^2 ; \hat{S}_M = \sum_{i=1}^r (\sin \hat{\mu}_i) / \hat{\sigma}_i^2 \text{ e}$$

$$R_M = \sqrt{\hat{C}_M^2 + \hat{S}_M^2}$$

A estatística do teste é:

$$Y_r = 2\left(\sum_{i=1}^r 1/\hat{\sigma}_i^2 - R_M\right)$$

O valor calculado da estatística P ou M é comparado com o percentil da distribuição qui-quadrado com (r-1) graus de liberdade.

5. Referências

ARTES, R.; JORGENSEN, B. Longitudinal data estimating and equations for dispersion models. **Scandinavian Journal of Statistics: Theory and Applications**, Stockholm, v. 27, n. 2, p. 320-334, 2000.

CROWDER, M. J.; HAND, D. J. **Analysis of repeated measures**. London: Chapman & Hall, 1990. 256 p.

ENDE, C. N. von. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: SCHEINER, S. M.; GUREVITCH, J. (Ed.). **Design and analysis of ecological experiments**. New York: Chapman & Hall, 1993. p. 113-137.

FISHER, N. I. **Statistical analysis of circular data**. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. 300 p.

ZAR, J. H. Circular distributions: descriptive statistics. In: _____. **Biostatistical analysis**. 4th. ed. New Jersey: Prentice Hall, 1999a. p. 592-615.

ZAR, J. H. Circular distributions: hypothesis testing. In: _____. **Biostatistical analysis**. 4th. ed. New Jersey: Prentice Hall, 1999b. p. 616-660.



CAPÍTULO 09

Sazonalidade de crescimento e aspectos fenológicos de espécies arbóreas tropicais e seu potencial dendrocronológico

Patrícia Póvoa de Mattos

Suzana Maria de Salis

1. Introdução

A dendrocronologia é definida de forma mais ampla como o estudo dos anéis de crescimento, onde os anéis anuais podem ser datados ou associados a determinado ano. Essa disciplina pode ser subdividida em dendroclimatologia, dendroecologia, dendroarqueologia, dendroherbologia, entre outras, dependendo da aplicação que está sendo dada ao estudo dos anéis de crescimento.

O crescimento das árvores é normalmente afetado por variações climáticas e a seqüência anual de condições favoráveis e desfavoráveis. Como por exemplo, anos mais chuvosos ou mais secos, geralmente ficam registrados como anéis de crescimento mais largos ou mais estreitos em um grande número de árvores. No entanto, nem todas as camadas de crescimento são anéis anuais. Algumas vezes, quando existe um fator muito limitante, o crescimento pode nem acontecer, e o anel não é formado. Em outras ocasiões, pode ocorrer um período de estresse no meio de uma estação de crescimento, causando a formação de duas ou mais camadas de crescimento em um determinado ano, sendo denominados de falsos anéis (FRITTS, 1976), como o exemplo clássico descrito para *Hevea brasiliensis* por Hallé e Martin (1968).

Em geral, as informações provenientes dos anéis de crescimento das árvores são oriundas das larguras dos anéis de crescimento, mas informações climáticas também podem ser encontradas em variações de densidade da madeira, parâmetro esse que varia em função do tamanho e espessura das paredes das células, como relatado para diferentes espécies por Jayawickrama et al. (1997). Essas taxas de crescimento também são influenciadas por outros fatores, tais como as condições de crescimento em anos anteriores, idade e estrutura da árvore, limitações do local de crescimento e potencial hereditário específico da árvore (FRITTS, 1976).

Os elementos do micro-clima que influenciam o crescimento das plantas são apenas aqueles que limitam algum processo fisiológico. O fator limitante pode ser definido como um processo biológico em que o crescimento não pode ir além do que é permitido pelo fator mais limitante. Os mesmos fatores podem limitar de alguma forma todos os anos, mas o grau e duração de seus efeitos limitantes variam de um ano para o outro. Se um fator muda, de tal forma que não é mais limitante, a taxa de crescimento da planta irá aumentar até que outro fator se torne limitante. O princípio do fator limitante é importante para dendrocronologia, porque a largura dos anéis pode ser datada por datação cruzada (FRITTS, 1976).

Em muitos casos, fatores como comprimento do dia, sombra e baixa fertilidade, que não variam significativamente de um ano para o outro e não envolvem variações climáticas, podem limitar a distribuição das plantas, mas influenciam pouco a variabilidade da largura dos anéis de crescimento. Outros fatores não climáticos, como fogo, ataque de pragas ou doenças podem afetar tanto a distribuição das plantas quanto a largura dos anéis, sendo difícil utilizar as informações obtidas pela largura dos mesmos para inferir variação climática, exceto em casos onde esses fatores também são afetados por variações climáticas (FRITTS, 1976).

2. Verificação da formação dos anéis de crescimento anuais

A construção de modelos que relacionam fatores ambientais e largura de anéis de crescimento ou outras características

anatômicas do anel dependem do conhecimento de como cresce a árvore e da sua estrutura. Também é importante saber como ocorre o início e o final do crescimento na estação de crescimento, para poder explicar como dois anéis podem se formar em apenas uma estação de crescimento ou como podem ocorrer anéis ausentes em algumas partes do caule (FRITTS, 1976).

As taxas de crescimento podem variar ao longo do dia, da estação de crescimento e ao longo da vida da árvore. Geralmente, o crescimento é mais vigoroso e a estação de crescimento é mais longa em plantas jovens, sendo mais curtas e menos vigorosas em plantas mais velhas. O período de crescimento durante a estação de crescimento também pode variar entre os diferentes órgãos e tecidos da planta. O crescimento do câmbio ocorre inicialmente no ápice dos ramos e depois ao longo do caule. Entretanto, em árvores suprimidas ou velhas, especialmente durante os anos com condições de crescimento mais limitantes, a iniciação cambial pode não ocorrer até a base do caule (FRITTS, 1976).

Brienen e Zuidema (2003) apresentam alguns métodos simples que podem ser usados para determinar se os anéis de crescimento são anuais: 1. contar os anéis de árvores com idade conhecida, como por exemplo árvores de plantios comerciais; 2. usar marcações anuais no câmbio, por um período de três a cinco anos, de preferência no início da estação seca, verificando-se posteriormente a distribuição das cicatrizes no lenho formado no período em estudo; 3. observação de cicatrizes ocasionadas por fogo que ocorreu em data conhecida; 4. uso de faixas dendrométricas, instaladas em árvores por período longo, por vários anos, que apesar de não permitir uma verificação precisa, possibilita a indicação da formação anual do anel; ou ainda, métodos mais caros como o uso de isótopos de carbono, densitômetros, ou correlação com dados climáticos. Além desses métodos, podemos também incluir a verificação dos anéis formados na extensão do ramo referente ao crescimento do ano, em regiões onde só exista uma estação de crescimento anual (MATTOS et al., 1999), ou, pela análise da relação dos isótopos de oxigênio, registrada em espécies que crescem em locais com

períodos de déficit hídrico ao longo do ano (EVANS; SCHRAG, 2004; MACCAROLL; LOADER, 2004; POUSSART et al., 2004).

2.1 Observações pelas características anatômicas

O conhecimento da sazonalidade apresentada nas estruturas anatômicas nas camadas de crescimento do lenho é básico para a compreensão da dinâmica e manejo de diferentes populações. Como exemplo, podemos citar o estudo de uma doença de *Ulmus*, realizado por Solla et al. (2005), onde uma espécie de *Ulmus* se apresentava mais resistente que a outra em relação ao ataque de *Ophiostoma novo-ulmi*. Os autores observaram que o tamanho dos vasos, refletindo os parâmetros hidráulicos da planta, em combinação com a abundância da espécie de praga em estudo, foram os fatores mais importantes para explicar as diferenças de susceptibilidade das duas espécies de *Ulmus* estudadas.

Deslauriers et al. (2003) estudaram a formação de células do lenho em *Abies balsamea* em uma floresta boreal e observaram que o início e o final da estação de crescimento variaram em até um mês, enquanto que o início da fase de transição variou em até 17 dias. O tempo de alongamento celular no lenho inicial foi menor que uma semana e no lenho tardio levou de 5 a 10 dias. O espessamento da parede foi de 20 dias no lenho inicial e não mais que 10 a 15 dias no lenho tardio. Essa flexibilidade no padrão de formação dos anéis de crescimento também é uma resposta de adaptação às condições de crescimento, que variam de ano para ano, sendo que esse conhecimento pode ser usado para se entender as relações da árvore com os parâmetros ambientais ou climáticos.

3. Fenologia e os anéis de crescimento

Observações fenológicas podem fornecer informações úteis sobre processos de crescimento. Alguns fenômenos fenológicos, tais como entumescimento, alongamento e abertura de botões florais, alongamento dos ramos e acículas, maturação de acículas, floração e frutificação são freqüentemente associados com estágios específicos na atividade cambial e algumas variações estruturais dos anéis de crescimento (FRITTS, 1976).

Na África tropical, uma espécie que apresenta potencial dendrocronológico é *Pterocarpus angolensis*. A anualidade de formação dos anéis de crescimento foi definida considerando quatro características: formação de anéis semi-porosos; deciduidade e fenologia da espécie altamente correlacionada à sazonalidade de precipitação local; as séries de largura de anéis de crescimento altamente correlacionadas entre árvores no mesmo local e entre florestas distantes mais de 100 km; e também porque a média cronológica de larguras médias derivadas dessas árvores é altamente correlacionada com a precipitação total regional durante o período chuvoso entre os anos de 1901 e 1990 (STAHLE et al., 1999).

Na região do Pantanal, os estudos de sazonalidade de crescimento e dendrocronologia tiveram início após a confirmação do ciclo anual de crescimento, por estudos fenológicos (SALIS e MATTOS, 1993; MATTOS e SALIS, 1994), sendo possível determinar a formação anual dos anéis de crescimento (MATTOS et al., 1999), estimar a idade e incremento de várias espécies (MATTOS et al., 2005; MATTOS e SEITZ, 2005) além de resultados preliminares que sugerem *Tabebuia heptaphylla* como espécie potencial para estudos dendrocronológicos (MATTOS et al., 2004).

Os sinais climáticos presentes no lenho juvenil de espécie com anéis porosos (*Castanea sativa*) foram estudados por Fonti et al. (2007). Esses autores procuraram entender os mecanismos entre os processos fisiológicos, fenologia e formação dos vasos nessa espécie. Foi observado que os primeiros vasos apareceram no final de abril, início de maio (primavera), após um estímulo de temperatura negativa no final do inverno (fevereiro – março) e temperatura positiva no início da primavera (abril), ao mesmo tempo que teve início a formação de novas brotações. A combinação dos sinais de temperatura, com a característica de formação dos vasos no lenho inicial e as observações fenológicas sugerem que as temperaturas do final do inverno e início da primavera influenciam os processos fisiológicos envolvidos na diferenciação dos vasos no lenho inicial, determinando o tamanho final desses vasos. Já Dougherty et al. (1979) observaram

comportamento diferente para *Quercus alm* quando compararam a relação entre fotossíntese e crescimento. Os autores observaram que o processo de crescimento já havia encerrado ou estava em fase final, antes de taxas positivas de fotossíntese serem atingidas. Segundo observações feitas pelos autores, o crescimento teve início no sistema radicial, seguido pelo câmbio e finalmente mais tarde pelas flores, folhas e crescimento de ramos. Durante o período de rápido crescimento foliar e de ramos o crescimento cambial já havia cessado. Esse comportamento reflete a adaptação da espécie ao ambiente de baixas temperaturas na primavera no local de estudo.

A periodicidade de formação dos anéis de crescimento foi definida em árvores de *Tabebuia cassinoides*, *Tabebuia umbellata*, *Symphonia globulifera* e *Alchornea sidifolia* na região de Floresta Ombrófila Densa da Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro, utilizando-se injúrias mecânicas do câmbio. A fenologia das plantas foi um fator importante de influência na atividade do câmbio vascular. O período de abscisão foliar foi correlacionado com a formação do lenho tardio em três das espécies estudadas, mas ocorreu em diferentes períodos para cada espécie. A inundação foi um fator determinante no crescimento periódico em *T. cassinoides*, enquanto o fotoperíodo foi indiretamente responsável pelo ritmo de crescimento em *T. umbellata* e o ritmo endógeno, pelo crescimento rítmico de *S. globulifera* e *A. sidifolia* (CALLADO et al., 2001).

Drew (1998) estudou o comportamento fenológico e a periodicidade de mudanças de estrutura no xilema em *Cyrilla racemiflora*, em região montanhosa de Porto Rico. A quebra das gemas e alongamento dos ramos começou em março de 1989, seguido por produção de células do xilema no lenho inicial na parte baixa do caule em abril e o início da floração em maio. A maior produção de biomassa na serapilheira foi entre abril a junho, coincidindo com o pico de crescimento de ramos e formação de novas folhas. A formação do lenho tardio ocorreu em dezembro. O padrão fenológico foi sincronizado entre árvores e em diferentes anos. Os anéis de crescimento anuais foram formados com períodos de produção de lenho inicial e lenho tardio, coincidindo

com o verão chuvoso e inverno seco, respectivamente. A desfolhação causada por furacão em setembro de 1989 foi seguida por floração intensa em 1990, um ano de alongamento de ramos e largura de anéis de crescimento do xilema reduzidos.

4. A dendrocronologia em regiões tropicais

A formação dos anéis de crescimento em regiões tropicais começou a ser apresentada e discutida no início do século passado, com a publicação dos primeiros trabalhos com anéis de crescimento em espécies tropicais, com os estudos de Coster (1927/1928) e Alvim (1964). Muitas regiões tropicais apresentam uma estação seca definida que geralmente induz à dormência do câmbio e à formação dos anéis anuais de crescimento (WORBES, 2002).

A existência de anéis anuais de crescimento em espécies tropicais e seu potencial para uso em estudos dendrocronológicos já não é mais questionada. Os relatos de literatura enfocam atualmente inúmeras espécies potenciais para estudos dendrocronológicos em mais de 20 países tropicais. O ritmo de crescimento é normalmente induzido por curtos períodos de seca ou inundações de longa duração. É possível identificar grandes eventos climáticos registrados nas alterações dos anéis de crescimento. É evidente o crescimento nessa linha de pesquisa da dendrocronologia nos últimos 20 anos, mas nota-se a necessidade de desenvolver novos métodos e tecnologias adaptadas para pesquisa em espécies tropicais, considerando as particularidades e dificuldades de visualização dos anéis de crescimento em muitas espécies (WORBES, 2002). Atualmente, a aplicação dos resultados de estudos dessa natureza vem reforçar a importância da dendrocronologia nos trópicos, seja pela correlação com dados climáticos, seja pelo uso das informações para orientações de manejo sustentável, definindo intensidade e ciclo de corte (WORBES et al., 2003; MATTOS et al., 2006).

Brienen e Zuidema (2006), em estudos com anéis de crescimento, observaram para duas espécies nativas de floresta tropical, correlação positiva entre crescimento diamétrico e precipitação. Uma das espécies apresentou forte correlação entre

crescimento e precipitação no início da estação chuvosa, enquanto a outra se mostrou mais sensível à precipitação ao final da estação de crescimento do ano anterior. Tipos funcionais característicos entre espécies arbóreas da floresta tropical semidecidual, em Guanacaste, Costa Rica foram observados por Borchert et al. (2002), como apresentado na Tabela 1.

Heinrich e Banks (2006) citam *Toona sinensis* e *T. ciliata* como espécies tropicais com potencial para estudos dendrocronológicos, no entanto afirmam que existe deficiência de informações sobre o comportamento fenológico e o efeito das condições ambientais no crescimento e nas propriedades da madeira. Em experimentos instalados em plantas jovens, os autores observaram que a fenologia e o crescimento se adaptaram de acordo com a severidade dos tratamentos. Condições de crescimento mais restritivas causaram períodos mais longos sem folhas, e diminuíram os incrementos de crescimento em altura e diâmetro, afetando também o número e tamanho dos vasos. Sob condições ideais de crescimento, *T. ciliata* não ficou sem folhas, apresentando brotações múltiplas, com crescimento durante todo o experimento, sendo que não formou limite de anel de crescimento. Nas outras plantas, das duas espécies, que passaram por algum período semidecíduo ou decíduo, formou um limite de anel de crescimento durante o experimento. A reação de crescimento foi mais evidente no lenho tardio, sendo que, em casos extremos, esse foi totalmente suprimido.

Em florestas tropicais, o padrão de sucessão depende da variação de disponibilidade de luz, e formação de clareiras. Para se entender esse processo, é necessário estabelecer a idade das árvores. Nessa linha de trabalho, Brienen e Zuidema (2006) estabeleceram o padrão de variação de idade em 6 espécies da floresta ombrófila densa da Bolívia. A maior variação entre o padrão de crescimento de árvores de mesmo diâmetro, mesmo de uma mesma espécie, foi explicada principalmente pelas diferentes fases de planta jovem. Foi possível distinguir quatro padrões de ascensão de copa no dossel, sendo crescimento sem mudanças bruscas, um evento de release, um evento de supressão, ou muitos eventos de release e eventos de supressão,

necessitando de mais tempo para atingir o dossel. Foram observadas diferenças entre as espécies em relação à estratégia de atingir o dossel na extensão dos períodos de lento crescimento, sugerindo diferenças de tolerância a sombra e respostas a clareiras, que são indicativos das diferenças de ciclo de vida entre espécies não pioneiras.

Em 45 espécies da Floresta Ombrófila Densa da Costa Rica, Lieberman et al. (1985) observaram variação de taxas de crescimento em diâmetro médio de 0,35 mm a 13,41 mm por ano. Fazendo-se uma projeção do crescimento, a partir de 10 mm de diâmetro até o maior diâmetro para essas espécies, foram estimadas idades entre 52 a 442 anos. A longevidade média variou de 45 a 190 anos. Os quatro padrões principais de comportamento de crescimento, baseados em longevidade e taxas de crescimento foram: 1) espécie de sub-bosque, taxas de crescimento mais lentas e ciclo de vida mais curto; 2) espécies tolerantes a sombra, com ciclo cerca de duas vezes mais longo que as de sub-bosque e taxas de crescimento máxima semelhantes; 3) árvores do dossel ou sub-dossel, que são tolerantes a sombra, mas respondem a níveis de aumento de luminosidade, apresentam ciclos longos e taxas de crescimento mais rápidas; 4) espécies do dossel e sub-dossel intolerantes à sombra têm ciclo de vida curto e apresentam taxas de crescimento máximo rápida.

Tabela 1. Tipos funcionais em espécies arbóreas da floresta tropical semidecidual, em Guanacaste, Costa Rica (adaptado de BORCHERT et al., 2002).

Espécies tolerantes a seca ou em solos com baixa disponibilidade hídrica	
	Baixos valores dos potenciais hídricos do caule e das folhas, durante período seco
	Abscisão foliar devido a forte desidratação, durante o início da estação seca
	Brotação flushing após reidratação do solo, durante o início da estação chuvosa
Espécies decíduas	A troca de folhas ocorre durante a estação seca
	Grande variação em diâmetro com variação sazonal em disponibilidade de água
	Anéis de crescimento distintos
	Folhas messicas, com baixo peso específico e teor de água
	Em geral, madeira com alta densidade
	Armazenamento de água no parênquima de madeira de baixa densidade
	Altos valores de potencial hídrico do caule e foliar mantidos durante período seco
Espécies decíduas com caule suculento	Folhas com alto potencial hídrico abscidem rapidamente durante o início da estação seca
	Gemas vegetativas dormentes durante a estação seca
	Quebra de dormência das gemas induzidas pelo aumento do fotoperíodo
	Encolhimento dos troncos durante a quebra de dormência das gemas vegetativas e expansão após as primeiras chuvas
	Madeira sem anéis de crescimento

continua

Tabela 1. Tipos funcionais em espécies arbóreas da floresta tropical semidecidual, em Guanacaste, Costa Rica (adaptado de BORCHERT et al., 2002).

Espécies confinadas a ambientes úmidos, em florestas secas	
Espécies com troca de folhas	Espécies restritas a solos com boa disponibilidade hídrica
	Altos valores de potencial hídrico do caule mantidos durante a estação seca
	Troncos podem expandir durante estação seca
	Folhas jovens emergem imediatamente após abscisão de folhas velhas
	Presença de folhas de vida longa com alto peso específico e teor de água
Anéis de crescimento indistintos ou não anuais	
Espécies semidecíduas	Decídua por curto período, durante o final da estação seca
	Reidratação durante a estação seca ou após shedding foliar
	Flushing induzida pelo aumento do comprimento do dia ou precipitação pluviométrica durante a estação seca
	Troncos não encolhem durante a estação seca
	Anéis de crescimento incompletos e não anuais

A formação anual dos anéis de crescimento em regiões de inundação sazonal na Amazônia foi demonstrada por Schongart et al. (2002). Eles observaram que as árvores de ecótipos funcionais, sempre verdes, semidecíduas, decíduas e as de caule suculento apresentaram comportamento de crescimento relacionado ao ciclo de inundação. Essas árvores apresentam incremento alto durante a fase terrestre. As inundações induzem a dormência cambial por aproximadamente dois meses e a formação de anéis anuais de crescimento. Alguns estudos realizados em florestas tropicais secas ressaltam uma forte relação entre o comportamento fenológico e o nível de água nas plantas, afetado fortemente pela seca sazonal. Os autores observaram que a paralisação cambial em função desses dois meses ficou

registrada nos anéis de crescimento, com exceção daquelas árvores com caule suculento.

4.1 Uso de isótopos estáveis na dendrocronologia

Os isótopos estáveis dos anéis de crescimento possibilitam, em alguns casos, reconstrução paleoclimática com resolução anual perfeita e com limites estatísticos confiáveis. Isótopos estáveis de carbono marcam o equilíbrio entre a condutância estomática e a taxa fotossintética, dominada em locais secos pela umidade relativa e teor de água no solo e em locais úmidos por radiação e temperatura no verão. As taxas de isótopos de oxigênio e hidrogênio marcam a fonte de água, que contém um sinal de temperatura e da transpiração foliar, controlada predominantemente por déficit de pressão de vapor. A troca variável com água do xilema durante a síntese de madeira determina a força relativa da fonte de água e dos sinais de enriquecimento foliar. Para se produzir longas cronologias do Holoceno, são necessárias mudanças na ênfase em relação a processar um número grande de amostras eficientemente, mas mantendo a precisão analítica. A datação por anéis de crescimento tem duas grandes vantagens em relação a outros arquivos naturais de informações, como sedimentos de oceanos e lagos, áreas de turfa e geleiras. A primeira vantagem é a possibilidade de se obter a datação exata de cada anel, e a segunda que cada parte da seqüência cronológica é representada por várias sobreposições de árvores, sendo possível definir a variabilidade de medição bem como um valor médio, permitindo confiabilidade de limites a serem calculados. As árvores também apresentam ampla distribuição, sendo possível examinar variações geográficas no clima do passado, que pode ser de maior interesse para prever mudanças no clima do futuro e estimar as condições globais ou hemisféricas. Além disso, as relações isotópicas nos anéis de crescimento apresentam a vantagem do controle fisiológico de suas variações serem razoavelmente bem entendidas e relativamente simples, em comparação aos inúmeros fatores que controlam o incremento anual (McCARROLL; LOADER, 2004).

Nas regiões tropicais, apesar de algumas vezes os ciclos de chuva e umidade relativa não serem suficientes para produzir anéis distintos visíveis, ainda podem gerar sinais sazonais na composição isotópica do oxigênio na cadeia de celulose que pode ser usada para a reconstrução climática e cronológica. POUSSART et al., (2004) demonstraram a reprodutibilidade de sinais entre árvores crescendo na mesma região ou originárias de regiões geográficas distintas, confirmando a hipótese de que a assinatura de isótopos de oxigênio em árvores reflete as forças climáticas externas, além de estarem relacionados a fisiologia e a dinâmica de crescimento em árvores tropicais. Nessa mesma linha de trabalho, Evans e Schrag (2004) descrevem uma estratégia para desenvolver o controle de cronologias de árvores tropicais sem anéis de crescimento marcado, usando medidas de alta resolução de isótopos de oxigênio em madeira tropical. Esse enfoque aplica modelos existentes de composição de isótopos de oxigênio da alfa-celulose, um método rápido para extração de celulose de matéria bruta e um espectrômetro de massa de fluxo contínuo, para desenvolver aproximações cronológicas, estimativas de precipitação e taxa de crescimento

4.2 Formação dos anéis de crescimento na região do Mediterrâneo

Na região do Mediterrâneo, Cherubini et al. (2003) relatam dificuldades semelhantes às aquelas normalmente encontradas em regiões tropicais nos estudos de anéis de crescimento. A variabilidade espaço-temporal das condições de crescimento das árvores estudadas, a ocorrência de situações de anéis ausentes, ou a falta de uma sazonalidade marcada e por apresentarem atividade vegetativa nem sempre associada a períodos de dormência regulares são condições que dificultam ainda mais o trabalho de dendrocronologistas na região. Os poucos estudos dendrocronológicos estão restritos às maiores altitudes. No entanto, entende-se que essa região apresenta grande potencial para a compreensão e previsão de efeitos de mudanças globais em processos ecológicos importantes, como por exemplo, a desertificação. As plantas lenhosas podem apresentar diferentes estratégias de crescimento e de respostas fenológicas. Na região mediterrânea, a água é geralmente o fator limitante. Em geral,

anatomia da madeira, arquitetura da planta, anatomia foliar, ciclo de vida e fisiologia são todas características inter-relacionadas.

Segundo Cherubini et al. (2003), já foi demonstrado em muitos estudos que no Mediterrâneo o máximo da atividade fotossintética ocorre na primavera. A atividade cambial pode ser paralisada pelas baixas temperaturas nas latitudes mais elevadas durante o inverno, mas também pelos períodos de seca que ocorrem durante os verões quentes e secos. A essas condições dá-se o nome de estresse duplo do Mediterrâneo, o que ocasiona formação de anel de crescimento duplo ou falso. Nas condições do Mediterrâneo, esse fenômeno ocorre irregularmente no espaço e no tempo, sendo difícil datar a formação dos anéis apesar de ter sido demonstrado que é possível, para algumas espécies. Nesses casos, é preferível trabalhar com disco inteiro, para facilitar a interpretação de falsos anéis ou anéis ausentes.

A formação dos anéis de crescimento nas condições do Mediterrâneo foi classificada por Cherubini et al. (2003) em quatro grupos: a) árvores com dormência da atividade cambial no inverno, tais como árvores e arbustos decíduos, que apresentam atividade foliar com alta capacidade fotossintética durante a disponibilidade hídrica no solo; b) árvores com atividade cambial dormente durante o verão, onde arbustos decíduos apresentam comportamento para evitar a seca, envolvendo a dessecação foliar ou enrolamento ao final da estação de crescimento. Se houver precipitação durante a estação seca, as folhas velhas desenrolam rapidamente e retomam o crescimento; c) árvores com parada de crescimento dupla, no verão e no inverno, geralmente para plantas sempre verdes em que a atividade cambial coincide com o ritmo climático, com anéis duplos como consequência do estresse de frio no inverno e falta de água que define a dormência no verão; d) árvores com atividade cambial sem dormência, em locais onde o suprimento de água é contínuo e não há formação de anéis de crescimento.

5. Aplicações de estudos da sazonalidade do crescimento e dendrocronologia

5.1. Fenologia e dendroclimatologia

Estudos de dinâmica de crescimento, associando informações de idade e crescimento, fenologia, produção de biomassa e variáveis climáticas tem sido encontrados na literatura. Williams-Linera et al. (2000) estudaram *Fagus grandiflora*, uma espécie com distribuição restrita a regiões da Floresta Montana do México. Segundo os autores, a vegetação, apesar de suas condições atípicas de dominância, restrita, em algumas áreas, a apenas uma espécie, e da vegetação jovem se apresentar crescente, não foram observadas alterações no ritmo de crescimento da população adulta. Em parte da área estudada, a vegetação se estabeleceu após um distúrbio grave que destruiu a floresta original, mas apesar disso, a população aparentemente será capaz de se manter ou recompor/recuperar, se não ocorrerem novos distúrbios, antrópicos ou mudanças climáticas relacionadas ao aquecimento global.

Existe uma crescente preocupação com o efeito que elevados teores de CO₂ podem provocar na duração das folhas e na fenologia. Asshoff et al. (2006) realizaram observações fenológicas, medições de anéis de crescimento e incremento da área basal, para calcular um índice de ramificação e estabelecer uma relação alométrica na copa. Os autores determinaram uma relação da área foliar com o crescimento de ramos para árvores crescendo em condições ambiente ou com elevado CO₂. O objetivo principal foi determinar se o acúmulo de biomassa em árvores adultas de florestas da região temperada aumentaria quando expostas a elevados níveis de CO₂. Foi estabelecida uma cronologia para cada árvore, considerando alguns anos antes do início do experimento, para que se pudesse comparar com o crescimento pré-tratamento. Dentre as espécies estudadas, apenas *Fagus sylvatica* apresentou variação positiva de crescimento no primeiro ano. As outras espécies dominantes não apresentaram respostas ao aumento do CO₂. Martinelli (2004) também procurou avaliar se o crescimento radial das árvores nas

últimas décadas poderia ser parcialmente explicado, além do resultante do efeito climático, pelo aumento do CO₂ atmosférico. Esses estudos mostram que muitas espécies lenhosas, em vários ecossistemas, apresentam diferentes respostas em largura de anel, devido ao aumento do CO₂ atmosférico.

Dittmar et al. (2006) realizaram estudos fenológicos, dendrocronológicos e avaliaram dados climáticos para identificar e quantificar o impacto de geadas tardias no último século, em *Fagus sylvatica* na Alemanha. Observaram que estão positivamente relacionados à frequência de crescimento reduzido, em função de geadas, com o aumento de altitude. A redução pode chegar a mais de 90 % do crescimento médio dos 10 anos anteriores. Não foram encontradas evidências de impactos significativos no crescimento radial por geadas tardias que ocorreram antes da abertura (unfolding) foliar ou com temperaturas acima de -3 °C. O aumento da frequência e da intensidade de geadas tardias durante as últimas décadas não foi confirmado. Portanto, os autores observam que a redução de vitalidade observada recentemente, acompanhada de redução de crescimento, especialmente em altas altitudes da Europa central não pode ser explicada como consequência de danos por geada tardia.

Holopainen et al. (2006) usaram dados fenológicos e de anéis de crescimento e testaram o seu potencial para estudos paleoclimáticos. As informações em parte fragmentadas e em outras partes sobrepostas a dados fenológicos não sistemáticos de 14 fenômenos diferentes foram combinados em uma série contínua de tempo de índices fenológicos. Cada série média específica dos fenômenos foi baseada em séries indexadas específica por local, espacialmente normalizada. Essas séries foram comparadas entre si, as séries de anéis de crescimento de árvores vivas e de sub-fósseis, e as séries de dados meteorológicos antigos e modernos. Os índices fenológicos mostraram forte correlação positiva com temperaturas de fevereiro a junho. Por outro lado, a correlação entre os índices fenológicos e precipitação foi próxima de zero.

Estudos visando à antecipação dos efeitos das mudanças climáticas na ocorrência de incêndios florestais são cada vez mais frequentes. A compreensão das relações do passado entre clima e incêndios florestais permite antecipar no futuro pela identificação de parâmetros com potencial para interferir nos regimes de incêndios futuros (HEYERDAHL et al., 2002).

Já existem estudos avaliando o potencial de reconstrução climática em regiões tropicais usando anéis de crescimento, como trabalhos realizados por Buckley et al. (2005), Schongarten et al. (2006), Roger III et al. (2006), entre outros.

5.2. Dendrocronologia e Alterações ambientais

Anéis anuais de crescimento em espécies florestais podem ser afetados por diferentes alterações ambientais, como, por exemplo, ataque de insetos herbívoros, poluição do ar, entre outros. A seguir, apresentaremos alguns exemplos, que ilustram esses distúrbios.

5.2.1. Desfolha

Em um estudo conduzido em plantas jovens de carvalho por Hilton et al. (1987), com desfolhação simulada a três níveis de severidade, observaram que, em relação às plantas controle, ocorreu: 1) produção mais cedo de novas brotações, normal em plantas não desfolhadas, e formação de mais ramos laterais, mais susceptíveis a danos de geadas no inverno; 2) produção de folhas menores e mais abundantes; 3) menores diâmetros de caules principais, que podem ser calculados pelas taxas de crescimento, variando em ambos tratamentos de desfolhação e condições de crescimento durante o ano, e retornando a valores normais assim que a desfolhação parou; 4) formação do lenho inicial do xilema com menor proporção de fibras no xilema durante a estação. Com desfolhação leve, a maioria desses sintomas apareceu fracamente, sendo mais evidentes com desfolhação mais severa. Os efeitos mais evidentes de desfolhação total foram taxas de crescimento menores e efeitos na anatomia da madeira.

Jones et al. (2004) também estudaram o efeito de desfolhação artificial na produção do xilema de *Populus tremuloïdes*. Foram feitas medições de incremento semanal do xilema, características anuais dos vasos e dimensões das fibras do final da estação de crescimento. Houve uma redução significativa na largura dos anéis de crescimento em 2002, e o crescimento radial em 2001 foi significativamente menor em árvores desfolhadas, sugerindo uma maior redução em crescimento radial devido à desfolhação. Modelos de regressão sigmóides sugerem uma parada de crescimento mais cedo em árvores desfolhadas. Não foram observadas diferenças nas características dos vasos, entretanto, o diâmetro e largura do lúmen das fibras eram bem menores em árvores desfolhadas. Especula-se que uma estação de crescimento radial mais curta pode ter causado a redução do período de alongamento celular. Uma parada mais cedo da estação de crescimento radial associada com a re-alocação de carboidratos para produzir uma segunda emissão de folhas poderia explicar o reduzido tamanho das fibras de árvores desfolhadas.

Karlsson et al. (2004) analisaram a variação da largura dos anéis de crescimento, e relacionaram com temperatura e herbivoria, usando séries de anéis de crescimento de árvores de cinco locais do norte da Suécia. O clima explicou 48 % a 64 % da variação da média relacionada à idade das séries dos anéis de crescimento. Em geral, o efeito do ano corrente em julho e junho foram os mais importantes nos cinco locais. Um mês de maio mais quente resultou em anéis mais largos, devido a uma quebra de dormência mais cedo. Grande parte da variação média da largura dos anéis do caule foi devido à variação entre caules dentro das árvores. Os caules principais cresceram mais rápido e eram mais responsáveis pela resposta da variação climática que os caules secundários. Não foram encontrados efeitos de herbivoria por insetos na largura dos anéis de crescimento sob baixos níveis de desfolhação. Com uma redução severa das folhas, anéis mais estreitos foram observados por quatro anos consecutivos. Após ataques por insetos com desfolhação completa e mortalidade de alguns caules, a largura dos anéis de crescimento dos caules sobreviventes respondeu com aumento

do crescimento. Brotação basal emergindo logo após um ataque severo por insetos, com alta mortalidade de caules mais velhos, cresceram mais rápido que as brotações que ocorreram durante outros períodos, mostrando a capacidade de adaptação da espécie para se recuperar. A habilidade para produzir brotações basais, beneficiada por um sistema radicular ainda ativo para crescimento inicial rápido, é um dos mecanismos importantes para isso.

Mayfield III et al. (2005) estudaram desfolhação de *Pinus strobus*, usando informação obtida dos anéis de crescimento. A análise dos dados revelou que o incremento volumétrico anual foi reduzido significativamente como consequência do ataque de insetos. Anéis de crescimento ausentes ou descontínuos foram mais freqüentes no tronco, na parte mais próxima à base da árvore. Períodos de crescimento mais lento, decorrente da desfolhação por inseto, variou de 5 a 16 anos contínuos.

Nowacki e Abrams (1997) desenvolveram um procedimento novo, em dendroecologia, para elucidar distúrbios de copa. Compararam médias móveis de 10 anos de anéis de crescimento, para neutralizar efeitos de curto prazo (secas) e longo prazos, associados com clima, enquanto aumentava a detecção de mudanças abruptas e contínuas de crescimentos radiais característicos de distúrbios de copa. Baseado em evidência empírica, uma resposta de crescimento de 25 % foi definida como sinal de distúrbios de copa. Diferente de respostas de liberação de crescimento radial em 50 % a 100 %, freqüentemente usadas para detectar distúrbios utilizando árvores do sub-bosque em florestas fechadas. Os dados de distúrbios recuperados de análise dendroecológica foram reforçados com dados de datação de amostras do sub-bosque. Comparando esses dados, foi estimado um retorno de intervalos de distúrbios de 21 anos em anos anteriores ao período em análise (anterior a 1775) e durante a alta exploração do período de 1775 a 1900, e de 31 anos, em tempos modernos (após 1900). Apesar da periodicidade do distúrbio ter-se mantido estável no período anterior à implantação e no início da era de exploração, o tipo de distúrbio mudou de principalmente natural (vento e fogo) para forças antrópicas (colheita intensa para produção de carvão), baseado em dados

históricos. Essa técnica para entender distúrbios históricos apresenta um grande potencial e deveria ser adaptada e aplicada para outros tipos de florestas.

5.2.2. Poluição ambiental

Em áreas com intensa ocorrência de poluição do ar, em geral percebe-se uma redução da largura dos anéis de crescimento relacionada ao período de incidência da poluição e não relacionada às variações climáticas, a menos que ocorram eventos muito extremos (TOLUNAY, 2003; WILCZYNSKI, 2006).

A reconstrução do histórico de níveis de metais tóxicos no ambiente usando análise química de anéis de crescimento ainda é controversa. Segundo Brabander et al. (1999), esse problema pode ser parcialmente resolvido pelo uso de micro-análises de células de madeira individuais. Eles usaram uma combinação instrumental de análise de ativação de nêutron e espectrometria de massa de íon secundário, e observaram níveis de Cromo, Estrôncio, Cádmio e Chumbo nos anéis de crescimento de *Quercus rubra*, e estabeleceram escalas micrométricas de gradientes em abundância de metal tóxico. Com essa nova metodologia, os autores sugerem que será possível testar, cada metal individualmente, nos anéis de crescimento, para decifrar registros de longo prazo em muitos metais no ambiente.

5.3. Dendrocronologia e Fenologia em Manejo Florestal

O uso de informações dos anéis de crescimento para planejamento de manejo florestal sustentável é comum em regiões temperadas. Os anéis de crescimento fornecem informações precisas do crescimento passado das árvores e de sua relação com o ambiente. Isso permite entender a sensibilidade das espécies a determinadas variações ambientais e provê informações para análise de risco. A análise dos anéis de crescimento também serve de base para se avaliar a composição de espécies, espaçamento e o efeito da idade no crescimento das florestas. Também é possível desenvolver trabalhos de controle de qualidade de madeira e contribuir para a otimização econômica do manejo florestal (SPIECKER, 2002).

A análise de anéis de crescimento, associada a informações fenológicas e de manejo florestal em espécies tropicais, foi aplicada recentemente em espécies de floresta natural na Bolívia, com muito sucesso como ferramenta básica para estimar produção anual em espécies arbóreas tropicais, dando subsídios para manejo sustentável de florestas naturais. Pode ser considerada uma informação complementar aos dados obtidos de parcelas permanentes, sendo uma boa alternativa por demandar menos tempo para obtenção dos resultados de crescimento (BRIENEN; ZUIDEMA, 2003). Nesse projeto de manejo na Bolívia, Brien (2005) e Brien e Zuidema (2006) observam que a sustentabilidade do processo ou atividade como vem sendo conduzida está comprometida. O tempo para retornar ao volume inicial após a exploração foi estimado em 40 a 80 anos, dependendo da abundância das espécies abaixo do diâmetro de corte. No entanto, a produção de madeira prevista para o segundo corte foi menor do que a obtida no primeiro, considerando o retorno da exploração em 20 anos, estabelecidos pela legislação boliviana. No Brasil, em áreas florestadas do Pantanal, a partir de dados de anéis de crescimento estão sendo feitas estimativas preliminares de produção de madeira e corte (MATTOS et al., 2006). Nesse estudo, não existe um plano de manejo formal, mas são sugeridas ações de uso dos recursos florestais considerando o ritmo de crescimento, a área basal e a abundância das espécies.

6. Considerações Finais

A ampliação de estudos dendrocronológicos em espécies tropicais, aliados a outras áreas de pesquisa, irá trazer benefícios diretos, tanto em pesquisas básicas, fortalecendo o conhecimento da dinâmica das espécies e das florestas em diferentes ambientes e às variações climáticas e ambientais, bem como em pesquisa aplicada, pelo aprimoramento de planos de manejo, para exploração ou conservação das florestas. E, ainda de forma muito pontual, dados provenientes dos anéis de crescimento apresentam grande potencial para a compreensão das mudanças climáticas e recuperação de informações climáticas do passado.

7. Referências

- ALVIM, P. T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M.H. (Ed.). **Formation of wood forest trees**. New York: Academic Press, 1964. p. 479-495.
- ASSHOFF, R.; ZOTZ, G.; KORNER, C. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂. **Global Change Biology**, v. 12, p. 848–861, 2006.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 27-39, 2002.
- BRABANDER, D. J.; KEON, N.; STANLEY, R. H. R.; HEMOND, H. F. Intra-ring variability of Cr, As, Cd, and Pb in red oak revealed by secondary ion mass spectrometry: Implications for environmental biomonitoring. **PNAS**, v. 96, n. 25, p. 14635-14640, 1999.
- BRIENEN, R. J. W. **Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees**. Riberalta: PROMAB, 2005. 144 p. (PROMAB. Scientific Series, 10).
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. **Anillos de crecimiento de árboles maderables en Bolivia: su potencial para el manejo de bosques y una guía metodológica**. Riberalta : PROMAB, 2003. 33 p. (Informe técnico, 7).
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. The use of tree rings in tropical forest management: Projecting timber yields of four Bolivian tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 256-267, 2006.
- BUCKLEY, B. M.; COOK, B. I.; BHATTACHARYYA, A.; DUKPA, D.; CHAUDHARY, V. Global surface temperature signals in pine ring-width chronologies from southern monsoon Asia. **Geophysical Research Letters**, v. 32, p. 1-4, 2005.
- CALLADO, C. H.; SILVA NETO, S. J.; SCARANO, F. R.; COSTA, C. G. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees**, v. 15, p. 492-497, 2001.
- CHERUBINI, P.; GARTNER, B. L.; TOGNETTI, R.; BRAKER, O. U.; SCHOCH, W.; INNES, J. L. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. **Biological Reviews**, v. 78, p. 119–148, 2003.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen – und Jahresringbildung in den Tropen. **Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg**, Buitenzorg, v. 37, p. 49-160; v. 38, p. 1-114, 1927/1928.

DESLAURIERS, A.; MORIN, H.; BEGIN, Y. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). **Canadian Journal of Forest Research**, v. 33, p. 190-200, 2003.

DITTMAR, C.; FRICKE, W.; ELLING, W. Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. **European Journal of Forest Research**, v. 125, p. 249-259, 2006.

DOUGHERTY, P. M.; TESKEY, R. O.; PHELPS, J. E.; HINCKLEY, T. M. Net Photosynthesis and Early Growth Trends of a Dominant White Oak (*Quercus alba* L.) **Plant Physiology**, v. 64, p. 930-935, 1979.

DREW, A. P. Growth rings, phenology, hurricane disturbance and climate in *Cyrilla racemiflora* L., a rain forest tree of the Luquillo Mountains, Puerto Rico. **Biotropica**, v. 30, n. 1, p. 35-49, 1998.

EVANS, M. N.; SCHRAG, D. P. A stable isotope-based approach to tropical dendroclimatology. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 68, n. 16, p. 3295-3305, 2004.

FONTI, P.; SOLOMONOFF, N.; GONZALEZ, I. G. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. **New Phytologist**, v. 173, p. 562-570, 2007.

FRITTS, H. C. **Tree rings and climate**. London: Academic Press, 1976. 567 p.

HALLÉ, F.; MARTIN, R. Étude de la croissance rythmique chez l'hevea (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Euphorbiacées-Crotonoidées). **Adansonia**, Serie 2, v. 8, n. 4, p. 475-503, 1968.

HEINRICH, I.; BANKS, J. C. G. Variation in phenology, growth, and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. **International Journal of Plant Sciences**, v. 167, n. 4, p. 831-841, 2006.

HEYERDAHL, E. K.; BRUBAKER, L. B.; AGEE, J. K. Annual and decadal climate forcing of historical regimes in the interior Pacific Northwest, USA. **The Holocene**, v. 12, n. 5, p. 597-604, 2002.

HILTON, G. M.; PACKHAM, J. R.; WILLIS, A. J. Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). **New Phytologist**, v. 107, n. 3, p. 603- 612, 1987.

HOLOPAINEN, J.; HELAMA, S.; TIMONEN, M. Plant phenological data and tree-rings as palaeoclimate indicators in south-west Finland since AD 1750, **International Journal of Biometeorology**, v. 51, p. 61-72, 2006.

JAYAWICKRAMA, K. J. S.; MCKEAND, S. E.; JETT, J. B.; WHEELER E. A. Date of earlywood.latewood transition in provenances and families of loblolly pine, and its relationship to growth phenology and juvenile wood specific gravity. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 27, p. 1245-1253, 1997.

JONES, B.; TARDIF, J.; WESTWOOD, R. Weekly xylem production in trembling aspen (*Populus tremuloides*) in response to artificial defoliation. **Canadian Journal of Botany**, v. 82, p. 590-597, 2004.

KARLSSON, P. S.; TENOW, O.; BYLUND, H.; HOOGESTEGER J; WEIH, M. Determinants of mountain birch growth in situ: effects of temperature and herbivory. **Ecography**, v. 27, p. 659-667, 2004.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; HARTSHORN, G.; PERALTA, R. Growth rates and age-size relationships of Tropical Wet Forest Trees in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 1, n. 2, p. 97-109, 1985.

MARTINELLI, N. Climate from dendrochronology: latest developments and results. **Global and Planetary Change**, v. 40, p. 129-139, 2004.

MATTOS, P. P.; SALIS, S. M. Fenologia de frutíferas nativas na sub-região da Nhecolândia, Pantanal Mato-grossense. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 45., 1994, São Leopoldo. **Resumos**. São Leopoldo: Universidade do Vale do Rio dos Sinos; [S. l.]: Sociedade Botânica do Brasil, 1994. p. 374.

MATTOS, P. P.; SALIS, S. M.; BRAZ, E. M.; CRISPIM, S. M. A. **Manejo sustentable de bosques naturales del Pantanal de Nhecolândia**: primer abordaje. Encaminhado para Congresso IUFRO – Chile, 2006.

MATTOS, P. P.; SEITZ, R. A.; SALIS, S. M. de. Crescimento de espécies arbóreas de floresta natural do Pantanal Mato-Gossense. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, v. 50, p. 69-80, 2005.

MATTOS, P. P.; SEITZ, R. A.; SALIS, S. M. de. Potencial dendroecológico de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Tol. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, v. 48, p. 93-103, 2004.

MATTOS, P. P. de; SEITZ, R. A.; BOLZON de MUNIZ, G. I. Identification of annual growth rings based on periodical shoot growth. In: WIMMER, R; VETTER, R. E. (Org.). **Tree ring analysis**. Wallingford: CAB Publ., 1999. v. 1, p. 139-145.

MATTOS, P. P.; SEITZ, R. A. **Dinâmica de crescimento de angico (*Anadenanthera colubrina* var. *cebil*) no Pantanal Mato-grossense**. Colombo: Embrapa Florestas, 2005. (Embrapa Florestas. Circular técnica, 102).

- MAYFIELD III, A. E.; ALLEN, D. C.; BRIGGS, R. D. Radial growth impact of pine false webworm defoliation on eastern white pine. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 35, p. 1071-1086, 2005.
- McCARROLL, D.; LOADER, N. J. Stable isotopes in tree rings. **Quaternary Science Reviews**, v. 23, p. 771-801, 2004.
- NOWACKI, G. J.; ABRAMS, M. D. Radial-Growth Averaging Criteria for Reconstruction Disturbance Histories from Presettlement-Origin Oaks. **Ecological Monographs**, v. 67, n. 2, p. 225-249, 1997.
- POUSSART, P. F.; EVANS, M. N.; SCHRAG, D. P. Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 218, p. 301-316, 2004.
- ROGER III, J. C.; GAMBLE, D. W.; McCAY, D. H.; PHIPPS, S. Tropical Cyclone Signals within Tree-Ring Chronologies from Weeks Bay National Estuary and Research Reserve, Alabama. **Journal of Coastal Research**, v. 22, n. 6, p. 1320–1329, 2006.
- SALIS, S. M.; MATTOS, P. P. de. Fenologia de arbóreas nativas com potencial madeireiro na sub-região da Nhecolândia, Pantanal Mato-grossense. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1.; CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. **Anais**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura; [S.l.]: SBEF, 1993. p. 762.
- SCHONGART, J.; PIEDADE, M. T. F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNA, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 581–597, 2002.
- SCHONGART, J.; ORTHMANN, B.; HENNENBERG, K. J.; POREMBSKI, S.; WORBES, M. Climate–growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. **Global Change Biology**, v. 12, p. 1139–1150, 2006.
- SOLLA, A.; MARTIN, J. A.; CORRAL, P.; GIL, L. Seasonal changes in wood formation of *Ulmuspumila* and *U. minor* and its relation with Dutch elm disease. **New Phytologist**, v. 166, p. 1025–1034, 2005.
- SPIECKER, H. Tree rings and forest management in Europe. **Dendrochronologia**, v. 20, n. 1-2, p. 191-202, 2002.
- STAHLE, D. W.; MUSHOVE, P. T.; CLEVELAND, M. K.; ROIG, F.; HAYNES, G. A. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. **Forest Ecology and Management**, v. 124, p. 217–229, 1999.

TOLUNAY, D. Air pollution effects on annual ring widths of forest trees in mountainous land of Izmir (Turkey). **Water, Air, and Soil Pollution: Focus**, v. 3, p. 227–242, 2003.

WILCZYNSKI, S. The variation of tree-ring widths of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) affected by air pollution. **European Journal of Forest Research**, v. 125, p. 213–219, 2006.

WILLIAMS-LINERA, G.; DEVALL, M. S.; ALVAREZ-AQUINO, C. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology. **Journal of Biogeography**, v. 27, p. 1297–1309, 2000.

WORBES, M. One hundred years of tree-ring research in the tropics—a brief history and an outlook to future challenges. **Dendrochronologia**, v. 20, n. 1–2, p. 217–231, 2002.

WORBES, M.; STASCHEL, R.; ROLOFF, A.; JUNK, W. J. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. **Forest Ecology and Management**, v. 173, p. 105–123, 2003.



CAPÍTULO 10

Atividades Fenológicas de Imbuia (*Ocotea porosa* (NEES ET MARTIUS ex NEES) em Áreas de Floresta Ombrófila Mista, no Estado do Paraná

Gizelda Maia Rego

Osmir José Lavaronti

INTRODUÇÃO

A fenologia é o estudo dos aspectos temporais dos eventos biológicos repetitivos, incluindo os efeitos ambientais, e as possíveis interações planta/animal relacionados com a polinização, dispersão e predação de sementes. É uma atividade descritiva, que fornece informações úteis para se avaliar a adaptabilidade das espécies e para se definir metas preliminares nas operações de manejo das plantas. As plantas possuem diferentes estratégias para conseguir o seu estabelecimento em um dado local do nicho. Essas estratégias estariam envolvidas com as fenofases relacionadas às mudanças sazonais climáticas, padrão de crescimento e desenvolvimento (REICH, 1995; JUSTINIANO; FREDERICKSEN, 2000). Os eventos biológicos mais importantes das plantas são a floração e a frutificação, pois estes são os principais mecanismos da perpetuação da espécie e os mais importantes vetores da seleção natural (FOURNIER; CHARPANTIER, 1975).

Os estudos fenológicos podem produzir dados e informações úteis em todos os níveis da pesquisa ecológica tradicional: plantas individuais, populações e comunidades. Além de repercussões teóricas, o conhecimento adquirido nesses estudos tem implicações práticas importantes, incluindo a produtividade de culturas agroflorestais, controle de “pragas”, recuperação de áreas

degradadas e manejo de unidades de conservação. O conhecimento sobre fenologia permite avaliar a disponibilidade de recursos ao longo do ano. Esse conhecimento pode ser aplicado no manejo florestal, funcionando como ferramenta de suporte para o desenvolvimento de estratégias conservacionistas da flora e da fauna (FOURNIER, 1974; REICH, 1995; PEDRONI et al., 2002), fornecendo bases para o entendimento dos papéis que os fatores ambientais exercem nas plantas por meio da regulação fitohormonal, inibindo ou desencadeando fenofases específicas (LARCHER, 2000; NUNES et al., 2005).

Os padrões fenológicos podem variar dentro de uma mesma espécie, se avaliados em diferentes ecossistemas, devendo ser ressaltado que a taxa de floração e frutificação pode variar entre populações, entre indivíduos e entre anos (NEWSTROM et al., 1994). A exposição à luz, temperatura, pluviosidade, o dano foliar, os estresses hídrico e nutricional e o aborto de flores são alguns dos fatores mais importantes que influenciam nos padrões fenológicos das plantas. Já o período de produção de sementes pode estar relacionado à atividade de polinizadores e dispersores, ao desenvolvimento do fruto e da semente, ao comportamento de predadores de sementes e às necessidades específicas para a germinação (WRIGHT, 1991). Os padrões das plantas estão ligados ao tempo, à duração e à frequência da floração e frutificação, bem como ao tipo de reprodução de cada espécie. O conhecimento desses padrões é importante para caracterizar o padrão reprodutivo de indivíduos e de espécies, promovendo o uso sustentável das florestas e estimulando a proteção à biodiversidade e dos ecossistemas (FALCÃO et al., 2000).

Para uso em programas de reflorestamento, são necessárias as informações sobre fenologia, ecofisiologia e métodos de propagação das espécies, tecnologias, estas, que ainda não estão inteiramente dominadas (LARCHER, 2000). Estudos sobre a fenologia reprodutiva de espécies florestais arbóreas são necessários para gerar parâmetros com vistas à conservação e exploração racional, conciliando sustentabilidade com economicidade. Em face das exigências legais de planos de manejo na utilização dos recursos florestais, é relevante conhecer a

fenologia reprodutiva das espécies a serem manejadas (REICH, 1995).

Na literatura são encontrados raros trabalhos sobre o comportamento fenológico da imbuia. Neste contexto, o trabalho teve como objetivo monitorar, à longo prazo, o padrão fenológico vegetativo e reprodutivo de indivíduos de uma população de *Ocotea porosa*, localizada no bioma da Floresta Ombrófila Mista, a fim de se coletar informações que contribuam para os programas de produção de mudas e de conservação e de melhoramento genéticos da espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido na microrregião de Colombo, PR, ($22^{\circ} 42' 30''$ S e $47^{\circ} 38' 00''$ W), em áreas onde a vegetação predominante é a de Floresta com Araucária (Floresta Ombrófila Mista) com altitude média de 950 m (Figura 1). O clima da região é Cfb (clima subtropical úmido mesotérmico), com verões frescos (média inferior a 22°C), invernos com ocorrência de geadas frequentes (temperatura média inferior a 18°C), não apresentando estação seca, com precipitação pluviométrica média anual de 1.500 mm, segundo o Sistema Climático de Koeppen (KOEPPEN, 1948) (Figura 2).



Figura 1. Mapa de localização da área do estudo, no Município de Colombo no Estado do Paraná.

CARACTERÍSTICA DA ESPÉCIE ESTUDADA

A família Lauraceae é considerada uma das famílias mais primitivas pertencentes à divisão Magnoliophyta. As Lauraceas apresentam-se amplamente distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais do planeta, sendo formado por 49 gêneros e 3 mil espécies (WERFF; RICHTER, 1996; MARQUES, 2001) e destacam-se das demais famílias pela sua importância econômica. Esta família representa um dos mais importantes grupos da flora dendrológica brasileira, reunindo espécies de valor, tanto pela qualidade da madeira, como pela produção de frutos, óleos e especiarias.

O gênero *Ocotea* Aubl. engloba cerca de 300 espécies, sendo que as representantes brasileiras de maior importância econômica são *Ocotea porosa* (NEES e MART.) Barroso (imbuia) e *O. pretiosa* (BENTH. e HOOK.) (sassafrás- brasileiro). A *Ocotea porosa* (NEES e MARTIUS EX. NEES), segundo Lorenzi (1992), é conhecida em todo o Brasil com os nomes de imbuia, embuia, canela-imbuia, imbuia-clara, imbuia-preta e que apresenta como sinonímia botânica os nomes de *Phoebe porosa* (Nees e Mart.) Mez e *Cinnamomum porosum* (NEES e MART.) Kost.

A imbuia (*Ocotea porosa*) é uma espécie nativa, que sempre desempenhou um papel fundamental no desenvolvimento econômico e cultural nas regiões de abrangência da Floresta Ombrófila Mista ou Floresta com Araucária, pois sempre ocorre associada com *Araucaria angustifolia* (CALDATO et al., 1999). Incluída na lista oficial da flora brasileira ameaçada de extinção, na categoria de espécies vulneráveis, em função da acentuada erosão genética provocada pelo desmatamento em sua área de ocorrência natural, a sua madeira é utilizada na marcenaria de mobiliário de luxo, na construção civil e tem potencial para uso em perfumaria (CARVALHO, 1994; INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE, 2007).

REGISTRO DOS DADOS FENOLÓGICOS

Os estudos dos padrões fenológicos da imbuia basearam-se no método proposto por Fournier (1974), com a seleção de dez indivíduos em áreas fragmentadas da Floresta Ombrófila Mista,

no Município de Colombo, no Estado do Paraná, no período de quatro anos (2003 a 2006).

Monitoramento das fenologias vegetativa e reprodutiva

As avaliações das fases da fenologia vegetativa foram efetuadas quinzenalmente e as da reprodutiva semanalmente e/ou em dias alternados. As características vegetativas monitoradas foram: queda das folhas ou árvore desfolhando, brotamento ou folhas novas e folhas maduras ou copa totalmente formada. As características reprodutivas foram: botão floral, floração adiantada, floração terminando, frutos novos, frutos verdes, frutos maduros, semente disseminando.

Foi utilizado o método proposto por Fournier (1974) que estima a intensidade (%) de cada fenofase, por meio de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4), com intervalos de 25 % entre cada uma delas, sendo: zero = ausência de fenofase, 1 = presença da fenofase com magnitude entre 1 % a 25 %, 2 = presença de fenofase com magnitude entre 26 % a 50 %, 3 = presença de fenofase com magnitude entre 51 % a 75 % e; 4 = presença de fenofase com atingindo entre 76 % a 100 %.

As variáveis utilizadas para definição das fenofases (vegetativa e reprodutiva) seguiram as recomendações de Morellato et al. (1989), onde: Periodicidade - regularidade do ciclo fenológico; Freqüência - número de ciclos por unidade de tempo, expresso em múltiplos de ano (sub-anual = mais de um ciclo por ano, anual = um ciclo por ano, supra-anual = menos de um ciclo por ano); Duração - período do ano em que uma planta permanece em uma determinada fase; Época - dia, mês e ano em que o evento ocorre; Sincronia - proporção de indivíduos amostrados que estão manifestando determinado evento fenológico.

Desenvolvimento da escala fenológica reprodutiva para a Ocotea porosa

As observações e a coleta de dados foram feitas em indivíduos adultos, no período reprodutivo de 2005 e 2006, quantificando os números de dias decorridos desde o início da diferenciação

(indução floral), início do botão floral, antese, escurecimento do estame, escurecimento do estigma, início da formação do fruto e fase de fruto imaturo, até a fase de fruto maduro (cor violácea a preta). Por meio dessas observações, foi desenvolvida uma escala fenológica das fases, em que as alterações morfológicas são identificáveis no decorrer do ciclo fenológico reprodutivo da imbuia.

Em cada árvore, foram marcados três ramos com fitas plásticas coloridas na posição mediana da copa. Em cada ramo foram marcados quatro meristemas apicais (início da indução floral) com etiquetas de alumínio presas a um arame fino, para registrar o início da indução floral, para que fossem acompanhadas todas as fases reprodutivas (início da diferenciação até a maturação dos frutos).

Para observações e registros dos parâmetros fenológicos, foram utilizados binóculos, guindaste (12 m de altura) acoplado a um caminhão e anotações de campo. Desta forma, foi possível realizar as coletas de dados com precisão, nos ramos marcados, uma vez que as árvores monitoradas tinham em média 15 m de altura.

Na tabela 1, estão registradas as categorias fenológicas adaptadas da metodologia de Fournier (1974).

Tabela 1. Quadro de observações fenológicas, para a imbuia (*Ocotea porosa*). Colombo, PR.

Fenofase	Floração
1	Botão floral - BF
2	Floração adiantada ou árvore florida - FLOAD
3	Floração terminando - FLOTER
	FRUTIFICAÇÃO
4	Frutos verdes ou imaturos - FRTV
5	Frutos maduros - FRTM
6	Semente disseminando - SD
	MUDANÇA FOLIAR
7	Queda das folhas ou árvore desfolhando - QF
8	Folhas novas ou brotamento - FLN
9	Folhas maduras ou copa completa - FLM

A partir dos valores médios mensais, foram elaborados gráficos mostrando a evolução de cada parâmetro (fases da fenofase), durante o período de observação. Os dados de precipitação (mm), temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) foram cedidos pelo Instituto Tecnológico do Paraná (SIMEPAR), com base nos dados registrados pela Estação Meteorológica de Pinhais, PR, distante cerca de 12 km da área de estudo (Figura 2).

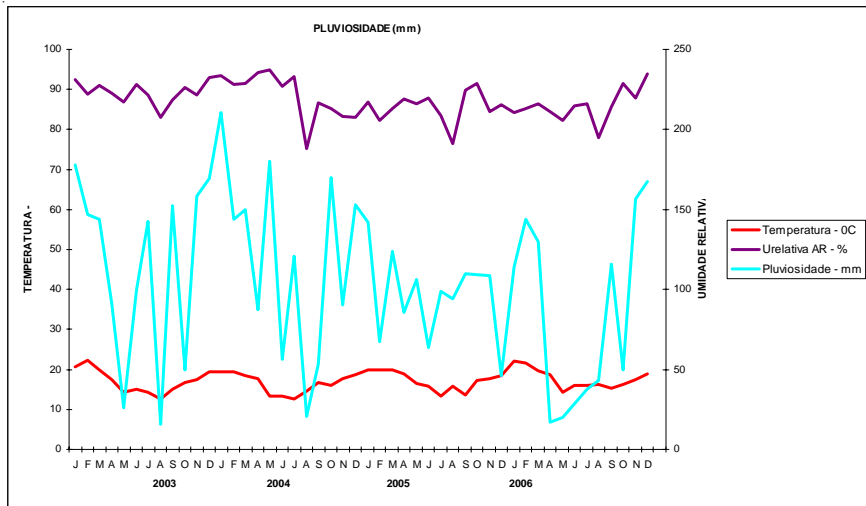


Figura 2. Dados de temperatura (°C), UR - umidade relativa do ar (%) e pluviosidade (mm), do Município de Colombo, PR, no período de 2003 a 2006. Fonte: SIMEPAR.

Os dados fenológicos foram analisados pelo programa estatístico SAS, fornecendo as ocorrências de cada fase, para cada mês, por árvore e por ano de observação. Para testar a significância dos coeficientes, foi usada a função desvio (deviance), com distribuição gama (Pearson X^2).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise da variância revelou um desvio (deviance) significativo ao nível de 1 %, para a maioria das variáveis estudadas, para os anos, meses, árvores e dias, mostrando que num mesmo ambiente as árvores não apresentaram sincronia das fenofases (Anexo 1). As variáveis: frutos maduros, dentro de cada ano de observação

e queda da folhas com relação às árvores e dias, não mostraram diferenças significativas.

FLORAÇÃO

As fases de floração (botão floral, árvore totalmente florida e floração terminando) ocorreram no período de transição da estação de menor pluviosidade para a estação úmida, entre meses de agosto a dezembro. O período de floração durou em torno de 16 semanas e em alguns indivíduos a floração durou até o mês de janeiro (Figura 3). A fase de botão floral ocorreu simultaneamente com a fase de abertura das flores, em todos os anos, com picos nos meses de setembro e outubro no início da estação úmida. Os primeiros estímulos à floração foram verificados nos meses de julho e agosto (período de menor pluviosidade e clima frio).

A fase antese da *Ocotea porosa* teve atividade concentrada nos meses de setembro a novembro, com picos de intensidade nos meses de outubro, coincidindo com o início do período das chuvas. O período da fase de botão floral até a fase antese foi de aproximadamente 90 dias, para todos os indivíduos sem, contudo, apresentar sincronismo entre os mesmos. As flores da imbuia apresentaram seus estames escurecidos, simultaneamente com a antese, com maiores intensidades nos meses de outubro e novembro. A fase de escurecimento e queda dos estames determina o final da fase de floração da imbuia. Numa mesma inflorescência, verificaram-se as fases da indução floral, botões florais, flores em antese, escurecimento e queda dos estames, fato este que explica a duração de aproximadamente 120 dias (agosto a novembro) da floração da imbuia.

O padrão de florescimento apresentado pela *Ocotea porosa* pode ser considerado como sazonal regular e anual porque ocorreu sempre no mesmo período em todos os anos, embora não tenha ocorrido sincronismo entre os indivíduos. Trabalhos realizados em regiões tropicais, onde a pluviosidade é sazonal, apontam picos de floração no período de transição entre a estação de menor pluviosidade e a estação úmida. Este fato ocorre porque a floração seria desencadeada pelo aumento do fotoperíodo, temperatura, pluviosidade e umidade na transição da estação

seca para úmida; no aumento da decomposição da serrapilheira, nos teores de nutrientes disponíveis para as plantas e variação na irradiação servindo como um fator próximo para iniciar e sincronizar o florescimento (MORELLATO; LEITÃO FILHO, 1990; MORELLATO et al., 2000; ADLER; KIELPINSKI, 2000). Em muitos casos, o fotoperíodo é o maior responsável pela indução do florescimento, enquanto que as primeiras chuvas desencadeiam os estádios finais do desenvolvimento floral (OPLER et al., 1976).

No período da floração da imbuia, foi registrado um aumento gradual da temperatura e precipitação, como também a redução do percentual da umidade do ar. Este tipo de comportamento no qual o pico da floração ocorre na estação úmida é semelhante ao padrão encontrado em várias outras florestas tropicais (FOSTER, 1996; JUSTINIANO; FREDERICKSEN, 2000). Morellato et al. (1990), estudando algumas espécies arbóreas na floresta mesófila de Jundiáí (SP), verificaram que o pico de floração ocorreu no período da estação chuvosa, para a maioria das espécies estudadas.

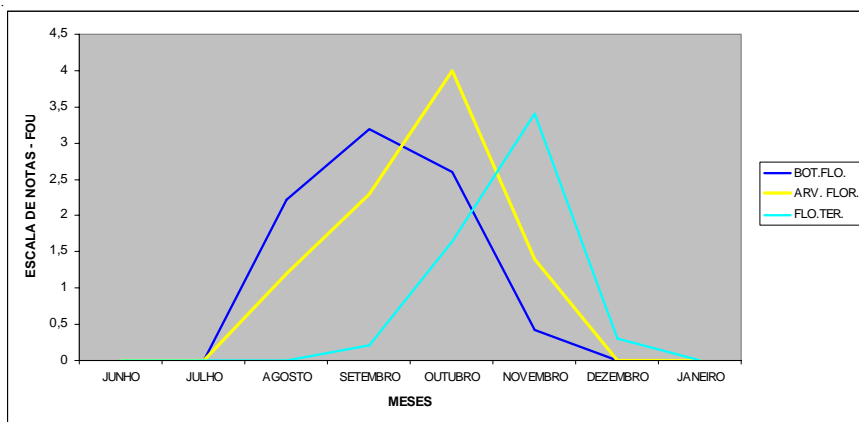


Figura 3. Fenologia reprodutiva (botão floral, árvore florida e floração terminando) da imbuia (*Ocotea porosa*). Média das observações no período de 2003 a 2006. Segundo escala de notas (FOURNIER, 1974). Colombo, PR.

FRUTIFICAÇÃO

O tempo médio do período da frutificação da imbuia foi de 20 semanas, ou seja, entre os meses de outubro e março. O pico de frutificação (presença de frutos maduros) ocorreu no mês de

fevereiro, decaindo a partir de abril, no início da estação de menor pluviosidade, indicando que a fase de frutificação é muito mais longa que a de floração (Figura 4). Para esta fase da fenologia reprodutiva, a sincronia entre os indivíduos foi alta, mostrando que a formação e maturação dos frutos ocorrem nos meses de maior precipitação. O período do início da formação do fruto até o início da maturação foi de 120 dias (outubro a fevereiro). Considerando que o pico da antese na imbuia ocorreu no mês de outubro, o intervalo de tempo da fecundação até a maturação do fruto foi de 150 dias. A produção de frutos maduros, nos quatro anos, apresentou-se de uma forma geral com picos máximos no final da estação das chuvas, entre os meses de dezembro e março.

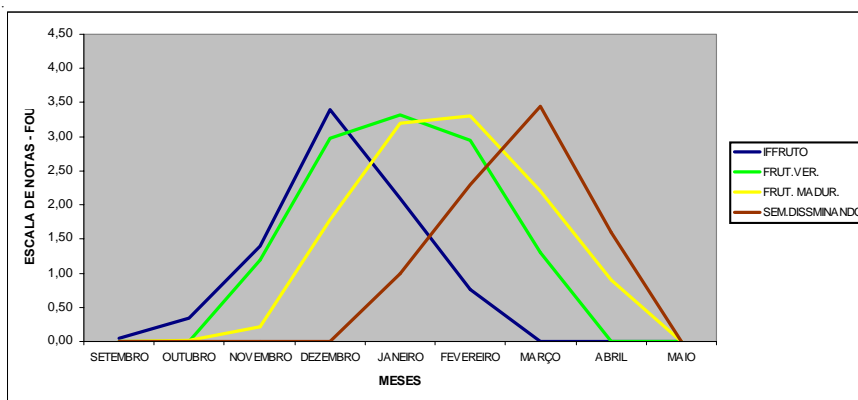


Figura 4. Fenologia reprodutiva (início da formação do fruto, frutos verdes ou imaturos, frutos maduros e semente dispersando) da imbuia (*Ocotea porosa*). Média das observações do período de 2003 a 2006. Segundo escala de notas (FOURNIER, 1974). Colombo, PR.

A *Ocotea porosa* apresenta frutos carnosos e a dispersão das sementes é zoocórica (CARVALHO, 1994). Para Frankie et al. (1974), existe uma relação entre a época de produção de frutos (secos ou carnosos) e a síndrome da dispersão das espécies. Morellato e Leitão Filho (1990), estudando a frutificação e a dispersão de espécies na Serra do Japi, verificaram que as espécies que apresentam frutos carnosos florescem sempre na estação seca e produzem frutos maduros na estação chuvosa, seguinte à floração. Alencar et al. (1979), estudando o comportamento fenológico de algumas espécies arbóreas, verificaram que a produção de frutos maduros ocorreu na época das chuvas.

O início da dispersão dos frutos ocorreu entre os meses de fevereiro a abril, coincidindo com o final da estação úmida.

MUDANÇA FOLIAR

O desfolhamento parcial das árvores ocorreu com intensidade no período de agosto a dezembro. O evento da queda foliar encontra-se relacionado com o término da estação de menor pluviosidade e início da estação das chuvas, ocorrendo simultaneamente com o início da formação do botão floral e período de intensa floração (Figura 5).

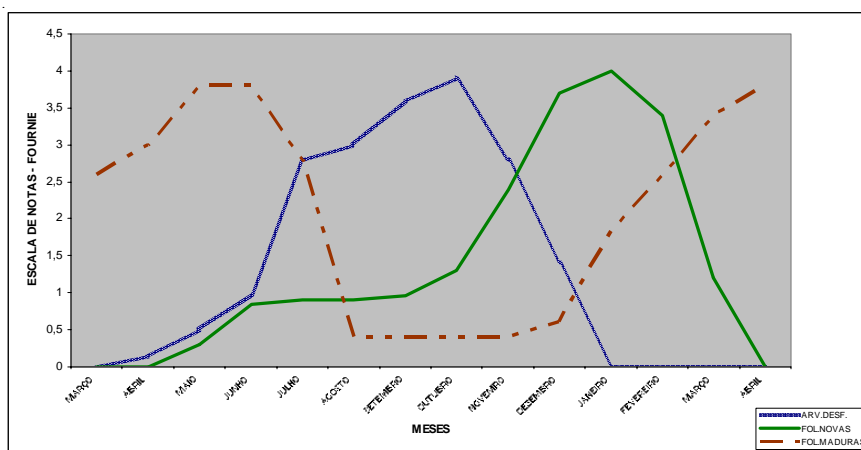


Figura 5. Fenologia vegetativa (árvore desfolhada, folhas novas ou brotação e folhas maduras) da imbuia (*Ocotea porosa*). Média de dados do período 2003 a 2006. Segundo escala de notas (FOURNIER, 1974). Colombo, PR.

A queda das folhas na estação seca nas florestas tropicais coincide com o primeiro pico de floração, de forma a permitir que a reprodução das árvores se complete, pois as reservas armazenadas, durante a queda das folhas, seriam usadas na frutificação durante o período das chuvas (JANZEN, 1980). Mantovani e Martins (1998) observaram que a maioria das espécies da Reserva Biológica de Mogy Guaçu, SP, perderam suas folhas nos meses em que há uma diminuição da pluviosidade, sem que ocorra deficiências hídricas.

A combinação de fatores externos, aliados à idade do vegetal, pode interagir com o aparecimento dessas fenofases, fazendo a

planta apresentar intensidade maior da queda foliar, em consequência de uma competição por nutrientes e/ou hormônios ou luminosidade, entre a produção de flores e frutos (LIMA JUNIOR, 1992; LARCHER, 2000). A perda total das folhas durante o período mais seco do ano pode estar relacionada com a economia de água, ocasionando a diminuição das trocas gasosas, incluindo a de água entre as folhas e o meio ambiente (SANTOS; TAKAKI, 2005).

A emissão de folhas novas ou enfolhamento apresentou picos nos meses de janeiro e fevereiro, na estação das chuvas, simultaneamente com o início da frutificação, decaindo quando os frutos entraram na fase de maturação. A emissão de folhas novas ocorreu num período regular, durante todo o período de observação. Alencar et al. (1979) observaram que nas florestas sempre verdes a emissão de folhas novas ocorre freqüentemente na estação seca e o brotamento ocorre antes do período das chuvas.

Os maiores percentuais de folhas maduras (copa totalmente formada) foram observados nos meses de março a junho, na estação fria e com menor pluviosidade, decaindo consideravelmente nos meses de julho e agosto, voltando a apresentar valores elevados entre os meses de setembro a dezembro, no período da floração e início da frutificação.

METODOLOGIA PARA ESCALA FENOLÓGICA REPRODUTIVA PARA A IMBUÍIA

No início da fenofase reprodutiva, as plantas de imbuia apresentam um período de repouso, quando os meristemas apicais começam a se diferenciar (indução floral) (Fase 1), com intumescimento das gemas. Após esse período, ocorre o desenvolvimento dos botões florais (Fase 2), estendendo-se até a abertura das flores (Fase 3), conhecido como período da antese. Nesse período, ocorre a fecundação que é caracterizada pelo escurecimento dos estames (Fase 4) e dos estigmas (Fase 5). A fecundação propicia o início da formação dos frutos, com o aumento do ovário na base das flores (Fase 6). Posteriormente, os frutos se desenvolvem até chegar ao estágio de fruto imaturo (Fase 7) que se encerra quando

os frutos começam a mudar de cor verde para violácea. Nesse período, os frutos começam a maturar (Fase 8) e apresentam coloração violácea a pardo-escura, no pico da maturação. Nessa fase, os frutos começam a se dispersar (Tabela 2).

Tabela 2. Fase dos eventos fenológicos reprodutivos da imbuia (*Ocotea porosa*).

Fases	Floração
1	Início do botão floral (indução floral)
2	Botão floral
3	Flor totalmente aberta (antese)
4	Estame escurecido
5	Estigma escurecido
	Frutificação
6	Início de formação do fruto
7	Fruto verde
8	Fruto maduro

A data média de cada evento, a concentração das fases em torno da mesma média (tempo real em que cada fase começou e terminou) e a dispersão das fases em torno da mesma média (Tabela 3) foram determinadas segundo a escala de notas de Fournier (1974).

Os meristemas apicais da imbuia começaram a se diferenciar (Figura 6A) no mês de setembro e levaram em média 13,5 dias para chegar à fase de botão floral (Figura 6B), enquanto a planta apresentou esta fase durante 98 dias, em toda sua copa. O período desde o desenvolvimento do botão floral até a fase de antese foi de 5,69 dias (Figura 6C). Em todos os indivíduos esta fase ocorreu durante 98 dias.

Tabela 3. Períodos de duração (dias) das fenofases reprodutivas da Imbuia (Distribuição Gama). Colombo, PR. Período: 2003 a 2006.

Fenofases	Fases	Média (dias)	Intervalo Observado	Meses
		(Distribuição Gama)	Média (dias)	
Floração	Indução Floral	102	-	9
	Botão Floral	98	13,5	9 e 10
	Antese	98	5,69	10
	Antese (duração)	98	2,0	10
	Estames escurecidos	106	3,74	10
	Estigma escurecido	110	4,85	10
Frutificação	Início fruto	144	27,3	11
	Fruto Verde	145	36,5	12 e 1
	Fruto Maduro	145	63,8	3 e 4

Em cada flor, a fase de antese durou em média dois dias e concentrou-se no mês de outubro. Constatou-se maior incidência da antese nas primeiras horas da manhã (6 h), prolongando-se até ao meio-dia (12 h), período em que a temperatura e a luminosidade são mais elevadas. Foi considerado o período da antese, aquele em que as flores estavam totalmente abertas com a presença de secreção intensa, brilhante e viscosa sobre os estigmas. Após o período da antese, as flores continuaram apresentando uma pequena abertura, por onde se pode observar o início do escurecimento dos estames após 3,74 dias e do estigma após 4,85 dias do período da antese. O período compreendido entre a antese, quando ocorre a fecundação e o início da formação do fruto (Figura 6D), foi de 35,9 dias, nos meses de outubro e novembro. Em toda a planta as fases apresentaram uma dispersão em torno de 144 dias.

Não houve sincronia das fases reprodutivas na imbuia (Figura 6E). Diversas fases fenológicas (diferenciação, início do botão floral, flores em antese e formação dos frutos) estavam ocorrendo simultaneamente, numa mesma inflorescência. Os frutos levaram em média 136,1 dias (18 semanas) a partir do período da antese para atingirem a fase madura (Figura 7 - Foto fruto). O desenvolvimento do fruto ocorreu no período de transição da

estação úmida para o período de menor pluviosidade, nos meses de outubro a abril.



Figura 6. Estádios da fenofase de floração e frutificação da *Ocotea porosa*: A) Diferenciação (indução floral); B) Botão floral; C) Flor em antese; D) início da formação do fruto; E) Inflorescência com botões florais, flores em antese, indução floral e início da formação do fruto.

CONCLUSÕES

- A imbuia apresenta sazonalidade de floração e frutificação, ocorrendo no período de setembro a março, na estação quente e úmida, nos quatro anos de observações;
- Ocorre uma sobreposição de fenofases, queda das folhas e floração. Estas fenofases ocorrem entre os meses de setembro e novembro, no início da estação das chuvas. A emissão de novas folhas ocorreu no período da frutificação, no final do período das chuvas;
- O período da fase reprodutiva da imbuia ocorreu entre os meses de setembro e março. O período de floração (fase de botão floral até a antese) foi de 27,8 dias. As flores apresentaram a antese durante dois dias, no entanto, a abertura das mesmas ocorreu com frequência entre as 6 h e 12 h. O período de frutificação foi de 136,1 dias a partir da antese, mostrando que esta fase demanda um período maior para a maturação dos frutos.
- Os frutos começam a se dispersar no mês de março, no final da estação das chuvas.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Antonio Kodama e Jonatas Gueller, da *Embrapa Florestas*, pela ajuda na coleta de dados e trabalhos de campo. Ao Instituto Tecnológico do Paraná, SIMEPAR (Sistema Meteorológico do Paraná), pela contribuição cedendo os dados meteorológicos para este trabalho. Aos proprietários, por permitir o acesso a suas áreas florestais.

REFERÊNCIAS

- ADLER, G. H.; KIELPINSKI, K. A. Reproductive phenology canopy tree *Spondias mombim*. **Biotropica**, v. 32, p. 686-692, 2000.
- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, v. 9, n. 1, p. 163-198, 1979.
- CALDATO, S. L.; LONGHI, S. J.; FLOSS, P. A. Estrutura populacional de *Ocotea porosa* (Lauraceae) em uma floresta ombrófila mista, em Caçador (SC). **Ciência Florestal**, v. 9, n. 1, p. 89-101, 1999.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras**: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Colombo: EMBRAPA–CNPQ: Brasília, DF: EMBRAPA–SPI, 1994. 639 p.

FALCÃO, M. de G.; GALVÃO, R. de M. S.; CLEMENT, C. R.; FERREIRA, S. A. do N. Fenologia e produtividade do araçá-boi (*Eugenia stiptata*, Myrtaceae) na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, v. 30, n. 1, p. 9-21, 2000.

FOURNIER, L. A. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas em arboles. **Turrialba**, Turrialba, v. 24, n. 4, 1974.

FOURNIER, L. A.; CHARPENTIER, C. El tamaño de la muestra y la frecuencia delas observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, v. 25, n. 1, p. 45-48, 1975.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 26, p. 881-913, 1974.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE. **Lista da flora ameaçada de extinção com ocorrência no Brasil**. Disponível em: <<http://www.biodiversitas.org.br/floraBr/iucn.pdf>>. Acesso em: 14 fev. 2007.

JANZEN, D. H. **Ecologia vegetal nos trópicos**. São Paulo: EPU: Ed. da Universidade de São Paulo, 1980. 79 p. (Temas de biologia, v. 7).

JUSTINIANO, M. J.; FREDERICKSEN, T. S. Phenology of trees species in Bolivian dry forest. **Biotropica**, v. 32, p. 276-281, 2000.

KOEPPEL, W. **Climatologia**: con un estudio de los climas de la tierra. México. Fondo de Cultura Económica, 1948. 478 p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. 531 p.

LIMA JUNIOR, M. J. V. **Fenologia de cinco espécies de Lecythidaceae da Reserva Florestal Ducke**. 1992. 72 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia: Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 1992. 368 p.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 11, n. 1/2, p. 101-112, 1988.

MARQUES, C. A. Importância econômica da família Lauraceae Lindtl. **Floresta e Ambiente**, Viçosa, v. 8, n. 1, p. 195-206, 2001.

- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 50, p. 149-162, 1990.
- 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, Jundiá, 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 na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 12, n. 1/2, p. 85-98, 1989.
- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASHI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPARRO, V. B. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-813, 2000.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BARKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, p. 141-159, 1994.
- NUNES, Y. R. F.; FAGUNDES, M.; SANTOS, R. M.; DOMINGUES, E. B. S.; ALMEIDA, H. S.; GONZAGA, A. P. D. Atividades fenológicas de *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) em uma floresta estacional decidual no norte de Minas Gerais. **Lundiana**, v. 6, n. 2, p. 99-105, 2005.
- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BACKER, 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.
- PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; SANTOS, F. A. M. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.- Leguminosea, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p. 183-194, 2002.
- REICH, P. B. Phenology of tropical forest: patterns, causes and consequences. **Canadian Journal of Botany**, v. 73, p. 164 -174, 1995.
- SANTOS, D. L. dos; TAKAKI, M. Fenologia de *Cedrella fissilis* Vell. (Meliaceae), na região rural de Itirapina, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, v. 19, n. 3, p. 625-632, July/Sept. 2005.
- WERFF, H. W.; RICHTER, H. Toward and improved classification of Lauraceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 8, p. 419-432, 1996.
- WRIGHT, S. J. Seasonal drought and the phenology of understory in a tropical mist forest. **Ecology**, v. 72, p. 1643-1657, 1991.



Seção II

**O Clima como
Agente Modificador
dos Ciclos
Fenológicos das
Espécies Arbóreas**



Foto: Letícia Perno de Sousa



CAPÍTULO 11

Fenologia e suas aplicações no estudo e monitoramento de mudanças climáticas

Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Introdução

A fenologia é uma ciência multidisciplinar e deveria agrupar pesquisadores de diferentes áreas do conhecimento, especialmente quando o objetivo em foco é o estudo e monitoramento de mudanças climáticas globais (MORELLATO, 2007a). Há muito tempo processos fenológicos, como a mudança foliar e a floração, são claramente relacionados com o clima, especialmente com a temperatura, a precipitação e o fotoperíodo (RATCKE; LACEY, 1985).

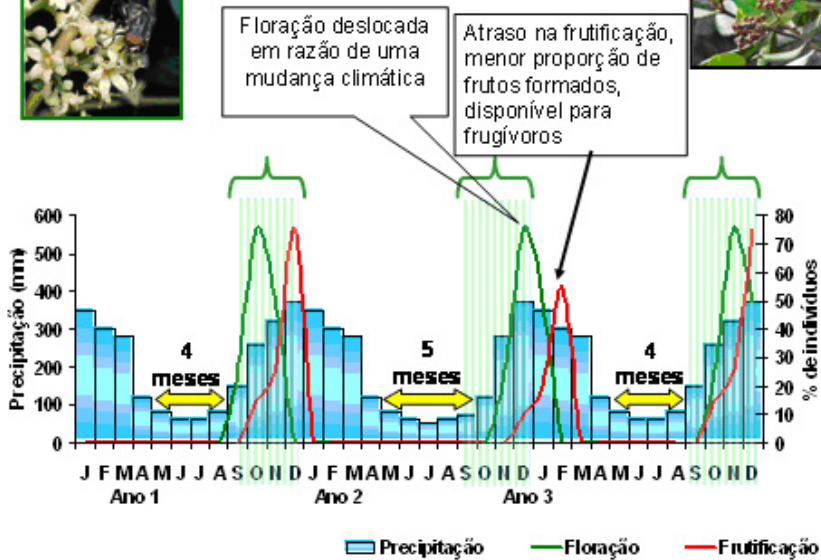
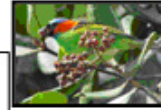
As análises de dados fenológicos históricos ou de longa duração, especialmente na Europa, deixam evidente como as mudanças climáticas globais têm afetado de forma dramática o comportamento fenológico das plantas (MENZEL et al., 2006).

As conseqüências dessas mudanças na diversidade de sistemas complexos como aqueles encontrados nos trópicos é imprevisível, pois afetará o equilíbrio das interações planta-animal, especialmente a polinização e dispersão de sementes. Por exemplo, muitas espécies em florestas tropicais sazonais florescem logo após as primeiras chuvas que ocorrem ao final da estação seca (MORELLATO et al., 1989 e referências nesse). Estas chuvas estimulam a ocorrência da floração naquela determinada época e de forma sincrônica (Figura 1).

Alterações nos padrões de precipitação médios, previstos como decorrência das mudanças globais (NOBRE, 2001), podem afetar a época e principalmente a sincronia de floração dessas espécies, com conseqüências para a polinização, predominantemente cruzada nestas florestas, e a posterior produção de frutos e sementes.

Esta perda de sincronia nas interações, embora mais difícil de detectar nos trópicos, tem sido observada na Europa, afetando a reprodução de espécies que florescem no início da primavera. A antecipação da primavera adianta a floração das espécies, que ainda não contam com seus polinizadores e dispersores (HARRINGTON et al., 1999, VLIET et al., 2003), causando o que podemos chamar de efeito dominó na cadeia de interações. Nos trópicos, onde estas redes são muito complexas (BASCOMPTE et al., 2006; LEWINSOHN et al., 2006), é provável que as conseqüências sejam menos visíveis, mas ainda mais insidiosas, para toda a comunidade.

As mudanças em processos fenológicos têm amplas conseqüências para biodiversidade, interações bióticas, agricultura e ciências florestais, entre outras. Portanto, definir diretrizes quanto ao acompanhamento regular, sistemático, da fenologia de espécies nativas em diferentes tipos de vegetação brasileira é fundamental para o estudo, prevenção, mitigação de efeitos e conservação da biodiversidade, dentro do panorama dos efeitos de mudanças globais. Esta é uma tarefa relevante, principalmente no que concerne ao entendimento das conseqüências biológicas das mudanças globais, já que as conseqüências das mudanças no clima têm sido avaliadas muito mais do ponto de vista de parâmetros físicos do que biológicos, especialmente no Brasil.



afeta o período de floração, que fica deslocado em relação ao período de ocorrência dos polinizadores (área preenchida pelas linhas verticais em azul), afetando a formação de frutos. O padrão pode voltar ao normal no ano subsequente, como na figura ou, caso a alteração seja permanente, ter consequências severas para o ciclo de vida da espécie em questão, afetando sua germinação e estabelecimento. (fotos: André Guaraldo).

Por que utilizar a fenologia no estudo e monitoramento de mudanças globais

Sistemas biológicos podem responder rapidamente, de forma visível, às mudanças no clima. Exemplos importantes são as mudanças na época de estágios fenológicos, como a primeira floração e o aparecimento das primeiras aves migratórias, relacionadas às recentes mudanças no clima na Europa (e.g. MENZEL; FABIAN, 1999; SPARKS; CRICK, 1999, AHAS et al., 2002). O IPCC – Painel Intergovernamental para Mudanças Climáticas (*Third Assessment Report*) já reconhecia a importância da fenologia na detecção de mudanças dos sistemas biológicos ao clima, e esta foi estabelecida tendo como base a análise de dados fenológicos históricos ou de longa duração.

As aplicações da fenologia para o estudo de mudanças globais são bem detalhadas em diferentes fontes, em especial no recente artigo de Vliet et al. (2003) e no livro de Schwartz (2003). As mudanças na época de ocorrência de eventos fenológicos são relevantes para muitos dos processos naturais, influenciando a biodiversidade e outros processos dos quais depende nossa sociedade, como a agricultura e a saúde humana. As mudanças provocadas na fenologia influenciam profundamente o cotidiano das pessoas e podem ser importantes para despertar a preocupação do público dentro do contexto das mudanças globais e para a educação a respeito dessas mudanças climáticas.

Dentre os processos relevantes no contexto das aplicações da fenologia (VLIET et al., 2003), temos: (i) conseqüências para a biodiversidade – como mudanças na época de eventos fenológicos afetam a biodiversidade? (ii) ciências florestais e agricultura – como as mudanças nos padrões sazonais podem afetar o cultivo e produção nessas áreas? (iii) saúde humana – quais os efeitos dessas mudanças na saúde humana, como alergias e a propagação de vetores de doenças? (iv) educação - mudanças em processos fenológicos, como a floração e a mudança foliar são fáceis de comunicar ao público e podem ajudar na informação a respeito de mudanças climáticas globais, e (v) conservação e políticas públicas – considerações das mudanças sazonais devem estar em pauta ao traçar planos de manejo e conservação e na definição de políticas públicas.

Para a melhor avaliação dos efeitos de mudanças climáticas globais, são necessários dados de longo prazo (mas veja alternativas em MORELLATO, 2007b), geralmente potencializados pelo uso de Redes de Fenologia, como será discutido mais adiante. Estudos de longa duração são raros no Brasil, entre os conhecidos temos, o Projeto Fenológico do INPA, para espécies arbóreas de floresta amazônica (ARAUJO, 1970; ALENCAR et al., 1979) e os estudos em andamento no Sudeste do Brasil, ainda sendo raros os estudos publicados com esta perspectiva (PINTO et al., 2007). Os padrões para espécies de floresta atlântica e semidecídua que começam a ser vislumbrados reforçam a importância de estudos de longa duração em termos de

comunidade e populações, com a perspectiva de monitoramento de mudanças climáticas globais. Os resultados, ainda inéditos, mostram efeitos das baixas temperaturas na produção de frutos e da mudança nos períodos de floração devido ao atraso no início ou a duração mais longa da estação seca (MORELLATO et al., dados não publicados; RUBIM, 2006).

Redes de Observação Fenológica: o exemplo da Europa e perspectivas brasileiras

Uma das grandes ferramentas para atingir os objetivos acima e que motiva esta exposição é o estabelecimento de Redes de Observação Fenológica (*Phenology Networks*), a exemplo da iniciativa da Rede de Fenologia Européia (EPN – European Phenology Network) (VLIET et al., 2003), do Canadá e de redes em formação nos Estados Unidos e Austrália (SCHWARTZ, 2003). Mudanças fenológicas são relevantes para um grande número de disciplinas, indo de biodiversidade, agricultura e ciências florestais à saúde humana. Entretanto, a comunicação entre os diferentes grupos de interesse é, em geral, fraca ou inexistente. Neste sentido, a criação de redes fenológicas pode pôr em prática a interação entre os diferentes grupos. A Rede de Fenologia Européia teve como princípios norteadores aumentar a eficiência, adicionar valor e uso ao monitoramento e pesquisa em fenologia, e promover o uso prático da fenologia nos diferentes países membros da União Européia no acesso ao impacto das mudanças climáticas globais e possíveis medidas adaptativas (VLIET et al. 2003). A criação da EPN visava, ao seu final, ligar o pesquisador ao político e público em geral, de forma a poder usar o conhecimento gerado na definição de políticas públicas, na mitigação de efeitos e compreensão das mudanças climáticas globais.

No Brasil, estamos em um estágio ainda muito inicial e a tarefa é maior, mas não menos importante. Como praticamente não temos bases de dados históricas às quais possamos adicionar uso e valor, devemos iniciar pela construção de uma Rede Brasileira de Fenologia. As metas seriam, inicialmente:

- (i) Mostrar o valor da pesquisa em fenologia e do monitoramento sistemático de diferentes sistemas, de plantas a animais, sua ampla gama de aplicações e os benefícios para a ecologia, conservação, agricultura e sociedade;
- (ii) Promover a cooperação e comunicação entre núcleos de estudo de fenologia em nível regional e nacional;
- (iii) Levantar quais seriam os bancos de dados fenológicos disponíveis, as técnicas e métodos utilizados, e a qualidade dos dados e seu potencial;
- (iv) Melhorar a integração e troca de conhecimento entre pesquisadores e *fenologistas* de diferentes áreas do conhecimento, dentro e entre disciplinas como a ecologia, agricultura, botânica e ciências da saúde, compartilhando ferramentas e técnicas disponíveis para o monitoramento, desenvolvimento de bancos de dados e análise de dados.

Numa segunda etapa, passaríamos a:

- (v) Promover e facilitar o acesso e integração entre bancos de dados existentes de forma a potencializar o seu uso e aplicações, em especial para a educação e políticas públicas;
- (vi) Estabelecer os critérios básicos para a definição de fenofases, e a sistemática de coletas de dados para a Rede de Fenologia;
- (vii) Criar a Rede de Fenologia no Brasil, de forma a estabelecer uma cultura de coleta sistemática de dados fenológicos.

Como sugerido por Morellato (2007b), instituir o monitoramento fenológico regular em áreas de conservação, conduzidos pelas pessoas que trabalham regularmente nessas unidades, poderia ser um dos primeiros passos para a criação da

Rede de Fenologia no Brasil. O estabelecimento deste tipo de coleta, com suporte de um banco de dados bem desenvolvido, de acesso compartilhado, seria um avanço considerável para o entendimento de mudanças climáticas, levando a um melhor conhecimento de nossas áreas naturais, sua conservação, com aplicações diretas também na coleta de sementes, educação ambiental e turismo ecológico. A Rede poderia ser incrementada com dados de Herbário, que podem ser uma fonte valiosa de informações, se levantadas de forma criteriosa (PRIMACK et al., 2004). Esta Rede de Fenologia pode ser vinculada a outras redes de informação da biodiversidade e a rede de herbários, aumentando o valor da informação fenológica e sua abrangência e aplicações.

Finalmente, como afirmam Sparks e Crick (1999), é surpreendente como as agências de fomento têm freqüentemente fracassado em reconhecer áreas onde ciência grande (de excelência) pode ser alcançada com pouco dinheiro. Monitoramento fenológico em grande escala geográfica representa um exemplo excelente desta oportunidade.

Agradecimentos

Agradeço à Vanessa C. Staggemeier pela leitura prévia do manuscrito e auxílio na elaboração da figura. O Laboratório de Fenologia do Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes recebe apoio financeiro da FAPESP e CNPq através de diversos projetos de pesquisa. LPCM é bolsista de Produtividade em Pesquisa do CNPq.

Referências

AHAS, R.; AASA, A.; MENZEL, A.; FEDOTOVA, V. G.; SCHEIFINGER, H. Changes in european spring phenology. **International Journal of Climatology**, v. 22, n. 14, p. 1727-1738, 2002.

ALENCAR, J. D. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies arbóreas em floresta tropical úmida de terra-firme na Amazônia Central. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 9, n. 1, p.163-198, 1979.

ARAUJO, V. C. de. **Fenologia de essencias florestais amazonicas**. Manaus: INPA, 1970. 25 p. (INPA. Pesquisas Florestais, 4).

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; OLESEN, J. M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, v. 312, n. 5772, p. 431-433, 2006.

HARRINGTON, R.; WOIWOD, I.; SPARKS, T. Climate change and trophic interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 146-150, 1999.

LEWINSOHN, T. M.; PRADO, P. I.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, n. 13, p. 174-184, 2006.

MENZEL, A.; FABIAN, P. Growing season extended in Europe. **Nature**, v. 397, n. 6721, p. 659-659, 1999.

MENZEL, A.; SPARKS, T. H.; ESTRELLA, N.; KOCH, E.; AASA, A.; AHAS, R.; ALM-KUBLER, K.; BISSOLLI, P.; BRASLAVSKA, O. G.; BRIEDE, A.; CHMIELEWSKI, F. M.; CREPINSEK, Z.; CURNEL, Y.; DAHL, A.; DEFILA, C.; DONNELLY, A.; FILELLA, Y.; JATCZAK, K.; MAGE, F.; MESTRE, A.; NORDLI, O.; PENUELAS, J.; PIRINEN, P.; REMISOVA, V.; SCHEIFINGER, H.; STRIZ, M.; SUSNIK, A.; VLIET, A. J. H. van; WIELGOLASKI, F. E.; ZACH, S.; ZUST, A. European phenological response to climate change matches the warming pattern. **Global Change Biology**, v. 12, n. 10, p. 1969-1976, 2006.

MORELLATO, L. P. C. Fenologia de plantas e os efeitos das mudanças climáticas. In: BUCKERIDGE, M. (Org.). **Biologia e as mudanças climáticas globais**. Brasília, DF: MCT, 2007a. No prelo.

MORELLATO, L. P. C. Phenological data, networks, and research: South America. In: SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: an Integrative environmental science**. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 2003. p. 75-92.

MORELLATO, L. P. C. A pesquisa em fenologia na América do Sul, com ênfase no Brasil, e suas perspectivas atuais. In: REGO, G. M.; NEGRELLE, R. B.; MORELLATO, L. P. C. (Org.). **A fenologia como ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos**. Colombo: EMBRAPA-CNPQ, 2007b. No prelo.

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, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 12, n. 1, p. 85-98, 1989.

NOBRE, C. A. Mudanças climáticas globais: possíveis impactos nos ecossistemas do país. **Parcerias Estratégicas**, n. 12, p. 239-258, set. 2001.

PINTO, A. M.; MORELLATO, L. P. C.; BARBOSA, A. P. Fenologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. Fabaceae em duas áreas de floresta amazônica. **Acta Amazônica**, 2007. No prelo.

PRIMACK, D.; IMBRES, C.; PRIMACK, R. B.; MILLER-RUSHING, A. J.; DEL TREDICI, P. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. **American Journal of Botany**, v. 91, p. 1260-1264, 2004.

RATCKE, B.; LACEY, E. P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179-214, 1985.

RUBIM, P. **Padrões fenológicos de espécies arbóreas em um fragmento de floresta semidecídua no estado de São Paulo**: definição de padrões sazonais e comparação entre anos. 2006. 150 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

SCHWARTZ, M. D. **Phenology**: an integrative environmental science. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 2003. 592 p. (Tasks for vegetation sciences).

SPARKS, T.; CRICK, H. The times they are a-changing? **Bird Conservation International**, v. 9, n. 1, p. 1-7, 1999.

VLIET, A. J. H. van; GROOT, R. S. de; BELLENS, Y.; BRAUN, P.; BRUEGGER, R.; BRUNS, E.; CLEVERS, J.; ESTREGUIL, C.; FLECHSIG, M.; JEANNERET, F.; MAGGI, M.; MARTENS, P.; MENNE, B.; MENZEL, A.; SPARKS, T. The european phenology network. **International Journal of Biometeorology**, v. 47, n. 4, p. 202-212, 2003.



CAPÍTULO 12

Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema?

Marcos Silveira Buckeridge

Leila Cristina Mortari

Marcelo R. Machado

Apresentação

Este capítulo apresenta primeiramente uma revisão sobre a origem e os efeitos das mudanças climáticas globais de forma geral. Em seguida são discutidos os efeitos destas sobre as plantas e, posteriormente, o foco é dado para algumas espécies de árvores brasileiras. Para uma análise mais profunda sobre estas, são revisados os dados obtidos com jatobá em concentração elevada de CO₂, como aumento na fotossíntese e biomassa e alterações no metabolismo. Os resultados obtidos com jatobá são comparados com os de outros estudos, também de nosso grupo, realizados com espécies de árvores tropicais da família Leguminosae adaptadas a diferentes estágios da sucessão ecológica. Os dados obtidos até o momento sugerem que a taxa de seqüestro de carbono seja significativamente maior se o processo for usado com várias espécies em conjunto. Estes dados são discutidos à luz da teoria de redes com o argumento de que o aumento de biomassa, observado em geral para as espécies, pode gerar alterações nas redes ecológicas. É também discutido que mecanismos de sinalização metabólica relacionados ao maior fluxo de carbono nas plantas poderiam gerar efeitos como diminuição da longevidade. Em conjunto, os dados apresentados permitem especular que mudanças fisiológicas induzidas por alto CO₂ em espécies arbóreas tropicais têm o potencial de afetar as interações aos níveis de ecossistemas e comunidades.

As mudanças climáticas globais

Atualmente, identifica-se nas mudanças climáticas globais uma das maiores preocupações em nível mundial. A queima de combustíveis fósseis e a mudança de uso ou cobertura do solo, associadas ao crescimento populacional, vêm contribuindo para a intensificação do efeito estufa de forma inesperada e indesejada, colocando em risco a biodiversidade do planeta e a própria humanidade.

Acredita-se que o aumento da concentração atmosférica de alguns gases de efeito estufa (GEE), como dióxido de carbono (CO_2), metano, óxido nitroso entre outros, devido a ações antropogênicas, está diretamente relacionado aos aumentos de médias de temperatura em diversas regiões da Terra (GITAY et al., 2002). Foi sugerido, já em 1985, que alterações climáticas estariam ocorrendo, tanto em nível regional como global, causando secas e enchentes, com prejuízo ainda imprevisível (PETERS; DARLING, 1985). Alguns estudos prevêem que a temperatura média da atmosfera terrestre aumentará de 1,8 °C a 4 °C neste século (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2007), ocasionando derretimento de parte do gelo das calotas polares, elevando o nível dos mares e trazendo sérios prejuízos para a humanidade e para os ecossistemas terrestres, principalmente nas zonas litorâneas. Além disso, aumentos na temperatura média global causarão, com alta probabilidade, alterações na umidade atmosférica e nos regimes de precipitação devido a um regime hidrológico mais ativo, a mudanças na circulação atmosférica e oceânica e ao aumento na capacidade de retenção de vapor de água do ar.

Com o aquecimento médio da Terra, é provável que várias espécies animais e vegetais tenham que migrar para maiores latitudes e/ou altitudes em busca de temperaturas mais próximas da sua condição natural. Contudo, algumas não conseguirão devido à rapidez das mudanças climáticas (sobretudo as árvores, com sua lenta marcha de migração), à escassez de espaços naturais ou à falta de conexão entre as áreas. Atualmente, as áreas naturais estão, na sua maior parte, fragmentadas e isoladas

umas das outras, sendo invadidas por espécies exóticas e circundadas por uma matriz composta por estradas, cidades, agropecuária e indústrias, que dificultam o fluxo gênico e de indivíduos, necessários à manutenção das populações (GODOY, 2007). O desmatamento e a fragmentação em florestas também podem acelerar as mudanças climáticas, tanto localmente, modificando o microclima, quanto regionalmente, aumentando o aquecimento da superfície e até mesmo diminuindo os níveis de precipitação (MALHI; PHILLIPS, 2004).

O CO₂ é o gás que mais contribui para o agravamento do efeito estufa, e está presente na atmosfera em concentrações bem maiores do que outros GEE, consequência principalmente da queima de combustíveis fósseis. Desde o início da Revolução Industrial, a concentração de CO₂ vem aumentando - cerca de 280 ppm (partes por milhão) na era pré-industrial, acima de 368 ppm em 2000 (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2001), e mais de 380 ppm atualmente; prevê-se, ainda, que neste século se atinja o dobro da concentração atual (ALCAMO et al., 1996).

Como resultado do reconhecimento de que o aquecimento global é um problema do presente e não apenas do futuro, foi realizada a Convenção das Nações Unidas Sobre Mudanças Climáticas (United Nations Framework Convention on Climate Change), quando o Protocolo de Kyoto foi elaborado com o intuito de reduzir a emissão de GEE nos países industrializados que ratificaram o acordo (países do Anexo 1 do Protocolo). O Mecanismo de Desenvolvimento Limpo- (MDL) foi criado como parte do Protocolo, permitindo aos países industrializados o investimento em projetos que evitem aumentos na emissão de GEE nos países em desenvolvimento, que não possuem metas no Protocolo, de tal forma que estes atinjam o desenvolvimento sustentável (CONVENÇÃO ..., 2006). Em troca do investimento, o país em questão receberia "créditos-carbono", que contariam para o cumprimento de suas metas.

Ultimamente tem-se reconhecido o alto valor econômico da manutenção de ecossistemas florestais, em contraste com os

benefícios do uso da terra para outros fins (PRANCE, 2002). Mais importante que o benefício econômico é o fato de que a exploração de um ecossistema de forma sustentável contribui para a manutenção da biodiversidade e do modo de vida e cultura de populações locais. O Brasil, um dos países idealizadores do MDL, já vinha estimulando o desenvolvimento de projetos que envolvessem a recuperação de áreas degradadas, a criação de corredores ecológicos e a exploração sustentável de recursos, entre outros. Por ainda possuir áreas de imensa biodiversidade, como a floresta Amazônica, com recursos exploráveis ainda pouco conhecidos, o Brasil tem atraído a atenção de muitos países interessados em incentivar ações ambientalmente corretas, ansiosos por cumprir suas metas em relação às emissões de CO₂ na atmosfera.

Uma das formas de manejo da concentração atmosférica de CO₂ é a redução da utilização de combustíveis fósseis, responsáveis por aproximadamente 75 % das emissões e considerados o "coração" do desenvolvimento econômico. Porém, esse é um processo que demanda mudanças radicais na economia, e políticas ambientais nesse sentido têm encontrado muita resistência. Outra alternativa é o seqüestro de carbono, ou seja, a captura e estocagem do CO₂ presente na atmosfera. Os ecossistemas terrestres são essencialmente filtros biológicos naturais de CO₂, estimando-se que retirem cerca de 2 bilhões de toneladas de carbono da atmosfera por ano.

Por responder à magnitude das reduções necessárias para a estabilização da atmosfera, o seqüestro de carbono tornou-se uma ferramenta essencial para o manejo do CO₂ proveniente do uso de combustíveis fósseis. Duas abordagens básicas podem ser reconhecidas com relação ao seqüestro de carbono: (1) a proteção, manutenção e incremento dos ecossistemas que acumulam carbono; e (2) a manipulação desses ecossistemas a fim de elevar o seqüestro de carbono além das condições atuais. Pode-se elevar o seqüestro de carbono através do acúmulo em matéria viva vegetal, em carbono do solo (orgânico e inorgânico) e em materiais não vivos que contêm madeira, bem como pelo processamento de madeira em produtos de longa vida.

A fotossíntese como mecanismo para seqüestrar carbono

O principal mecanismo de seqüestro de carbono, e de longe o mais eficiente, é a fotossíntese (BUCKERIDGE; AIDAR, 2002). Ainda que a eficiência de transformação de energia solar em biomassa através da fotossíntese seja de cerca de 6 % (MIYAMOTO, 1997), este constitui um dos mecanismos mais eficientes de produção de energia no planeta. Neste contexto, estudos sobre a fotossíntese e conseqüente biossíntese e degradação de carboidratos podem ser considerados como elementos-chave para o desenvolvimento de sistemas de seqüestro de carbono mais eficientes.

O processo de fixação de carbono na fotossíntese se dá através da carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP, açúcar de 5 carbonos) pela enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco). Competitivamente, a Rubisco catalisa também a oxigenação da RuBP, etapa inicial da fotorrespiração. Apesar da Rubisco ter maior afinidade pelo CO₂ do que pelo O₂, este último ocorre em concentração cerca de 550 vezes maior que o primeiro, fazendo com que a competição entre os dois substratos gasosos pela enzima seja um dos fatores determinantes da eficiência da fotossíntese nas atuais concentrações de CO₂ atmosférico (GRIFFIN; SEEMANN, 1996). O armazenamento do carbono assimilado na fotossíntese ocorre através da síntese de carboidratos, compostos produzidos em grande quantidade pelas plantas e que possuem altas proporções de carbono.

As plantas apresentam reservas de carboidratos intracelulares (sacarose, compostos da série rafínósica e frutanos nos vacúolos e amido em amiloplastos do citoplasma) e extracelulares (polissacarídeos de parede celular), sendo este último o local onde ocorre a maior proporção de armazenamento. A molécula mais eficiente para compactação do carbono é a celulose, um polímero altamente condensado e de longa duração devido à dificuldade que microorganismos têm em degradá-la. Esses fatos contribuem para tornar a parede celular vegetal uma das reservas mais abundantes de carbono orgânico na natureza (TAIZ; ZEIGER, 2004).

O efeito do aumento da concentração atmosférica de CO₂ nas plantas é devido a três processos principais: a modulação da atividade da Rubisco; a sensibilidade das células-guarda dos estômatos aos níveis de CO₂; e a modulação da respiração mitocondrial (SAGE, 2002). Uma maior proporção de CO₂ na atmosfera tem o potencial de aumentar a atividade fotossintética e diminuir a fotorrespiração pela diminuição da atividade de oxigenase da Rubisco. Outros efeitos esperados são a redução da condutância estomática, o aumento da eficiência de uso da água (relação entre as quantidades de CO₂ assimilado e de H₂O perdida) e da proporção C/N (carbono/nitrogênio), e a diminuição da respiração no escuro. A consequência desses efeitos pode ser um aumento na taxa de crescimento, o que pode não ocorrer caso a planta apresente aclimação fotossintética. Porém, mesmo em casos de aclimação, a taxa de fotossíntese em elevadas concentrações de CO₂ ainda é maior do que nas condições normais (AIDAR et al., 2002).

Recentemente nosso grupo concluiu quatro teses que fazem parte de um programa de pesquisas em respostas de plantas nativas e cultivadas no Brasil às mudanças climáticas globais (COSTA, 2004; GODOY, 2007; SOUZA, 2007; MARABESI, 2007).

Os estudos que nortearam as teses mencionadas foram iniciados com descobertas sobre o jatobá, publicadas em Aidar et al. (2002). Foi visto que a fotossíntese aumentou significativamente em atmosfera de CO₂ elevado (720 ppm). O trabalho foi realizado com plântulas e verificou-se que a presença de mobilização de reservas diminui o efeito do aumento no CO₂. Posteriormente, vários experimentos similares foram realizados e observou-se que, além de aumentar a fotossíntese, há também um grande aumento nos teores de sacarose, amido e celulose nas folhas e caules do jatobá-da-mata (*Hymenaea courbaril*). Comparações com o jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) mostraram que as folhas aumentam ainda mais os teores de amido em relação às de jatobá-da-mata. A espécie do cerrado em alto CO₂ apresentou cloroplastos duas vezes maiores e grânulos de amido 12,6 vezes maiores do que em CO₂ normal, enquanto que

na espécie da mata estes valores foram 5,2 e 1,5, respectivamente (em fase de elaboração¹ – ver Figura 2 para fotos típicas).

Os estômatos constituem outra importante observação: as plantas que cresceram em CO₂ elevado apresentaram uma diminuição significativa no índice estomático (proporção de estômatos em relação ao número de células epidérmicas). Com base nesses resultados, procuramos investigar folhas de espécies de herbário cuja coleta foi feita no início do século XX. Os resultados indicaram que folhas de 1919 e 1959 apresentam o dobro do índice estomático em comparação com as folhas de plantas crescidas em atmosfera atual e incubadas em alto CO₂ (COSTA, 2004). Estes resultados mostraram um sinal de aclimatação da planta, que vem diminuindo sua capacidade total de entrada de CO₂ nas folhas ao longo de um período em que a concentração atmosférica de CO₂ aumentou de 280 ppm para 380 ppm.

Como a diminuição do índice estomático ocorreu concomitantemente com um aumento no fluxo de carbono, é provável que os dois fenômenos estejam relacionados. A Figura 1 mostra as principais vias afetadas pelo CO₂ elevado em plantas. Ao entrar pelos estômatos, o carbono é fixado em sacarose no citoplasma celular ou amido nos cloroplastos. A sacarose pode ser transportada para tecidos dreno, os quais irão utilizar os açúcares para diversos fins, como processos respiratórios ligados à manutenção da planta, produção de compostos secundários responsáveis pelos sistemas de defesa e sinalização internos (hormônios) na planta, além da síntese de compostos da parede celular (pectinas, hemicelulose e celulose) que irão compor os novos tecidos em desenvolvimento.

¹ MACHADO, M. R. **Estudo bioquímico e da estrutura foliar de plântulas do jatobá da mata (*Hymenaea courbaril* L.) e do cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* Mart.) expostas à concentração elevada de CO₂.** [2008]. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Biologia Celular e Estrutural da UNICAMP, Campinas. Defesa prevista para 2008.

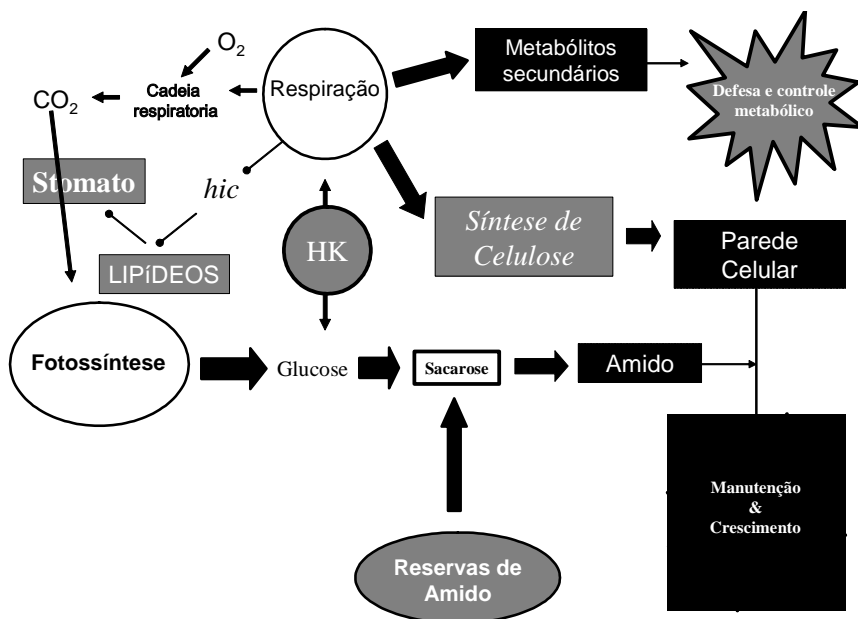


Figura 1. Principais passos do metabolismo vegetal levando ao seqüestro de carbono. HK (hexoquinase), uma das principais enzimas do metabolismo de carboidratos que, além de fosforilar o açúcar e produzir o substrato principal para o metabolismo energético, também é capaz de sinalizar para a célula a intensidade do fluxo de carbono. O gene *hic* parece estar associado à biossíntese de lipídeos de cadeia longa que determinam quais as células da epiderme se transformarão em estômatos durante a expansão foliar.

Acredita-se que o mecanismo responsável pela sinalização de fluxo de carbono nas plantas seja a hexoquinase (HK) (STITT, 1990). Quando o fluxo de açúcares é muito alto, a HK sinaliza para a redução da transcrição de genes, entre os quais os relacionados à fotossíntese. Hipoteticamente, entre os genes relacionados ao desenvolvimento de estômatos está um gene chamado *hic* (high input of carbon; GRAY et al., 2000), presente nas células-guarda e que controla o tamanho das cadeias lipídicas depositadas na superfície foliar. Segundo Lake et al. (2001), o gene *hic* está diretamente relacionado à definição da formação de estômatos durante o desenvolvimento das folhas. Os experimentos acima descritos já foram repetidos e o índice estomático em jatobá-da-mata e jatobá-do-cerrado foi novamente avaliado, e as tendências foram confirmadas.

Uma outra descoberta importante foi a de que o teor de amido das folhas dos jatobás está aumentando significativamente (COSTA, 2004). Isto, além de confirmar a hipótese de que o fluxo de carbono é maior quando a planta cresce em CO₂ elevado, também pode ter efeitos negativos sobre a planta, como o “sombreamento” dos cloroplastos causado pela grande quantidade de amido. Outra questão importante está no fato dos cloroplastos serem submetidos à pressão por grânulos bastante grandes, gerando, hipoteticamente, gastos energéticos e até morte celular. A Figura 2 mostra uma comparação da ultra-estrutura de células das paliçadas de folhas de *Hymenaea courbaril* que cresceram em 370 ppm e 720 ppm de CO₂ atmosférico, respectivamente.

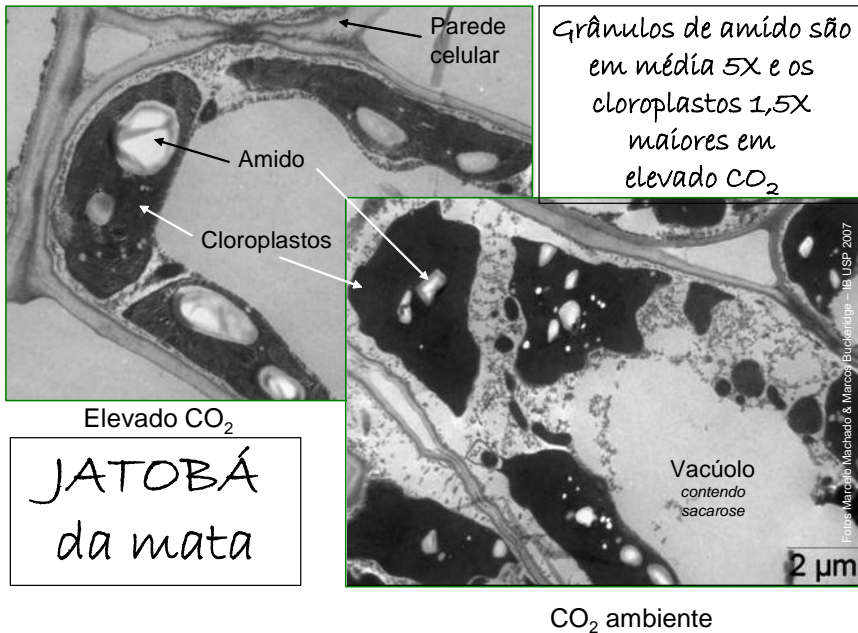


Figura 2. Fotomicrografias eletrônicas obtidas a partir de seções transversais de folhas de *Hymenaea courbaril*. Os cortes foram feitos a partir de folíolos totalmente expandidos.

Em conjunto, os resultados que mostram o efeito da mobilização de reservas como atenuador da resposta ao CO₂ elevado, e a redução na capacidade de assimilação por diminuição do índice estomático das folhas, denotam a existência de mecanismos fisiológicos relacionados à diminuição das respostas ao aumento de CO₂ atmosférico. É possível, portanto, que estes já sejam sintomas de aclimatação fisiológica das plantas às mudanças climáticas.

Nesse contexto, pode-se supor que alterações nas respostas sazonais dos jatobás ocorram de forma diferente conforme a capacidade de armazenar carbono nas plantas nas estações favoráveis. Em plantas de cerrado, que sofrem severa restrição hídrica durante o inverno, observamos que ocorre maior acúmulo de reservas para uso na estação favorável, especialmente em alto CO₂. Neste caso é possível que os efeitos do aumento de CO₂ sejam menores do que em espécies ou variedades de jatobá crescendo em regiões onde as condições sejam mais estáveis.

Uma consequência disso é a possibilidade de que, em situações com menores variações sazonais de condições climáticas, a taxa de seqüestro de carbono seja significativamente maior do que em condições como o cerrado ou a caatinga (onde há espécies de jatobás), em que as plantas acumulam mais reservas e, portanto, reciclam carbono com maior eficiência, pois o mantém acumulado em uma forma compactada que nas plantas acredita-se ser, preferencialmente, amido.

O CO₂ e o processo de formação da floresta

Em duas outras teses (GODOY, 2007; MARABESI, 2007) e também com a obtenção de resultados recentes ainda não publicados, foram obtidos dados sobre os padrões ecofisiológicos de respostas de cinco espécies de árvores brasileiras: *Senna alata* (mata pasto), *Sesbania virgata* (feijão-do-mato), *Schyzolobium parahyba* (guapuruvú) *Piptadenia gonoacantha* (pau-jacaré) e *Dalbergia nigra* (jacarandá-da-bahia), estudadas pela primeira vez sob este enfoque. O objetivo central foi o de compreender como o CO₂ poderá influenciar no estabelecimento das plântulas dessas espécies, escolhidas por serem de estágios distintos na sucessão

ecológica. De maneira geral, o que concluímos até agora é que as espécies pioneiras *S. alata* e *S. virgata*, que iniciam a formação da floresta no processo de sucessão ecológica, crescem e seqüestram grandes quantidades de carbono rapidamente, enquanto as espécies de crescimento mais lento seqüestram menos carbono no mesmo período, porém vivem mais. Como as espécies que iniciam o processo (mata pasto e feijão-do-mato) vivem entre 5 e 10 anos, as intermediárias (guapuruvú e pau-jacaré) entre 25 a 30 anos, e as finais (jacarandá-da-bahia e o jatobá) mais de 100 anos, uma consequência das nossas descobertas é que uma floresta tropical em regeneração provavelmente seqüestra carbono continuamente por um longo período (Figura 3).

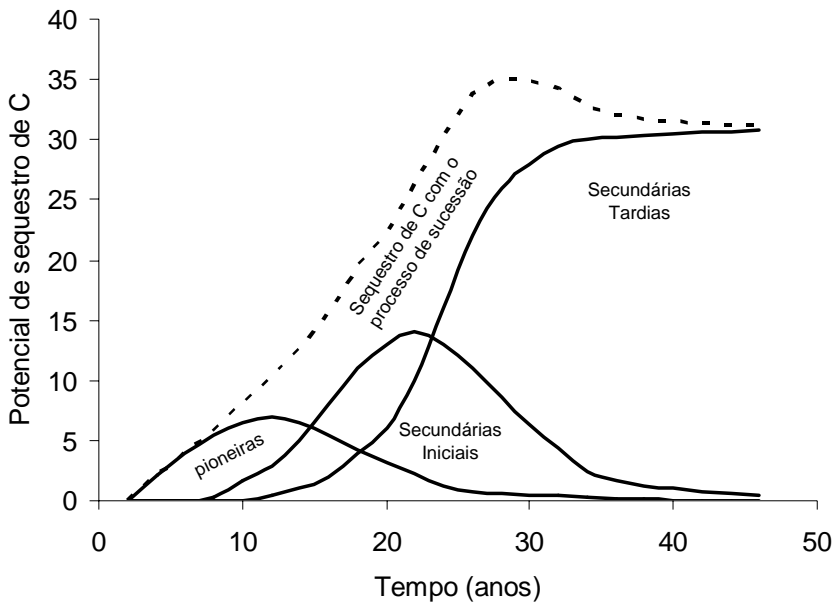


Figura 3. Padrão quantitativo hipotético de seqüestro de carbono por espécies de leguminosas pioneiras, secundárias iniciais e tardias. Neste modelo, considerou-se que a longevidade média das pioneiras seria de aproximadamente 10 anos, das secundárias iniciais de aproximadamente 20 anos, enquanto as secundárias tardias apresentariam maior acúmulo de carbono e por um tempo maior do que 40 anos. A linha tracejada é a soma das taxas de seqüestro de cada grupo funcional. O intuito é mostrar que, teoricamente, o conjunto de plantas crescendo seqüestra significativamente mais carbono do que em modelos onde se usam somente as espécies secundárias tardias que apresentam maior densidade da madeira.

Além disso, os dados obtidos permitiram ainda calcular o desempenho fisiológico em alto gás carbônico de forma comparada, e os resultados sugerem que as espécies intermediárias, principalmente o pau-jacaré, têm um desempenho fisiológico melhor em relação às demais espécies. Estes resultados indicam que o seqüestro de carbono é maior e mais consistente quando se executa o processo de sucessão em contraposição ao plantio de uma única espécie (Figura 3).

Dados sobre o desempenho fisiológico das espécies da Mata Atlântica pertencentes a diferentes estágios sucessionais (GODOY, 2007) sugerem que o aumento na concentração de CO₂ atmosférico tem o potencial de afetar o processo de sucessão ecológica através da melhora relativa do desempenho fisiológico de algumas espécies (as do estágio intermediário) em relação às demais (as iniciais e secundárias tardias).

Impacto do aumento de CO₂ para o tamanho dos organismos e nas redes de interações ecológicas.

Atualmente acredita-se que a regulação do tamanho não seja efetuada somente pelo genoma, mas pela interação entre este e o ambiente. Do ponto de vista do funcionamento do genoma, o controle de tamanho e forma dos organismos vivos é feito por uma classe de genes chamada de homeóticos. Esta é uma classe de genes “administrativos” que de algum modo informa quais devem ser os padrões de divisão celular e expansão de cada uma das células em um tecido ou órgão (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A determinação do tamanho parece estar diretamente relacionada com o fluxo de energia que passa através de um organismo durante o desenvolvimento, e isto parece determinar também a longevidade. Ao se desenvolver, cada órgão irá crescer primeiro lentamente, acelerará o crescimento entrando numa fase exponencial e depois diminuirá drasticamente sua velocidade. O comprimento da fase de aumento exponencial está relacionado com o fluxo de energia, o que faz com que a produção de açúcares e aminoácidos em um organismo aumente consideravelmente, e uma via de sinalização informe às células para interromperem o

processo de divisão e/ou de expansão (Figura 4). Isto leva a um período chamado de Intervalo de Cessação do Crescimento (ICC) (EDGAR, 2006). Como consequência, quando o fluxo de energia em um organismo é muito maior do que o programa de sinalização que o ICC pode suportar, a única solução é “crescer para os lados”, ou seja, armazenar o excesso de carbono e nitrogênio em algum lugar, pois não há como usar para crescer normalmente. No caso dos animais, em geral isso gera obesidade, com acúmulo de gorduras, enquanto que nas plantas o armazenamento ocorre na forma de amido e celulose.

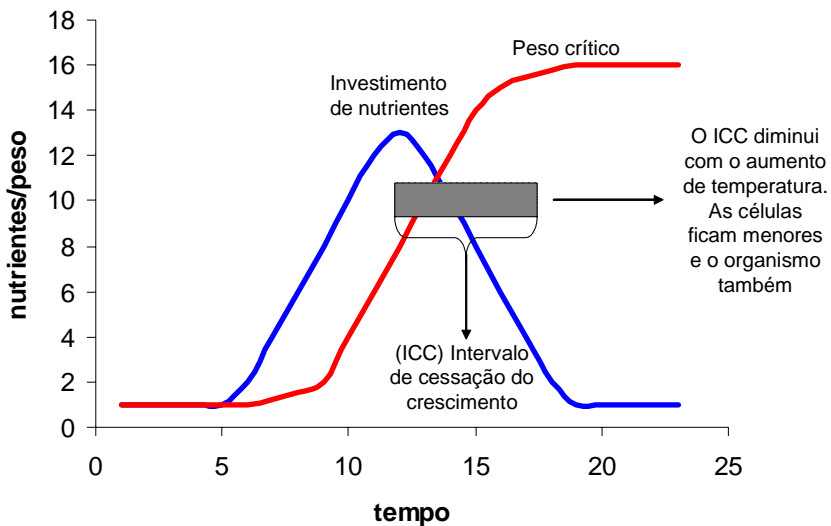


Figura 4. Relação entre o investimento em nutrientes (azul) e o aumento de biomassa (vermelho). O intervalo de cessação do crescimento (ICC) ocorre a partir do pico de investimento de nutrientes e determina o peso crítico, ou o máximo de biomassa que um organismo irá atingir. Genes do metabolismo de carboidratos estão relacionados ao peso crítico. Em maiores temperaturas, aumenta a taxa de divisão celular e as células ficam menores, diminuindo também o tamanho do organismo. Adaptado de Edgar (2006).

Edgar (2006) mostra em seu trabalho uma foto com insetos que foram subalimentados ao longo da vida, e que são menores devido ao tamanho menor de suas células. Contudo que a subalimentação não comprometa o estado nutricional do organismo, os subalimentados irão viver por mais tempo (ver <http://www.accessexcellence.org/WN/SUA11/worm897.html>). Edgar (2006) propõe ainda que a temperatura possa afetar o ICC levando a uma diminuição no tamanho dos organismos por diminuir o tamanho das células.

Como isso pode ser interpretado no âmbito dos efeitos das mudanças climáticas globais sobre os organismos vivos?

Como mencionado acima, o aumento na concentração de gás carbônico vem fazendo com que as plantas façam mais fotossíntese e acumulem mais carbono. Com isso elas deveriam aumentar em tamanho. No entanto, se admitirmos que o aumento na temperatura contrabalance o efeito do CO₂, pois induziria a uma diminuição de tamanho, não veríamos efeitos muito aparentes das mudanças climáticas sobre plantas devido a este equilíbrio. Mas há um problema: o fluxo de carbono tem sido maior nas plantas desde o aumento de CO₂ atmosférico iniciado com a revolução industrial. Além disso, a maioria dos experimentos e observações indica que os efeitos do CO₂ e da temperatura são aditivos e afetarão os ecossistemas através de uma pressão de fluxo de carbono, mesmo com as limitações impostas pela disponibilidade de outros componentes como nitrogênio e fósforo. Como conseqüência, espera-se um aumento geral de biomassa, mas o reflexo seria maior no acúmulo de amido e não tanto no tamanho das plantas. Acima mostramos que este é o caso do jatobá que, apesar de apresentar um grande aumento no conteúdo de amido nas folhas, não demonstrou diferenças proporcionais no tamanho ao final do experimento.

Do ponto de vista ecológico, um aumento de amido leva à maior disponibilidade de carboidratos para os predadores que, por sua vez, obtêm um maior fluxo de energia em seus organismos. Como resultado, devido ao aumento de CO₂ previsto com as mudanças climáticas globais, é possível que as teias alimentares

estejam trabalhando com um fluxo energético significativamente maior do que era encontrado antes da Revolução Industrial.

Se a hipótese de que o maior fluxo energético conduz a uma diminuição da longevidade for estendida à maioria dos organismos vivos, poderíamos propor que a longevidade potencial venha diminuindo ao longo do período de emissões de CO₂ por combustíveis fósseis que o homem vem promovendo no planeta. Como consequência, as atividades humanas teriam como principal resultado uma aceleração dos processos ecológicos, aumentando o fluxo de energia através dos ecossistemas. Com isso, uma diminuição geral de longevidade poderia não apresentar grandes problemas, desde que as relações entre os diferentes organismos nas comunidades mantenham-se proporcionais.

As relações entre os organismos nos ecossistemas e comunidades funcionam como redes nas quais os elementos se interconectam através de processos como predação e reprodução (BUCKERIDGE, 2007). As mudanças climáticas acontecem normalmente em nosso planeta, mas com variações que levam milhares de anos para ocorrer. Eventos rápidos da ordem de centenas de anos, como os que estão ocorrendo desde a Revolução Industrial, são normalmente associados a catástrofes para os organismos vivos. No caso das mudanças climáticas que presenciamos atualmente, é possível que, a partir de certo limite, os efeitos sejam bastante rápidos, tornando a biodiversidade mais vulnerável a instabilidades. Por outro lado, uma das características de sistemas complexos é a resiliência, através de mecanismos que fazem com que um estado de equilíbrio seja mantido, mesmo com perturbações de intensidade razoável (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004; BUCKERIDGE, 2007).

No caso das alterações de forma e tamanho, se tudo acontecer da mesma maneira para todas as espécies, as alterações podem sequer ser percebidas, mas se houver respostas distintas nos diferentes grupos de seres vivos, então a grande rede de interações da biosfera poderia começar a perder (ou alterar) suas conexões. Considerando que estas conexões sejam moduladas pelas variações cíclicas no clima, os aspectos fenológicos são de

fundamental importância para compreender o funcionamento dos sistemas complexos de relações ecológicas. Além disso, as observações de alterações fenológicas poderão servir como importantes marcadores do grau de impacto e da vulnerabilidade das redes de interações biológicas às mudanças climáticas globais.

Agradecimentos

A discussão apresentada neste capítulo inclui dados que foram obtidos em conjunto por um grupo de pesquisa constituído por Marcos P.M. Aidar, Marília Gaspar, João Godoy, Mauro Marabesi e Marina Martins. Este trabalho tem o financiamento da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Ministério da Ciência e Tecnologia (MCT), Eletronorte e CNPq. Marcelo R. Machado é doutorando do curso de pós-graduação em Biologia Celular e Estrutural da UNICAMP, e Leila C. Mortari é aluna de graduação de Biologia do IB-USP.

Referências

- AIDAR, M. P. M.; MARTINEZ, C. A.; COSTA, A. C.; COSTA, P. M. F.; DIETRICH, S. M. C.; BUCKERIDGE, M. S. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of jatobá (*Hymenaea courbaril* L.-Leguminosae-Caesalpinioideae). **Biota Neotropica**, v. 2, n. 1, 2002. Disponível em: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/en/abstract?article+BN01602012002>>. Acesso em 20 jul. 2007.
- ALCAMO, J.; KREILEMAN, G. J. J.; BOLLEN, J. C.; BORN, G. J. van den; GERLAGH, R.; KROL, M. S.; TOET, A. M. C.; VRIES, H. J. M. de. Baseline scenarios of global environmental change. **Global Environmental Change**, v. 6, n. 4, p. 261-303, 1996.
- BUCKERIDGE, M. S. Mudanças climáticas, biodiversidade e sociedade: como a teoria de redes pode ajudar a compreender o presente e planejar o futuro? **Multiciência: Revista Interdisciplinar dos Centros e Núcleos da Unicamp**, n. 8, [2007]. No prelo. Disponível em: <www.multiciencia.unicamp.br>.
- BUCKERIDGE, M. S.; AIDAR, M. P. M. Carbon sequestration in the rain forest: alternatives using environmentally friendly biotechnology. **Biota Neotropica**, v. 2, n. 1, 2002. Disponível em: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/pt/item?point-of-view>>. Acesso em 28 jul. 2007.

CONVENÇÃO-Quadro das Nações Unidas sobre mudança do clima. In: BRASIL. Ministério da Ciência & Tecnologia. **Ministério da Ciência & Tecnologia [home page]**. Brasília, DF, 2006. Disponível em <<http://www.mct.gov.br/index.php/content/view/3996.html>>. Acesso em: 29 jul. 2007.

COSTA, P. M. F. **Efeitos da alta concentração de CO₂ sobre o crescimento e o estabelecimento de plântulas do jatobá de mata *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Heyne) Lee & Langenheim (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae)**. 2004. 77 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Estrutural) - Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas.

EDGAR, B. A. How flies get their size: genetics meet physiology. **Nature Reviews**. Genetics, v. 7, n. 12, p. 907-916, 2006.

GITAY, H.; SUÁREZ, A.; WATSON, R. T.; DOKKEN, D. J. (Ed.). **Climate change and biodiversity**. Geneva: Intergovernmental Panel on Climatic Change, 2002. 86 p. (IPCC Technical paper, 5). Disponível em: <<http://www.ipcc.ch/pdf/technical-papers/climate-changes-biodiversity-en.pdf>>. Acesso em: 29 jul. 2007.

GODOY, J. F. L. **Ecofisiologia do estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera enriquecida com CO₂: uma abordagem sucessional**. 2007. 109 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica, São Paulo.

GRAY, J. E.; HOLROYD, G. H.; VAN DER LEE, F. M.; BAHRAMI, A. R.; SIJMONS, P. C.; WOODWARD, F. I.; SCHUCH, W.; HETHERINGTON, A. M. The *HIC* signaling pathway links CO₂ perception to stomatal development. **Nature**, v. 408, n. 6813, p. 713-716, 2000.

GRIFFIN, K. L.; SEEMANN, J. R. Plants, CO₂ and photosynthesis in the 21st century. **Chemistry & Biology**, v. 3, p. 245-254, 1996.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **IPCC third assessment report: climate change 2001: synthesis report**. Cambridge: Cambridge University Press, [2001]. 398 p.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate change 2007: the physical science basis: summary for policymakers**. Geneva, [2007]. 21 p. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Disponível em: <http://www.aas.org/news/press_room/climate_change/media/4th_spm2feb07.pdf>. Acesso em: 29 jul. 2007.

LAKE, J. A.; QUICK, W. P.; BEERLING, D. J.; WOODWARD, F. I. Plant development: signals from mature to new leaves. **Nature**, v. 411, n. 6834, p. 154, 2001.

MALHI, Y.; PHILLIPS, O. L. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 359, p. 549-555, 2004.

MARABESI, M. A. **Efeito do alto CO₂ no crescimento inicial e na fisiologia da fotossíntese em plântulas Senna alata (L.) Roxb.** 2007. 70 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica, São Paulo.

MIYAMOTO, K. **Renewable biological systems for alternative sustainable energy production.** Rome: FAO, 1997. (FAO. Agricultural services bulletin, 128). Disponível em: <<http://www.fao.org/docrep/w7241e/w7241e00.htm#Contents>>. Acesso em: 29 jul. 2007.

PETERS, R. L.; DARLING, J. D. The greenhouse effect and nature reserves. **Bioscience**, v. 35, p. 707-715, 1985.

PRANCE, G. T. Species survival and carbon retention in commercially exploited tropical rainforest. **Philosophical transactions of the Royal Society of London: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 360, n. 1797, p. 1777-1785, 2002.

SAGE, R. How terrestrial organisms sense, signal and respond to carbon dioxide. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, p. 469-480, 2002.

SOUZA, A. P. **A cana-de-açúcar e as mudanças climáticas: efeitos de uma atmosfera enriquecida com CO₂ sobre o crescimento, desenvolvimento e metabolismo de carboidratos de *Saccharum* ssp.** 2007. 88 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Estrutural) - Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas.

SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 3, p. 407-419, 2004.

STITT, M. Fructose 2,6-bisphosphate as a regulatory molecule in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 41, p. 153-185, 1990.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.



CAPÍTULO 13

Monitoramento das Mudanças Climáticas em Espécies Arbóreas de Unidades de Conservação

Ederson Augusto Zanetti

As Mudanças Climáticas Globais

A força gravitacional é um dos quatro pilares sobre os quais ocorrem todas as interações no mundo físico (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, 2007), surgidas entre 12 e 15 bilhões de anos atrás – *Big Bang* (Sol e Terra têm 4,5 bilhões de anos). Os corpos, dentro do sistema solar, sofrem influências mútuas, correspondentes a suas massas e ao eixo de inclinação, que afeta o grau de influência da força gravitacional (ARAÚJO et al., 2004). A distância média Terra-Sol e a temperatura superficial do Sol faz com que os gases sejam quase totalmente ionizados, formando um plasma (RIGOZO et al., 2003a). Os Raios Cósmicos são modulados pelas mudanças nos campos magnéticos interplanetários oriundos da atividade solar (RIGOZO et al., 2007). Uma variação de 15 % nos Raios Cósmicos, somada ao ciclo solar de onze anos, causa variação de 1,7 % na formação de nuvens. O ambiente na superfície terrestre existe por conta do fluxo de energia do Sol, influenciando a circulação atmosférica e oceânica que, por sua vez, influenciam a biosfera. As variações na atividade solar são um dos mecanismos que influenciam as variações nas quantidades totais de energia na Terra (NORDEMANN, et al., 2005).

O ciclo solar de duração de aproximadamente onze anos está associado às ocorrências de manchas solares (PATTERSON, 2007). Plutão, Júpiter, Marte e Netuno (em seu satélite Tritão) são exemplos de outros planetas no sistema solar que enfrentam problemas com mudanças climáticas globais, provavelmente induzidas por essa atividade solar incomum que atingiu seu ápice em 2004, as alterações na atividade solar podem provocar um deslocamento da faixa habitável do Sistema Solar (MOURÃO, 2007). A Figura 1 mostra os Raios Cósmicos e a atividade solar:

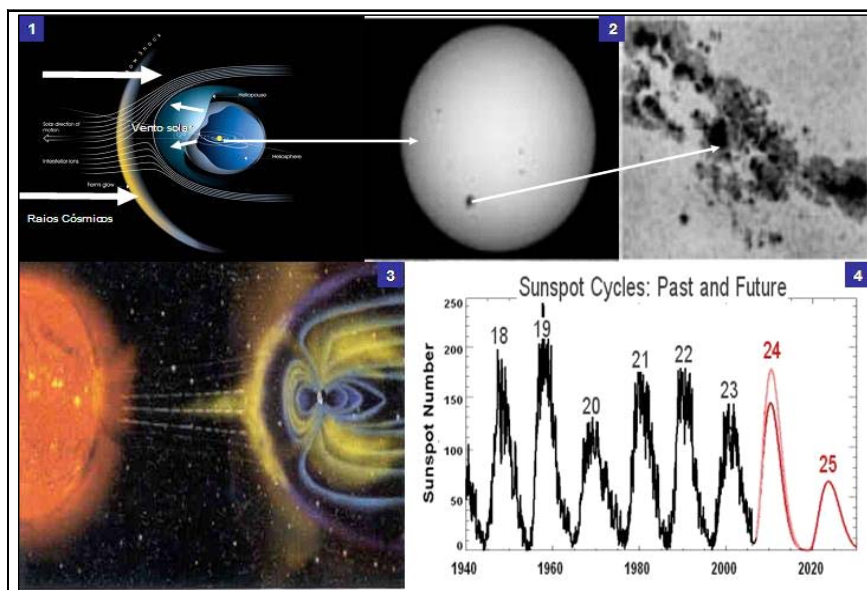


Figura 1: Raios Cósmicos e atividade solar. A ação dos Raios Cósmicos (1), que é combinada com a atividade solar (2), resulta em um fluxo de energia até a Terra (3), que pode ser medido em suas oscilações (4). Assim como todo o Universo está em movimento constante, o comportamento regular do clima é o de mudanças, fato é que ocorreram 33 Glaciações e inter-glaciações nos últimos 2 milhões de anos por conta disso.

A Atmosfera e o Protocolo de Quioto

O surgimento da atmosfera da Terra é aparentemente resultado da agregação das partículas espaciais, que trouxe consigo uma atmosfera rudimentar, basicamente formada pelo carbono do espaço que combinou-se com o hidrogênio, nitrogênio e oxigênio, formando CO_2 e N_2 , há 3,7 bilhões de anos

(UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, 2007). O carbono formado no núcleo das estrelas decadentes tornou-se parte de todo o ciclo da vida no planeta, tendo sido incorporado do solo às plantas por volta de 365 milhões de anos atrás, quando surgiram as primeiras árvores. O homem surgiu por volta de 30 milhões de anos atrás. A atmosfera tem cerca de 20 km de espessura, e é hoje composta por Nitrogênio - 78,08 % (absorvido pelas plantas); Oxigênio - 20,94 % (respiração); Argônio - 0,93 %; Dióxido de Carbono 0,035 %; Hélio - 0,0018 %; Ozônio - 0,00006 %; Hidrogênio - 0,00005 %; Criptônio; Metano; Xenônio; Radônio – indícios e o vapor d'água – 0 % a 4 %. 75 % do vapor d'água está concentrado abaixo de 4 mil metros de altura, ele é o regulador da ação do Sol sobre a superfície terrestre, tendo uma quantidade que varia em função do clima. Os Níveis de evaporação e precipitação são compensados até equilíbrio do vapor d'água, as camadas inferiores estão muito próximas ao ponto crítico em que a água passa do estado líquido ao gasoso.

O efeito estufa foi enunciado por Joseph Fourier em 1824, definindo-se por: "A capacidade dos gases em reter maiores quantidades do calor emitido pelo sol, semelhante ao processo que ocorre em casa de vegetação, substituindo o vidro pelos gases na atmosfera". Na ausência do fenômeno, a temperatura média diária do planeta varia de -18 °C a 15 °C. A absorção da radiação terrestre pela atmosfera acontece próximo à superfície, o vapor d'água absorve energia de 4 μm a 7 μm - a maior contribuição para o aquecimento global, enquanto o CO₂, entre 13 μm a 19 μm . Foi John Tyndall o primeiro a atribuir "as grandes variações na temperatura média da Terra, extremamente frias ou muito quentes, às variações de CO₂", e Svante Arrhenius, em 1850, calculou que o dobro da concentração de CO₂ atmosférico resultaria em um aumento da temperatura de 5 °C a 6 °C. Em 1950 deu-se início à medição de CO₂ nos Estados Unidos da América.

O vapor d'água é um poderoso gás de aquecimento global (MOURÃO, 2007), e foi colocado de fora do Protocolo de Quioto, aparentemente por razões políticas, a quantidade de CO₂ na atmosfera seria resultado e não causa do aquecimento global.

Os chamados Gases do Efeito Estufa (GEE) correspondem a cerca de 0,1 % do ar atmosférico, sendo gases essenciais para manter o clima da Terra, o vapor d'água responde por 98 % da sua composição (PATTERSON, 2007). São os seguintes os GEE do Protocolo de Quioto (1987): CO₂ – Dióxido de Carbono; CH₄ – Metano; N₂O – Óxido Nitroso; HFCs – Hidrofluorcarbonos; PFCs – Perfluorcarbonos r; SF₆ – Hexafluoreto de Enxofre.

Os Efeitos das Mudanças Climáticas Globais nos Ecossistemas Naturais

No balanço de CO₂ planetário, as emissões de queima de combustíveis fósseis (+ 5.5 (±0.5) Gt (Gigatoneladas) C/ano) e das mudanças de uso da terra (+1.6 (±0.7) Gt C/ano), correspondem a cerca de 7,1 GT C/ano, enquanto o seqüestro pelos oceanos (- 2.0(±0.8) Gt C/ano) e os não contabilizados (- 1.8(±1.2) Gt C/ano), chegam a -3,8 GT C/ano, ou seja, um balanço negativo representando acúmulo na atmosfera de 3,3 GT C/ano (PATTERSON, 2007). A compreensão da influência antropogênica no aquecimento e resfriamento do clima tem melhorado desde o Terceiro Relatório de Verificação em 2001, levando a uma *confiança muito alta* de que o resultado da atividade humana desde 1750 levou ao aquecimento. Os níveis de CO₂ já ultrapassam 380 ppm, dos iniciais 280 ppm, a concentração atmosférica do gás em 2005 está muito acima do natural para os últimos 650 mil anos (180 ppm a 300 ppm), com um crescimento de 1,9 ppm por ano no período de 1995 a 2005, sendo que há uma previsão de chegarem (de acordo com o Relatório Especial dos Cenários de Emissões do IPCC), até o final do século 21, a algo entre 490 ppm e 1.260 ppm (75% a 350 % acima das concentrações pré-industriais) (IPCC, 2007).

De acordo com o IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007, as evidências conseguidas das observações de todos os continentes e da maioria dos oceanos indicam que vários ecossistemas naturais estão sendo afetados pelas mudanças climáticas regionais, principalmente pela elevação da temperatura. Os biomas terrestres estão sofrendo pressões em várias espécies, com a chegada antecipada da primavera (migração de pássaros, folhagem etc), mudanças de latitude da

distribuição de fauna e flora (75 estudos com mais de 29 mil dados mostram que 89 % das modificações são semelhantes às esperadas como resposta ao aquecimento) (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2007). A Figura 2 demonstra os locais de ocorrência dessas mudanças:

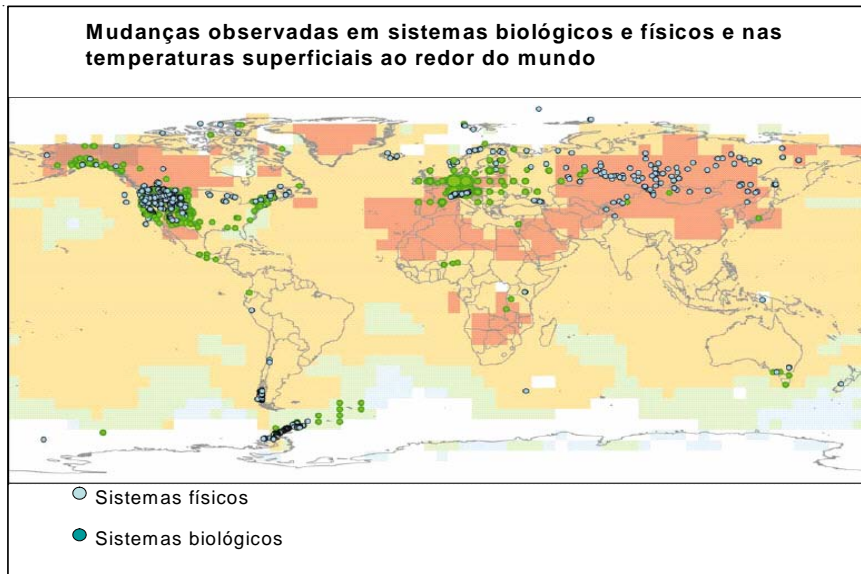


Figura 2: Mudanças observadas ao redor do mundo.

A resiliência de vários ecossistemas deve ser superada durante o nosso século por uma combinação de mudanças climáticas associadas a perturbações (enchentes, secas, incêndios, insetos, acidificação dos oceanos etc) e outros fatores globais (mudanças de uso da terra, poluição, super-exploração etc). De 20 % a 30 % das espécies existentes estão ameaçadas por aumento da temperatura média global de 1,5 °C a 2,5 °C (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2007). O Brasil implementou a iniciativa do desenvolvimento dos Cenários de Mudanças Climáticas para a América do Sul, como parte do projeto conjunto GEF/MMA/PROBIO, liderado pelo CPTEC, para avaliar o impacto das mudanças climáticas nos ecossistemas naturais do país no que diz respeito à vulnerabilidade e medidas adaptativas (MARENGO, 2007). A Embrapa desenvolve e

implementa a plataforma de mudanças climáticas, com múltiplas visões sobre o problema do aquecimento global. De forma geral, os impactos esperados no País envolvem os ecossistemas naturais de todas as regiões, que vão ser afetados pelo aumento das temperaturas e mudanças nos regimes de chuvas. Deve ocorrer uma mudança correspondente nas zonas ecológicas, além da perda de habitat e espécies, notadamente a desertificação no Nordeste, a perda de florestas na Amazônia e mudanças nos Cerrados, Pantanal e outras áreas sensíveis são tendências acentuadas pela ocupação humana. Na Amazônia, há o risco de mudanças nos ciclos hídricos e no balanço de energia com o aquecimento, levando a modificações na biodiversidade e nos ecossistemas naturais (MARENGO, 2007).

As Espécies Arbóreas e as Mudanças Climáticas Globais

As conseqüências registradas do aquecimento global se concentram nas mudanças fenológicas e na distribuição geográfica da flora e fauna (CHUINE, 2004). Todas as fases fenológicas das plantas são suscetíveis às mudanças climáticas, incluindo sementeira, germinação, floração, frutificação, maturação e colheita (ASSAD et al., 2007). O comportamento funcional de plantas já tem sido utilizado para projetar respostas potenciais às mudanças do clima. As florestas, do ponto de vista das mudanças climáticas globais e dos gases do efeito estufa, são estudadas à partir do seu relacionamento com o meio que as circunda. Dois ciclos importantes para os sistemas florestais são os do carbono e o hidrológico. A Figura 3 traz as florestas, os ciclos do carbono e da água e o anel de crescimento com os efeitos da atividade solar:

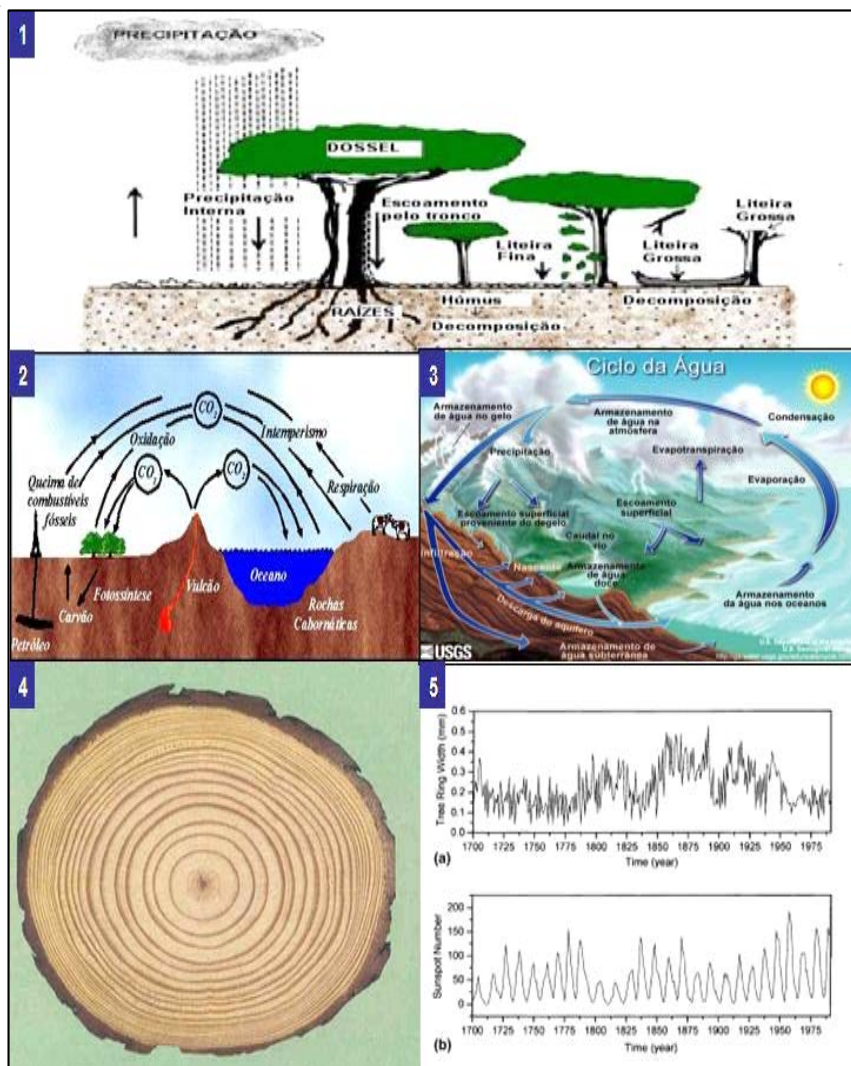


Figura 3: As espécies arbóreas e as mudanças climáticas globais. Precipitação, a evaporação e os processos envolvidos no crescimento e morte das árvores (1); o ciclo do carbono (2); o ciclo da água (3); seção transversal com destaque para o anel de crescimento de uma árvore (4); gráfico dos anéis de crescimento e do ciclo de atividade solar (5).

Na sucessão natural das formações vegetais, a importância da luz e da água apresenta uma relação inversa com diferentes classes de espécies. Com pouca água e muita luz, estabelecem-se as espécies pioneiras, enquanto as secundárias iniciais aproveitam das condições de equilíbrio entre luz e água no ecossistema e as secundárias tardias e clímax dependem de boa disponibilidade de água (na fase inicial, a planta necessita de um determinado sombreamento, depois ela ocupa o dossel superior da floresta à procura de luz). Diferentes plantas nativas apresentam respostas características para a presença ou não de altas concentrações de CO₂ na atmosfera, havendo desvios nas respostas relacionados ao estágio sucessional em que participam, um balanço adequado de espécies parece ser mais adequado para corresponder ao desafio de adaptação às mudanças climáticas, estudos mais aprofundados dos genes controladores das respostas fisiológicas podem levar a um aumento na capacidade técnica de promover a regeneração das florestas. Algumas árvores mostram uma reação bastante conservadora às mudanças de clima, enquanto outras com maior plasticidades fenotípica possuem capacidade de antecipar e expressar uma maior competitividade através de índices mais acentuados de crescimento (GREEN, 2004), globalmente há uma tendência para um aumento inicial da produtividade das espécies madeireiras (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2007).

O estudo das variações na atividade solar referentes ao seu fluxo de energia é observacional e recente em espécies arbóreas, limitando a compreensão dos seus efeitos nas mudanças climáticas e também a possibilidade de inferências sobre o comportamento do clima no futuro com relação a esse fator. Por isso, o monitoramento indireto (através dos anéis de crescimento, por exemplo), tem sido o mais empregado, possibilitado pela existência de registros naturais que cobrem vários intervalos de tempo no passado. Os anéis de crescimento registram os efeitos da atividade solar e das mudanças climáticas. Com estudos de amplitude regional, é possível delimitar a importância relativa da atividade solar no sistema Terra-Sol, as variações na atividade solar podem gerar uma série de variações no crescimento das árvores, incluindo as mudanças climáticas induzidas pelo homem

a nível regional e global e a sensibilidade específica ao ambiente em condições de stress (NORDEMANN, et al., 2005). É possível confirmar os efeitos dos ciclos de onze anos e dos eventos como o *El Niño* nos anéis de crescimento das espécies arbóreas. O crescimento dos anéis está diretamente relacionado com as variações de atividade solar no vapor d'água, levando a um aumento de temperatura, mesmo fenômeno verificado no Oceano Pacífico. As espécies arbóreas do Hemisfério Sul têm apresentado tendência de crescimento positivo nos picos da atividade solar (RIGOZO et al., 2003, 2005, 2007a; NORDEMANN, et al., 2005.)

As Unidades de Conservação e as Mudanças Climáticas Globais

As Unidades de Conservação (UCs) são a principal estratégia mundial para a conservação da biodiversidade, com novas funções ambientais, sociais e econômicas. A perpetuidade das UCs depende do manejo adequado da sua biorregião e do envolvimento das populações nos esforços de conservação (novas práticas e políticas). São 25% das espécies ameaçadas de extinção pelas mudanças climáticas — aquecimento global; interação entre fatores naturais e antropogênicos — que aceleram o processo. O artigo 27 da Lei 9.985 – SNUC (BRASIL, 2005), determina que as Unidades de Conservação devem dispor de um plano de manejo, e, em seu parágrafo 3º determina sua elaboração em um prazo máximo de cinco anos após sua criação. Segundo a mesma lei, as UCs são “Espaço territorial e seus recursos ambientais, incluindo as águas jurisdicionais, com características naturais relevantes, legalmente instituído pelo Poder Público, com objetivos de conservação e limites definidos, sob regime especial de administração, ao qual se aplicam garantias adequadas de proteção.”

Os Corredores Ecológicos surgiram de uma iniciativa conjunta do G7 (Grupo dos sete países mais ricos do mundo), Brasil e da União Européia, resultado de uma reunião realizada em Houston, Texas, em 1990, que destinou para o PPG7 (Programa de Proteção do G7), US\$ 1,6 bilhão para sua concepção e consolidação em 1,5 milhão de km² (quase 25 % do território) do País, implementado no Brasil através do Decreto Presidencial 563/92.

Os Corredores Ecológicos devem permitir a integração entre unidades de conservação para permitir o fluxo biótico e genético e lançar as diretrizes gerais sobre o uso dos recursos e gerenciamento de usos da terra. As Unidades de Conservação de uso restrito são as pedras fundamentais do desenvolvimento das estratégias regionais, reforçadas pela presença no seu entorno de áreas sob uso controle.

Os Corredores Ecológicos, para permitirem a adaptação das espécies e sua migração em função das mudanças climáticas, devem ter sua orientação no sentido Norte-Sul (Pólos-Ecuador), tendo em vista ser essa a direção que essas mudanças tomam a nível global. Eles também devem promover a integração entre setores para permitir um melhor uso dos dados de monitoramento, que devem ser realizados segundo uma escolha adequada das variáveis a serem monitoradas (mudanças que interessam) e especificar o grau de mudança considerado suficiente para gerar a necessidade de interferência – desenho amostral adequado (espaço e tempo).

As árvores existentes hoje resistiram a mudanças climáticas ao longo dos últimos 2,5 milhões de anos – glaciações e inter-glaciações, mudanças nos regimes de chuvas e na concentração de CO₂ atmosférico, elas mostram diferenciação adaptativa natural em respostas às mudanças de latitude (DAVIS; SHAW, 2001), e as conseqüências registradas do aquecimento global se concentram nas mudanças fenológicas e na distribuição geográfica da flora e fauna (CHUINE, 2004). Para compreender os ciclos de elementos em um ecossistema florestal e prever seu desenvolvimento futuro em função das variáveis atmosféricas, a quantificação da situação hidrológica é indispensável (PATTERSON, 2007).

O aumento do monitoramento da vegetação é visto como a chave para desenvolver a compreensão das mudanças climáticas e seus efeitos nos sistemas ecológicos, ajudando a separar os efeitos localizados de curto tempo das mudanças de longo tempo. As formas de realizar essa divisão entre os efeitos de curto e longo tempo requerem atenção aprofundada (YOUNG et al., 2005). A prioridade é compreender os impactos das mudanças

climáticas em determinadas espécies e habitat. Um levantamento que não se destina somente a identificar interferências perigosas e concentrações de GEE que precisam ser mitigadas, mas também estabeleça diretrizes para o planejamento dos cenários rurais para a conservação da biodiversidade (YOUNG et al., 2005).

Monitoramento das Mudanças Climáticas Globais de Espécies Arbóreas em Unidades de Conservação

Sempre foram as mudanças geológicas, as flutuações climáticas e oceânicas que determinaram e modelaram a paisagem e a biosfera, ao longo de milhões de anos, até a chegada dos humanos. Os ecossistemas naturais e interações ecológicas, incluindo competição de outras plantas, podem limitar o potencial das florestas em responder aos aumentos de concentração atmosférica de CO₂ (JOLY, 2007). A dinâmica e os fatores que afetam as áreas naturais precisam ser compreendidos e estudados com detalhe, prática fundamental para identificar estratégias conservacionistas e prioridades para pesquisa. A eficácia do manejo depende da identificação dos fatores de degradação e de alternativas para minimizar o processo e recuperar qualitativamente as paisagens em que unidades de conservação estão inseridas, principalmente visando à conservação da biodiversidade e à melhoria da qualidade de vida, aumentando as preocupações no caso de fragmentos florestais (VIANA; PINHEIRO, 1998). Quando convertidas para variáveis dos impactos fisiológicos conhecidos, uma mudança de poucos graus centígrados nas temperaturas anuais médias projeta efeitos na vegetação em todos os níveis de sua organização, desde biomas até as espécies individuais. Para acomodar o aquecimento global, deve ocorrer uma redistribuição de genótipos dentro das espécies, para manter sua adaptabilidade; o fator mais decisivo não é necessariamente o volume das mudanças, mas a sua velocidade; manter o crescimento e a produtividade florestal frente ao aquecimento global vai demandar a participação da sociedade humana no processo evolucionário (REHFELDT et al., 2004). Se o ajuste das políticas e estratégias de manejo para as unidades de conservação não seguir o ritmo das mudanças climáticas, pode implicar na extinção de espécies e habitats designados com essa

função (HOSSELL et al., 2000). Os modelos são limitados pela complexidade dos processos ecológicos e pela potencial importância de efeitos e processos estocásticos, mas ainda úteis para verificar as funções da planta frente à interação com as temperaturas e quantidades de CO₂. Para melhorar seu desempenho, esses modelos precisam incluir a distribuição de espécies, levando em conta as melhorias nos meios tradicionais de análise e suas previsões, utilizando os dados para reduzir incertezas, ou desenvolver modelos híbridos, que combinem os envelopes bioclimáticos com os mecânicos e componentes correlacionados (YOUNG et al., 2005).

Identificar o estado de conservação de espécies e habitats pode ser uma ferramenta útil para indicar o sucesso das políticas de conservação. Medidas para determinar se o estado de conservação favorece a presença de determinadas espécies e a continuidade da existência de determinado habitat requerem uma série de diretrizes que permitam modificar a distribuição das populações mesmo que para locais longe daqueles inicialmente designados para sua existência, tendo em vista a resposta natural da amplitude e distribuição das espécies em função das mudanças do clima (HOSSELL et al., 2000)

A dinâmica de longo tempo das populações depende da distribuição das espécies ao longo dos ambientes, que é influenciada por um balanço entre seleção, fluxo e movimento genético. A adaptação de populações que se encontrem nas fronteiras de alcance a ambientes locais pode ser limitada pelo fluxo genético de populações dentro do centro de ocorrência e adaptadas para diferentes condições ambientais, enquanto um fluxo gênico mais restrito pode acelerar a adaptação local dessas periferias (MIMURA; AITKEN, 2004). A Figura 4 traz as áreas prioritárias para conservação no Brasil, o princípio de construção de um Corredor Ecológico e as propostas para monitoramento das mudanças climáticas em UCs:

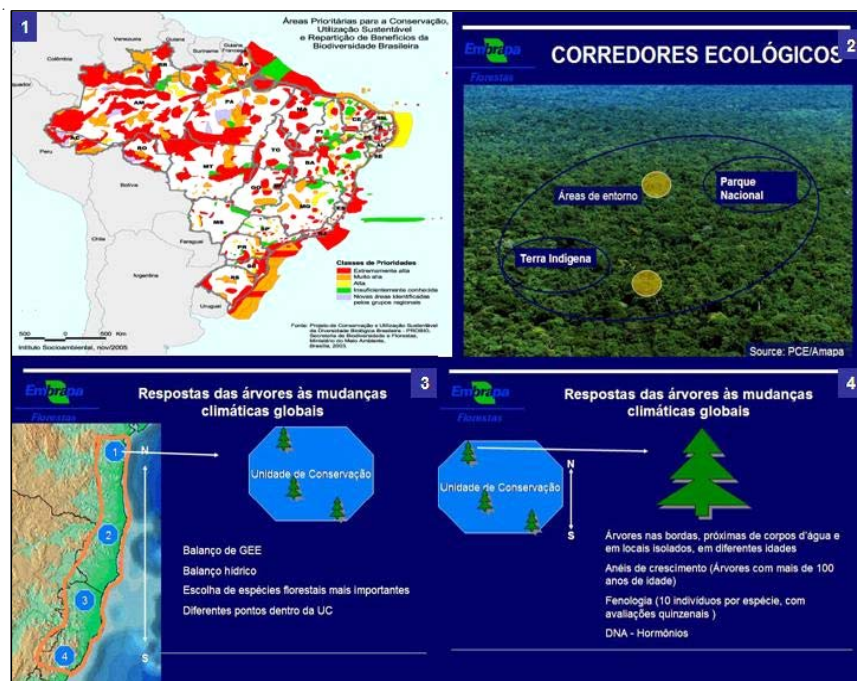


Figura 4: Áreas prioritárias para conservação, corredor ecológico e monitoramento. Áreas prioritárias para conservação da natureza no Brasil (1); o princípio para construção de um Corredor Biológico (2); Corredor Ecológico da Mata Atlântica, implementado no sentido Norte-Sul com a indicação de UCs que deveriam ser amostradas ao longo desse eixo (3); e a distribuição e dados para avaliar as espécies arbóreas dentro dessas UCs (4).

No interior das UCs, distribuídas em arranjos ao longo de um eixo imaginário no sentido Norte-Sul, por exemplo dentro dos Corredores Ecológicos, inicialmente precisam ser levantados dados amplos sobre o Balanço de GEE – bacia atmosférica e balanço hídrico- bacia hidrológica, de forma a captar as variações destes dois balanços ao longo desse eixo latitudinal. Em pesquisa com espécies florestais, devem ser realizados o estudo comparado de indivíduos do interior para as bordas, o estudo comparado de indivíduos em diferentes idades e o estudo comparado de indivíduos próximos e distantes de reservatórios de água, tendo em vista quatro variáveis principais: Anéis de crescimento; Fenologia; Fenologia; Genética.

Uma prioridade fundamental é criar uma base de dados ampla e digitalizada sobre todas as possíveis fontes de influência das mudanças climáticas e de reflexos observados dos efeitos dessas mudanças nos ambientes naturais, incluindo aqueles relacionados aos movimentos das populações de humanos (comunidades que migram em função da disponibilidade de recursos naturais). Isso ajuda a prevenir a duplicidade de pesquisas, reduzir o tempo gasto na coleta de dados e auxilia no fornecimento de informações sobre as mudanças climáticas para os tomadores de decisão e público em geral (YOUNG et al., 2005).

Ao adotar o procedimento sugerido, busca-se a padronização de metodologia para monitoramento de mudanças climáticas em espécies arbóreas de UCs; o estabelecimento das diferenças entre as respostas dos efeitos de curto e longo prazo nessas espécies arbóreas; a definição de bases conceituais para as medidas de mitigação desses efeitos; dar suporte às políticas públicas de conservação em UCs.

Referências

ARAÚJO, R. A. N.; WINTER, O. C.; PRADO, A. F. B. A. Determinação da esfera de influência via energia de 2-corpos. In: COLÓQUIO BRASILEIRO DE DINÂMICA ORBITAL, 12., 2004, Ubatuba. **Resumos**. São José dos Campos: INPE, 2004. v. 1, p. 6.

ASSAD, E. Effects of climate change in brazilian agriculture. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE MUDANÇAS AMBIENTAIS GLOBAIS, 1., 2007, Rio de Janeiro. [**Simpósio...**]. [S.l.]: International Geosphere-Biosphere Programme: INPE: Escritório Regional do International Council of Science, 2007. Apresentação em powerpoint. Slide 24.

BRASIL. Lei No 9.985, de 18 de julho de 2000. In: BAHIA. Ministério Público. **Meio ambiente, legislação**: unidades de conservação. Salvador, 2005. Disponível em: <http://www.mp.ba.gov.br/atuacao/ceama/legislacoes/ambiental/conservacao/lei_9985_00.pdf>. Acesso em: 15 maio 2007.

CHUINE, I. Impacts of climate change on populations and species distributions. In: CTIA BIENNIAL MEETING, 29., 2004, Kelowna. **Climate change & forest genetics**: abstracts CTIA invited speakers. Kelowna: Centre for Evolution and Functional Ecology, 2004. p. 4. Disponível em: <<http://www.for.gov.bc.ca/hti/ctia/abstracts%20invited%20speakers.pdf>>. Acesso em: 15 maio 2007.

DAVIS, M. B.; SHAW, R. G. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. **Science**, v. 292, n. 5517, p. 673-679, Apr. 2001.

GREEN, S. Climate-change response strategies among three co-occurring, ecologically distinct northern coniferous tree species. In: CTIA BIENNIAL MEETING, 29., 2004, Kelowna. **Climate change & forest genetics**: abstracts CTIA volunteer speakers. Kelowna: Centre for Evolution and Functional Ecology, 2004. p. 11. Disponível em: <http://www.fsl.orst.edu/wfga/index_files/CTIA2004Program.pdf>. Acesso em: 18 maio 2007.

HOSSELL, J. E.; BRIGGS, B.; HEPBURN, I. R. **Climate change and UK nature conservation**: a review of the impact of climate change on UK species and habitat conservation policy. London: Department of the Environment, Transport and the Regions Eland House, 2000. 114 p. Disponível em: <<http://www.defra.gov.uk/wildlife-countryside/climatechange/nature/index.htm>>. Acesso em: 18 maio 2007.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. Contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report. In: PARRY, M. L.; CANZIANI, O. F.; PALUTIKOF, J. P.; LINDEN, P. J. van den; HANSON, C. E. (Ed.). **Climate change 2007: summary for policymakers**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 7-22. Working Group II Report "Impacts, Adaptation and Vulnerability. Disponível em: <<http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/wg2/ar4-wg2-spm.pdf>>. Acesso em: 7 maio 2007.

JOLY, C. A. Biodiversity of the neotropical region and global change. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE MUDANÇAS AMBIENTAIS GLOBAIS, 1., 2007, Rio de Janeiro. [Simpósio...]. [S.l.]: International Geosphere-Biosphere Programme: INPE: Escritório Regional do International Council of Science, 2007. Apresentação em powerpoint. Slide 17.

MARENGO, J. A. Use of regional climate models in impact assessments and adaptations studies from continental to regional and local scales. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE MUDANÇAS AMBIENTAIS GLOBAIS, 1., 2007, Rio de Janeiro. [Simpósio...]. [S.l.]: International Geosphere-Biosphere Programme: INPE: Escritório Regional do International Council of Science, 2007. Apresentação em powerpoint. Slide 2.

MIMURA, M.; AITKEN, S. N. Selection, gene flow, and adaptation in Sitka spruce: life on the edge. In: CTIA BIENNIAL MEETING, 29., 2004, Kelowna. **Climate change & forest genetics: volunteer speakers**. Kelowna: Centre for Evolution and Functional Ecology, 2004. p. 4-20.

MOURÃO, R. F. Catástrofes climáticas no sistema solar. **Jornal da Ciência**, n. 36, maio 2007. JC e-mail 3269, de 23 de maio de 2007. Disponível em: <www.jornaldaciencia.org.br>. Acesso em: 23 maio 2007.

NORDEMANN, D. J. R.; RIGOZO, N. R.; DE FARIA, H. H. Solar activity and El Niño signals observed in Brazil and Chile tree ring records. **Advances in Space Research**, n. 35, p. 891-896, 2005.

PATTERSON, T. Cosmoclimate: a possible paradigm shift in our understanding of the primary drivers of climate change. In: ANNUAL YELLOWKNIFE GEOSCIENCE FORUM, 35., 2007, Yellowknife: **Abstracts of talks and posters**. Carleton: Northwest Territories Geoscience Office, 2007. p. 57. Compilado por: Cairns, S.; Falck, H.

REHFELDT, G.; TCHEBAKOVA, N.; PARFENOVA, E. Biome, species, and population responses to climate and to climate-change in Siberia and western North America. In: CTIA BIENNIAL MEETING, 29., 2004, Kelowna. **Climate change forest genetics: abstracts CTIA invited speakers**. Kelowna: Centre for Evolution and Functional Ecology, 2004. p. 4-5.

RIGOZO, N. R.; ECHER, E.; NORDEMANN, D. J. R.; VIEIRA, L. E. A.; PRESTES, A.; DE FARIA, H. H. O número de manchas solares, índice da atividade do sol. **Revista Brasileira de Ensino de Física**, v. 25, n. 2, p. 105, jun. 2003a.

RIGOZO, N. R.; NORDEMANN, D. J. R.; ECHER, E.; SILVA, H. E. da; ECHER, M. P. S.; PRESTES, A. Solar and climate imprint differences in tree ring width from Brazil and Chile. **Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics**, n. 69. p. 449-458, 2007a.

RIGOZO, N. R.; NORDEMANN, D. J. R.; ECHER, E.; VIEIRA, L. E. A.; ECHER, M. P. S.; PRESTES, A. Tree-ring width wavelet and spectral analysis of solar variability and climatic effects on a Chilean cypress during the last two and a half millennia. **Climate of the Past Discussions**, Amsterdam, v. 1, p. 121-135, 2005.

RIGOZO, N. R.; NORDEMANN, D. J. R.; SILVA, H. E. da; ECHER, M. P. S.; ECHER, E.; PRESTES, A. Solar and climate signal records in tree ring width from Chile (AD 1587–1994). **Planetary and Space Science**, n. 55, p. 158-164, 2007b.

RIGOZO, N. R.; VIEIRA, E. A.; ECHER, E.; NORDEMANN, D. J. R. Wavelet analysis of solar-ENSO imprints in tree ring data from Southern Brazil in the last century. **Climate Change**, n. 60. p. 329-340, 2003b.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL. Observatório Educativo Itinerante. **O Sistema solar – astronomia planetária**. Porto Alegre, 2007. Disponível em: <<http://www.pgie.ufrgs.br/portalead/oei/solar/solar.htm>>. Acesso em: 16 maio 2007.

VIANA, V. M.; PINHEIRO, L. A. F. V. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. **IPEF**, v. 12, n. 32, p. 25-42, 1998.

YOUNG, J.; PARR, T.; HEIP, C.; WATT, A. D. (Ed.). **Climate change and biodiversity conservation: knowledge needed to support development of integrated adaptation strategies**.. Londres: Centre of Ecology & Hydrology, 2005. 106 p. Report of an e-conference. Disponível em: <http://www.edinburgh.ceh.ac.uk/biota/Archive_climatechange/ClimateChangeandBiodiversityConservation.pdf>. Acesso em: 15 maio 2007.



Seção III

**Fenologia
Reprodutiva:
Polinizadores,
Sucesso
Reprodutivo e
Dispersores**



Foto: Emilio Rossi



CAPÍTULO 14

A quantificação de recursos florais e sua aplicação aos estudos de interação planta-polinizador

Silvana Buzato

A quantificação de recursos florais para estudos de interação planta-polinizador tem sido realizada através de métodos usuais empregados em estudos de fenologia de floração (NEWSTROM et al. 1994, BENCKE; MORELLATO 2002, CASTRO-DIEZ et al. 2003, EÇA-NEVES; MORELLATO 2004). Estes métodos podem ser classificados em duas categorias:

1. **Semi-quantitativo:** consiste na aplicação de uma escala, na qual a razão entre os valores desta seja conhecida e constante. Nesta categoria, dentre os métodos disponíveis, encontramos o percentual de intensidade de Fournier (1974), em que a quantidade de flores no indivíduo é avaliada segundo uma escala composta de cinco intervalos (0 = ausência de flor; 1 = presença de flor dentro de uma variação de 1 % a 25 %; 2 = presença de flor dentro de uma variação de 26 % a 50%; 3 = presença de flor dentro de uma variação de 51 % a 75 %; 4 = presença de flor dentro de uma variação de 76 % a 100 %) (WOLF et al. 1976, FIGUEIREDO; SAZIMA 1997, BUZATO et al. 2000, FREITAS; OLIVEIRA 2002);
2. **Quantitativo:** consiste na quantificação total ou parcial, feita em ramos ou inflorescências, de flores nos indivíduos (SAZIMA; SAZIMA 1999, LOPES; BUZATO 2005, LIMA; VIEIRA 2006).

A partir de tais métodos, podemos descrever os padrões de floração por eventos tais como o momento de ocorrência, a duração e a frequência de produção de flores, obtendo informações sobre a disponibilidade de recursos para os visitantes florais. Embora a escolha do método e o número de indivíduos a serem amostrados dependam dos objetivos do estudo, é importante estar ciente das limitações contidas em cada método quanto à avaliação da produção de flores. Apesar dos dois métodos permitirem avaliar a intensidade do evento, no método semi-quantitativo, a magnitude exata das diferenças na produção de flores entre indivíduos contidos em diferentes intervalos não pode ser determinada (EÇA-NEVES; MORELLATO 2004). Além disto, há dificuldades para estabelecer equivalências quanto à produção de flores mesmo para indivíduos classificados em um dado intervalo (p. e . dentro da variação de 1 % a 25 %). Geralmente, os valores absolutos dos números de flores por indivíduo variam em função do tamanho do indivíduo, sendo aconselhável que a estimativa da produção de flores por indivíduo seja corrigida por valores de altura ou diâmetro dos indivíduos (HERRERÍAS-DIEGO et al. 2006, LOPES; BUZATO 2007).

Considerando que a floração é o evento que estabelece o vínculo entre as estratégias reprodutivas das espécies vegetais e o comportamento dos visitantes florais, a variação na produção de flores possui importância ecológica e evolutiva. Em escalas ecológicas, flores são recursos alimentares importantes para diversos organismos (FLEMING 1992, BUZATO et al. 2000), bem como propiciam a ocorrência de mecanismos de isolamento reprodutivo e especiação em escalas evolutivas (SCHEMSKE; BRADSHAW 1999). Neste contexto, o registro da floração deixa de ser um objetivo *per se* e passa a ser o mediador da dinâmica de interações inter-específicas, tais como os de herbivoria floral e polinização (STRAUSS 1997, McCALL; IRWIN 2006). Embora o método semi-quantitativo apresente vantagens quanto à eficiência de amostragem (= número de registros/tempo), o método quantitativo é indispensável para estabelecer as relações entre disponibilidade de recursos florais e comportamento de visitantes florais.

Estudos indicam que o comportamento de forrageio de visitantes florais pode ser influenciado pela heterogeneidade ambiental na produção de flores. O momento, duração e intensidade de florada determinam as distâncias que os polinizadores terão que percorrer para obter alimento, influenciando a migração destes ao longo de gradientes temporais de recursos (AKER 1982, TSCHAPKA 2004). Em escalas espaciais menores, vários estudos demonstram que os visitantes florais permanecem mais tempo e visitam mais flores em áreas com maior densidade floral, porém visitando uma menor proporção de flores (KLINKHAMER; DE JONG 1990, KUNIN 1997, GOULSON 2000). Estes resultados indicam a ocorrência de efeitos da densidade floral sobre as taxas de visita e constância dos visitantes florais, com conseqüências para a polinização e sucesso reprodutivo das espécies vegetais (FEINSINGER et al. 1991, AGREN 1996, GUNTON; KUNIN 2007).

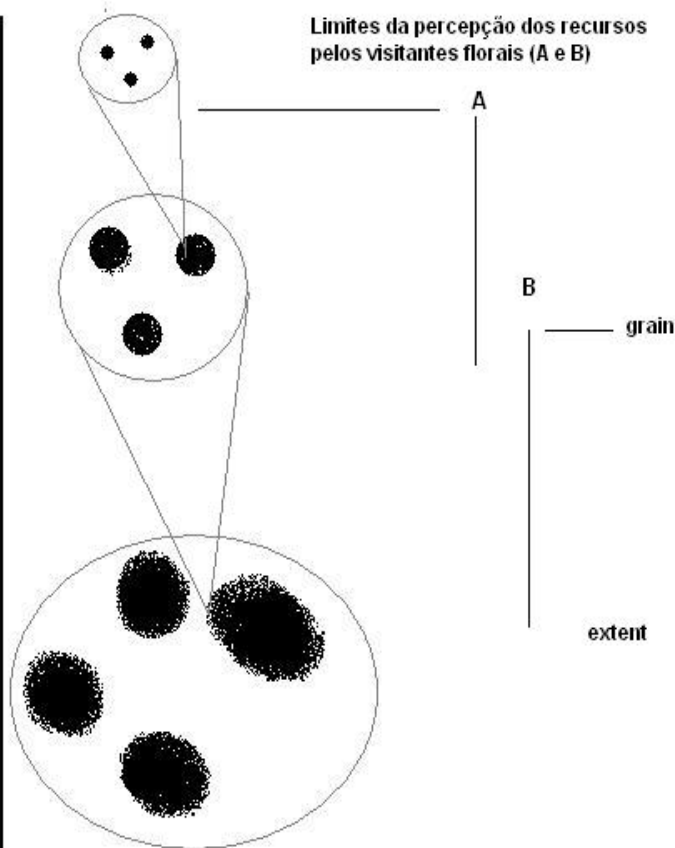
Convencionalmente, a densidade floral tem sido considerada uma propriedade populacional. No entanto, este valor médio do número de flores por unidade de área ignora a estrutura espacial, atributo importante para a caracterização da disponibilidade de recursos florais e que influencia o resultado da interação planta-polinizador (KUNIN 1997). De um modo geral, o número de flores apresenta distribuição espacial heterogênea, em manchas ou "patches" (BRONSTEIN 1995, ALMEIDA-NETO; LEWINSOHN 2004). Sob esta condição, diferentes indivíduos vivem em diferentes densidades locais e, para um dado indivíduo, diferentes valores de densidade podem ser obtidos considerando diferentes extensões espaciais (KUNIN 1997, MAYOR; SCHAEFER 2005, GUNTON; KUNIN 2007). Isto caracteriza uma perspectiva de estudo para a interação planta-polinizador que tenha como base o indivíduo e ao mesmo tempo contemple no delineamento múltiplas escalas. Através desta perspectiva de estudo, seria possível relacionar o resultado da interação do indivíduo focal ao número de indivíduos que este possui em sua vizinhança dentro de distâncias específicas (FEINSINGER et al. 1991, MITCHELL et al. 2004, LEISS; KLINKHAMER 2005, GUNTON; KUNIN, 2007).

Dentro deste contexto, um elemento chave no delineamento do estudo é a definição das distâncias específicas para a amostragem das múltiplas escalas, uma vez que estudos que não consideram escalas apropriadas podem não detectar efeitos de densidade (HEADS; LAWTON 1983, RAY; HASTINGS 1996). A definição das distâncias específicas para avaliar recursos florais deveria ser definida pela percepção dos visitantes florais quanto suas habilidades em distinguir diferenças na distribuição dos recursos florais (KOTLIAR; WIENS 1990, FEINSINGER 2001). A percepção da variação de recursos pelos visitantes florais é determinada por atributos morfofisiológicos e comportamentais das espécies (FEINSINGER & COLWELL 1978). Alguns visitantes florais podem ser capazes de reconhecer a variação na produção de recursos entre flores de um mesmo indivíduo, ao passo que outros reconhecem a variação somente em outros níveis espaciais e que se dá por diferenças na produção de recursos florais entre agrupamento maiores de plantas (THOMPSON 2001, LEISS; KLINKHAMER 2005).

Apesar de ainda pouco explorado na prática, uma perspectiva promissora para abordar a heterogeneidade em diversas escalas é fornecida pelo modelo hierárquico proposto por KOTLIAR; WIENS (1990). Segundo este modelo, a mancha de recursos florais em uma dada escala possui a estrutura interna definida pela distribuição do recurso floral em escalas menores. Adicionalmente, o mosaico que contém várias manchas de recursos florais possui a estrutura determinada pela distribuição deste recurso em escalas maiores. A menor escala espacial de resposta do organismo à variação de recursos florais define o ponto ou "grain". Por outro lado, a maior escala espacial na qual o organismo responde à variação na distribuição de recursos é a extensão ou "extent" (Figura 1). Estes dois extremos da escala determinam os limites naturais do modelo hierárquico, sendo o limite inferior determinado pelas habilidades fisiológicas do organismo e o superior pela sua área de vida. Visto que a resposta do organismo à heterogeneidade de recursos florais não se restringe a estes dois níveis, a estrutura hierárquica possibilita desvendar as respostas dos organismos à distribuição de recursos, transitando pelas inúmeras escalas.

ESCALA

0,1



Limites da percepção dos recursos
pelos visitantes florais (A e B)

A

B

grain

extent

100

ESTRUTURA DO MOSAICO

Figura 1. Representação do modelo hierárquico para análise da estrutura em mosaico da distribuição de recursos florais em várias escalas. Cada ponto representa uma flor ou inflorescências nas menores escalas, e agrupamentos de plantas nas maiores escalas. Duas espécies de visitantes florais (A e B) e seus limites de percepção da variação do recurso floral estão também indicados. Modificado de Kotliar e Wiens (1990).

Como exemplo da aplicação deste modelo aos estudos de interação planta-polinizador, a flor poderia representar a menor escala espacial a qual o indivíduo de uma dada espécie nectarívora responde, constituindo o primeiro nível hierárquico do modelo. Neste caso, a flor seria definida como ponto ou “grain” e o indivíduo perceberia a variação na produção de néctar entre flores, mas não a variação na produção de néctar dentro de uma mesma flor. O segundo nível hierárquico seria composto por agrupamentos do nível anterior, ou seja, pela inflorescência. A variação na produção de néctar entre flores de uma inflorescência caracterizaria a heterogeneidade espacial dentro deste nível. Seguindo esta linha de raciocínio, o terceiro nível hierárquico conteria os dois níveis anteriores, sendo caracterizado pela variação existente dentro de cada nível e entre o primeiro e o segundo nível hierárquico (KOTLIAR; WIENS 1990). A estrutura hierárquica não pode ser constituída por menos de três níveis, não havendo limites para níveis adicionais a estes.

Além da sua posição dentro da estrutura hierárquica, a mancha de recursos florais deve ser caracterizada quanto à heterogeneidade em dois componentes: contraste e agregação. O contraste é definido pela magnitude da diferença dentro ou entre os níveis, e a agregação pela distribuição espacial dos níveis. Por exemplo, para a interação planta-polinizador, quanto maior a diferença entre as flores, maior seria o contraste e a heterogeneidade dentro da inflorescência. Caso não haja diferenças entre as flores, a maior heterogeneidade ocorrerá entre as manchas de recurso do nível hierárquico seguinte, ou seja, entre inflorescências. O arranjo espacial das flores dentro da inflorescência determinará a agregação (KOTLIAR; WIENS 1990).

Um dos grandes desafios na área de ecologia é o de compreender como a macro-estrutura é determinada por comportamentos individuais (REAL, 1983). Apesar de representar um grande esforço de amostragem no campo, o modelo descrito por KOTLIAR; WIENS (1990) apresenta um possível caminho para estabelecer tal relação. A caracterização da distribuição do recurso floral poderia ser iniciada pela quantificação de sua produção por flor (p.e. microlitros de néctar.flor⁻¹.hora⁻¹). A magnitude da

diferença entre flores, inflorescências e indivíduos na produção deste recurso definiria o contraste entre estes níveis, sendo a agregação caracterizada pela distribuição espacial por unidade de área. Adicionalmente, a observação do deslocamento dos visitantes florais e a quantificação das frequências de visita perante a produção de recursos forneceriam as informações necessárias para a interpretação da heterogeneidade espacial de recursos florais em múltiplas escalas, segundo a percepção do visitante floral.

Apesar da importância da quantificação de recursos florais perante a distribuição espacial para o resultado da interação planta-polinizador, ainda são raros os estudos que trabalham sob esta perspectiva (KUNIN 1997, GUNTON; KUNIN, 2007). Além disto, cabe ressaltar que apesar do número de flores produzido por indivíduo ser usada como o menor nível hierárquico na maioria dos estudos, a flor representa o reservatório do que de fato seria o recurso utilizado pelos visitantes: néctar, pólen, óleo, etc. (SIMPSON; NEFF 1983). Exceto para o néctar (ZIMMERMAN 1988, RATHCKE 1992, LEISS; KLINKHAMER 2005), estes recursos possuem a dinâmica de produção ainda pouco explorada, podendo esta ter conseqüências para a definição do “grain” e “extent” segundo a percepção das diferenças na produção de recursos pelos visitantes florais.

Apesar da quantificação de recursos florais aplicada aos estudos de interação planta-polinizador depender dos sistemas estudados, seja no que diz respeito as espécies vegetais ou visitantes florais, bem como das perguntas a serem respondidas, seria aconselhável que estudos futuros investissem na dinâmica da produção de recursos florais *per se*, estabelecendo sua relação com a produção de flores e a percepção dos visitantes florais quanto às diferenças na distribuição espaço-temporal.

Agradecimentos

Aos meus colaboradores, alunos do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pelo desafio e oportunidade de repensar os estudos de interação planta-polinizador ao longo destes anos. A Sylene Del Carlo pela revisão deste manuscrito.

Referências¹

- AGREN, J. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. **Ecology**, v. 77, p. 1779-1790, 1996.
- AKER, C. L. Spatial and temporal dispersion patterns of pollinators and their relationship to the flowering strategy of *Yucca whipplei*. **Oecologia**, v. 54, p. 243-252, 1982.
- ALMEIDA-NETO, M.; LEWINSOHN, T. M. Small-scale spatial autocorrelation and the interpretation of relationships between phenological parameters. **Journal Vegetation Science**, v. 15, p. 561-568, 2004.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 269-275, 2002.
- BRONSTEIN, J. L. **The plant-pollinator landscape**. In: Mosaic landscapes and ecological processes (L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam, eds.). Chapman & Hall, London, p. 256-288, 1995.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, v. 32, p. 824-841, 2000.
- CASTRO-DIEZ, P.; MILLA-GUTIERREZ, R.; MONTSERRAT-MARTI, G. Comparison of methods to study plant phenological patterns. The case of *Halimium atriplicifolium* (Cistaceae). **Phyton**, v. 43, p. 59-78, 2003.
- EÇA-NEVES, F. F.; MORELLATO, L. P. C. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. **Acta Botânica Brasílica**, v. 18, p. 99-108, 2004.
- FEINSINGER, P. **Designing field studies for biodiversity conservation**. Island Press, Washington. 2001.
- FEINSINGER, P.; COLWELL, R. K. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, v. 18, p. 779-795, 1978.
- FEINSINGER, P.; TIEBOUT, H. M. III; YOUNG, B. E. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. **Ecology**, v. 72, p. 1953-1963, 1991.
- FIGUEIREDO, R. A. de; SAZIMA, M. Phenology and pollination ecology of three Brazilian fig species. **Botanica Acta**, v. 110, p. 73-78, 1997.

¹ As Referências são de responsabilidade do autor

- FLEMING, T. H. **How do fruit- and néctar-feeding birds and mammals track their food resources.** In: Effects of resource distribution on animal-plant interactions (M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price eds.). Academic Press, San Diego, Califórnia, p. 355-391, 1992.
- FOURNIER, L. A. Un método quantitativo para la medición de características fenológicas en arboles. **Turrialba**, v. 24, p. 422-423, 1974.
- FREITAS, C. V.; OLIVEIRA, P. E. Biologia reprodutiva de *Copaifera langsdorfii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 311-321, 2002.
- GOULSON, D. Why do pollinators visit proportionally fewer flowers in large patches? **Oikos**, v. 91, p. 485-492, 2000.
- GUNTON, R. M.; KUNIN, W. E. Density effects at multiple scales in an experimental plant population. **Journal of Ecology**, v. 95, p. 435-445, 2007.
- HEADS, P. A.; LAWTON, J. H. Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. **Oikos**, v. 40, p. 267-276, 1983.
- HERRERÍAS-DIEGO, Y., QUESADA, M., STONER, K.E. & LOBO, J.A. 2006. Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology* 20: 1111-1120.
- KLINKHAMER, P. G. L.; DE JONG, T. L. Effects of plant density and sex differential reward visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). **Oikos**, v. 57, p. 399-405, 1990.
- KOTLIAR, N. B.; WIENS, J. A. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. **Oikos**, v. 59, p. 253-260, 1990.
- KUNIN, W. E. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. **Journal of Ecology**, v. 85, p. 225-234, 1997.
- LEISS, K. A.; KLINKHAMER, P. G. L. Spatial distribution of néctar production in a natural *Echium vulgare* population: implications for pollinator behaviour. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, p. 317-324, 2005.
- LIMA, N. A. S.; VIEIRA, M. F. Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de *Ruellia* (Acanthaceae) em fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, p. 681-687, 2006.

LOPES, L. E.; BUZATO, S. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 785-795, 2005.

LOPES, L. E.; BUZATO, S. Variation in pollinator assemblages in a fragmented landscape and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). **Oecologia**, v. 153, 2007. (no prelo)

McCALL, A. C.; IRWIN, R. E. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology Letters**, v. 9, p. 1351-1365, 2006.

MAYOR, S.; SCHAEFER, J. The many faces of population density. **Oecologia**, v. 145, p. 275-280, 2005.

MITCHELL, R. J.; KARRON, J. D.; HOLMQUIST, K. G.; BELL, J. M. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. **Functional Ecology**, v. 18, p. 116-124, 2004.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology base don flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, p. 141-159, 1994.

RAY, C.; HASTINGS, A. Density dependence: are we searching at the wrong spatial scale? **Journal of Animal Ecology**, v. 65, p. 556-566, 1996.

RATHCKE, B. J. **Néctar distribution, pollinator behavior, and plant reproductive success**. In: Effects of resource distribution on animal-plant interactions (M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price eds.). Academic Press, San Diego, Califórnia, p. 113-138, 1992.

REAL, L. **Microbehavior and macrostructure in pollinator-plant interactions**. In: Pollination biology (L. Real, ed.). Academic Press, Orlando, Florida, p. 287-304, 1983.

SAZIMA, M.; SAZIMA, I. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, p. 47-51, 1999.

SCHEMSKE, D. W.; BRADSHAW JR., H. D. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). **Proceedings of National Academic Sciences**, v. 96, p. 11910-11915, 1999.

SIMPSON, B. B.; NEFF, J. L. **Evolution and diversity of floral rewards**. In: **Handbook of experimental pollination biology** (C.E. Jones & R.J. Little, eds.). Van Nostrand Reinhold Company, New York, p. 142-159, 1983.

STRAUSS, S.Y. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. **Ecology**, v. 78, p. 1640-1645, 1997.

TSCHAPKA, M. Energy density patterns of néctar resources permit coexistence within a guild of neotropical flower-visiting bats. **Journal of Zoology**, v. 263, p. 7-21, 2004.

THOMPSON, J. D. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system. **Oecologia**, v. 126, p. 386-394, 2001.

WOLF, L. L., STILES, F. G., HAINSWORTH, F. R. Ecological organization of tropical highland hummingbird community. **Journal Animal Ecology**, v. 32, p. 349-379, 1976.

ZIMMERMAN, M. Néctar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: Plant reproductive ecology – patterns and strategies (J.L. Doust & L.L. Doust, eds.). Oxford University Press, London, p. 157-178, 1988.



CAPÍTULO 15

Abelhas silvestres de áreas restritas: abundância relativa, fenologia e padrões espaço-temporais

*Maria Christina de Almeida
Sebastião Laroça*

As abelhas (Insecta, Hymenoptera, Apoidea, Anthophila) são importantes polinizadores tanto das espécies da vegetação natural quanto daquelas de interesse agrônômico ou florestal. Nos trópicos e subtropicais, muitas das espécies de árvores das florestas são polinizadas pelos insetos, especialmente pelas abelhas, que desempenham um papel fundamental na polinização das espécies tanto com distribuição agrupada ou esparsa. Frankie et al. (1990) resumiram os estudos mais expressivos sobre polinização das florestas tropicais. A maioria das espécies de plantas alógamas necessita das abelhas para que ocorra a polinização e, conseqüentemente, a fecundação para produzirem frutos. Quando as abelhas não estão presentes para efetuar a polinização, ocorre a auto-polinização, acarretando então uma depressão de variabilidade por *inbreeding*. Muitas espécies de abelhas são especialistas quanto à coleta de pólen; mesmo entre as generalistas, diferentes espécies de abelhas podem ter uma forte preferência por um certo conjunto de espécies vegetais.

A importância das abelhas silvestres como agentes polinizadores depende de vários fatores, como a morfologia, ciclos de vida, comportamento e estratégias de forrageamento, fenologia, dentre outros. Estes insetos podem ser agrupados, quanto ao comprimento da glossa, em dois conjuntos não formais, as “abelhas de língua curta” e “abelhas de língua longa”, que na região neotropical estão representadas, as primeiras pelas famílias

Colletidae, Andrenidae e Halictidae; e as segundas pelas famílias Megachilidae e Apidae [compreendendo os Apidae não corbiculados (antiga família Anthophoridae), e os Apidae corbiculados (antiga família Apidae)] (ROIG-ALSINA; MICHENER, 1993) em função do papel que cada grupo representa quanto às espécies de plantas visitadas e às estratégias de coleta de pólen e néctar (Tabela 1).

Os estudos de ecologia de comunidades de abelhas silvestres, com caráter quantitativo, iniciaram-se com S. Laroca e S. F. Sakagami, em 1962, em que foram estabelecidos uma metodologia padronizada de amostragem e análise dos dados (SAKAGAMI et al., 1967), para que os estudos realizados possam ser comparados, a fim de se verificar se há, ou não, padrões de abundância relativa, diversidade, composição de fauna, entre outros aspectos, entre os diferentes biótopos, formações vegetacionais, as feições geomorfológicas e divisões geográficas do Estado do Paraná. A partir de então, 19 estudos foram realizados empregando-se o mesmo método amostral e de análise de dados, permitindo comparações de padrões de distribuição espaço-temporais em áreas restritas. Apesar das limitações do método proposto, cerca de 70 % a 90 % das espécies, com distribuição nas áreas amostradas, são coletadas, proporcionando o conhecimento da composição e estrutura das melissocenoses nas diversas áreas, permitindo comparações quantitativas entre as mesmas. No período de 1962 à 2001, foram realizados 19 levantamentos melissocenóticos, em diferentes áreas restritas no Estado do Paraná, abrangendo biótopos urbanos, campo limpo, campo sujo, capoeiras, Floresta de Araucária, Mata Atlântica, insulares (Ilha do Mel e Ilha das Cobras), nos distintos domínios geográficos e formações geológicas do estado.

Tabela 1. Famílias de abelhas silvestres neotropicais (Insecta, Hymenoptera, Apoidea, Anthophila).

Família	Subfamília	Tribo	Gêneros/ Subgêneros	# Spp. conhecidas
Colletidae		Paracolletini	33	113
Colletidae		Colletini	6	118
Colletidae	Diphaglossinae	Caupolicanini	7	96
Colletidae	Diphaglossinae	Diphaglossini	3	5
Colletidae	Diphaglossinae	Dissoglottini	5	11
Colletidae	Hylaeinae		1 / 8	111
Colletidae	Xeromelissinae		5 / 7	75
Andrenidae	Alocandreninae		1	1
Andrenidae	Andreninae		2	3
Andrenidae	Panurginae	Protandrenini	11 / 12	200
Andrenidae	Panurginae	Panurgini	1	1
Andrenidae	Panurginae	Protomeliturgini	1	1
Andrenidae	Panurginae	Calliopsini	5 / 7	61
Andrenidae	Oxaeinae	<i>Oxaea Protoxaea</i>	2 / 3	19
Halictidae	Rhophitinae		4 / 2	15
Halictidae	Halictinae	Halictini	14 / 10	650
Halictidae	Halictinae	Augochlorini	30 / 17	500
Megachilidae	Fideliinae	Fideliini	1 / 1	2
Megachilidae	Megachilinae	Lithurgini	3 / 1	20
Megachilidae	Megachilinae	Anthidiini	32	200
Megachilidae	Megachilinae	Megachilini <i>Coelioxys</i> (parasitas)	1 / 10	131
Megachilidae	Megachilinae	Megachilini <i>Megachile s.l.</i>	6 / 35	Acima de 200

Número estimado de espécies conhecidas

Apidae* = não corbiculados (= Anthophoridae) / Apidae** corbiculados, sociais exceto Euglossini

Tabela 01 continua na próxima página

Tabela 1. Famílias de abelhas silvestres neotropicais (Insecta, Hymenoptera, Apoidea, Anthophila).

Família	Subfamília	Tribo	Gêneros/ Subgêneros	# Spp. conhecidas
Apidae *	Xylocopinae	Manuelini	1	3
Apidae *	Xylocopinae	Xylocopini <i>Xylocopa</i>	1 / 11	53
Apidae *	Xylocopinae	Ceratinini	1 / 5	90
Apidae *	Nomadinae	Brachynomadini	3 / 3	13
Apidae *	Nomadinae	Nomadini <i>Nomada</i> grupo spp.	1	?
Apidae *	Nomadinae	Epeolini	6 / 4	70
Apidae *	Nomadinae	Caenoprosopidini	2	2
Apidae *	Apinae	Rhathymini	2	10
Apidae *	Apinae	Ericrocidini	8	50
Apidae *	Apinae	Centridini <i>Centris</i> <i>Epicharis</i>	2 / 27	180
Apidae *	Apinae	Eucerini	21 / 21	180
Apidae *	Apinae	Emphorini	9 / 2	80
Apidae *	Apinae	Tetrapedini	2	15
Apidae *	Apinae	Tapinotaspidini	8 / 7	80
Apidae *	Apinae	Exomalopsini	4 / 6	100
Apidae *	Apinae	Isepeolini	2	21
Apidae *	Apinae	Osirini	4 / 2	40
Apidae **		Euglossini abelhas das orquídeas	6 / 7	200
Apidae **		Bombini <i>Bombus</i>	1 / 4	20/6 spp. Brasil
Apidae **		Meliponini abelhas sem ferrão	29 / 8	300

Número estimado de espécies conhecidas

Apidae* = não corbiculados (= Anthophoridae) / Apidae** corbiculados, sociais exceto Euglossini

O método de amostragem consiste em dividir a área a ser estudada, em pelo menos quatro quadrantes, a serem percorridos, a cada dia de coleta, durante quatro horas, de forma alternada. As amostragens compreendem no mínimo 12 meses de coleta e na maioria das vezes, 13 a 14 meses; as capturas ocorrem a intervalos de 10 a 15 dias, com pelo menos dois períodos de coletas mensais. A área de estudo é percorrida intercalando-se os quadrantes delimitados e alternando-se o horário (manhã/tarde) de início da coleta. No início e término de cada hora de coleta, são anotadas as condições ambientais: temperatura e umidade relativa do ar, velocidade e direção do vento, insolação e nebulosidade, através de observação direta do céu (LAROCA, 1995), dados meteorológicos que são correlacionados com as atividades do conjunto de espécies coletadas. Capturam-se todas as abelhas silvestres em atividades nas flores (coletando néctar e/ou pólen) ou em outras estruturas das plantas (coletando diversos materiais vegetais), ou em vôo, individualmente, sem escolha prévia dos indivíduos, no período compreendido entre 8h e 15h30h, que é o período de vôo de mais de 90 % das espécies (períodos mais extensos, das 7h às 17h30, também foram testados em todos os levantamentos), usando rede entomológica (aro com 35 cm de diâmetro, cabo com 150 cm de comprimento, e cone de tecido com 80 cm de altura), com o esforço de coleta representado por um coletor. Os exemplares capturados são mortos em frascos letais com cianeto de potássio e são separados por quadrante amostrado, por cada hora de coleta e por espécie de planta na qual foi capturado. Cada exemplar recebe uma etiqueta de procedência e etiquetas adicionais com os dados da área/quadrante de origem, hora de coleta, código da planta visitada, sexo e casta. *Apis mellifera* Linnaeus, espécie exótica, nunca é coletada para não haver prejuízo na eficiência de coleta das espécies silvestres. Amostras das plantas visitadas pelas abelhas são coletadas, exsiccadas e identificadas por especialistas.

O método apresenta algumas distorções (SAKAGAMI et al., 1967), dentre as quais cabe salientar o horário fixo das capturas, portanto excluindo as espécies em atividade até as 9h e/ou após as 16h há a influência no tamanho da população através

da remoção dos indivíduos coletados; a impossibilidade de coletas em árvores muito altas, limitadas pelo tamanho do coletor e do alcance da rede entomológica (cabo com 150 cm de comprimento); há diferenças individuais entre os coletores, podendo refletir como diferentes esforços de coleta; há uma maior facilidade de coleta de espécies de abelhas maiores, portanto mais visíveis, abelhas de vôo mais lento, em oposição às abelhas menores ou mesmo muito pequenas, e aquelas com vôos muito rápidos; maior ou menor facilidade de coleta dos indivíduos dependendo de suas características como tamanho, cor, padrão de vôo, estratégias de coleta nas flores etc; a adoção da estratégia de captura individual ao invés de coleta através de movimentos de vai e vem, sem escolha prévia, ao acaso, com a técnica de "varredura" sobre um aglomerado de flores de uma mesma espécie de planta.

Apesar das limitações do método, o mesmo têm demonstrado ser eficiente para uma amostragem razoável, que objetiva o estudo da estrutura das melissocenoses nas áreas de estudo, permitindo a comparação entre as áreas onde as faunas de abelhas silvestres têm sido analisadas de forma comparativa, isto é, em Alexandra (LAROCA, 1972; SCHWARTZ-FILHO; LAROCA, 1999), Morretes (BARBOLA, 2000), Ilha das Cobras (SCHWARTZ-FILHO; LAROCA, 1999), Ilha do Mel (ZANELLA, 1991; ZANELLA et al., 1998); São José dos Pinhais (SAKAGAMI et al., 1967; BORTOLI; LAROCA, 1990); Curitiba (LAROCA, et al., 1982; CURE, 1983; BORTOLI; LAROCA, 1990; TAURA; LAROCA, 1991, 2001, 2004); Lapa (BARBOLA; LAROCA, 1993; BARBOLA et al., 2000), Jaguariaíva (LAROCA; ALMEIDA, 1994; ALMEIDA, 2003); Guarapuava (BORTOLI; LAROCA, 1997; BAZÍLIO, 1997) e Pato Branco (JAMHOUR; LAROCA, 2004).

No Primeiro Planalto Paranaense (Região Metropolitana de Curitiba), foram realizados dois levantamentos em São José dos Pinhais (SJP) (Aeroporto Afonso Pena, 25° 31' 39" S 49° - 10' 23" W), em 1962/1963 (SAKAGAMI et al., 1967), e o segundo em 1981/1982 (BORTOLI; LAROCA, 1990). No Município de Curitiba, foram realizados cinco levantamentos, em três locais distintos: 1- na localidade de Boa Vista (BV), em 1963/1964 (LAROCA, 1972; BORTOLI; LAROCA, 1990); 2- no Passeio

Público (PP), três levantamentos, em 1975 (LAROCA et al., 1982), o segundo em 1986/1987, e o terceiro em 1992/1993 (TAURA; LAROCA, 1991, 2001 e 2004); e 3- no Parque da Cidade (PC), em 1981/1982 (CURE, 1983).

Na planície litorânea foram realizados dois levantamentos em áreas restritas da Mata Atlântica; em Alexandra (ALX), entre 1969/1970 (LAROCA, 1972; SCHWARTZ-FILHO; LAROCA, 1999), e em Morretes (MO) (25° 30" S 48° 49" W), entre 1995/1996 (BARBOLA, 2000). Em biótopos insulares foram amostradas as melissofaunas das Ilhas do Mel (1988) e das Cobras (1986/1987) (ZANELLA, 1991; ZANELLA et al., 1998; SCHWARTZ-FILHO; LAROCA, 1999).

No Segundo Planalto Paranaense, foi realizado um levantamento na Floresta Estadual Passa Dois (25° 44" – 25° 46" S e 49° 47" – 49° 48" W), Lapa (LAP), entre 1990/1991 (BARBOLA; LAROCA, 1993); em Jaguariaíva (24° 18' 00" S e 49° 49' 21" W), no "Parque Estadual do Cerrado" (PQ) em dois períodos distintos, entre 1986/1987, e entre 1998/2000; na área onde atualmente encontra-se o Distrito Industrial (DI), entre 1986/1987; e na Fazenda Cachoeira (FC), entre 1999/2001 (LAROCA; ALMEIDA, 1994; ALMEIDA, 2003).

No Terceiro Planalto Paranaense, foram realizados três levantamentos; um em Pato Branco (26°14'S e 52°41'W), entre 1995/1997 (JAMHOUR; LAROCA, 2004); e dois levantamentos em Guarapuava (23°23'36"S e 51°27'19"W), entre 1989/1990 (BORTOLI; LAROCA, 1997); um segundo levantamento, entre 1993/1994 (BAZÍLIO, 1997).

Na mesma perspectiva, estudos foram estendidos ao Estado de Santa Catarina, no domínio de *Floresta úmida montana baixa subtropical*, onde foram realizados dois levantamentos, um em Lages (50°19'30"W - 27° 48'57"S), na Chapada "Vacaria-Lages-São Joaquim", com uma vegetação de "campo limpo" e "campo sujo" com ocorrências de capões e matas ciliares, entre 1981/1982 (SBALQUEIRO-ORTOLAN; LAROCA, 1996); o segundo em Caçador (51°00'50"W - 26°46'33"S), em área com vegetação nativa da Floresta de Araucária, entre 1981/1982 (ORTH, 1983).

Nos levantamentos efetuados no Estado do Paraná, com os dados sumarizados no Quadro 2, os limites da abundância relativa (em porcentagem) das espécies predominantes, são aquelas cujo limite de confiança inferior for maior que o limite de confiança superior para $K = 0$ (espécies ausentes) e que foram calculados pelo método de Kato et al. (1952) onde: Limite Superior = $[(n_1 \cdot f_o) / (n_2 + n_1 \cdot f_o)] \cdot 100$, $\{n_1 = 2(K + 1) \text{ e } n_2 = 2(N - K + 1)\}$, Limite Inferior = $[1 - (n_1 \cdot f_o) / (n_2 + n_1 \cdot f_o)] \cdot 100$, $\{n_1 = 2(N - K + 1) \text{ e } n_2 = 2(K + 1)\}$, onde N = número total de indivíduos capturados, K = número de indivíduos de cada grupo, f_o = obtido da tabela para valores críticos de F , nível de significância de 5 % nos graus de liberdade n_1 e n_2 .

O índice de diversidade foi calculado pelo método de Shannon-Wiener (KREBS, 2001; LAROCA, 1995), Shannon-Wiener $H' = - \sum p_i \cdot \log_2 p_i$ onde $p_i = f_i / N$, f_i = frequência da espécie i , N = número total da amostra. Índice de equabilidade E (diversidade relativa), $E = H' / H'_{\max}$, onde H' = índice de diversidade de Shannon-Wiener, $H'_{\max} = \log_2 S$ e S = número de espécies. A rarefação não foi considerada porque seu resultado não difere, estatisticamente ($p \leq 0,05$), em relação aos dados obtidos pela fórmula acima.

A estimativa do número total de espécies, para complementação da abordagem sobre diversidade, foi calculada utilizando-se as frequências dos indivíduos (agrupados em oitavas) das várias espécies que foram coletadas, e os dados ajustados à log normal truncada (PRESTON, 1948, 1962a, 1962b, 1980; cf. LAROCA, 1995), $S_{(R)} = S_o \cdot e^{- (a \cdot R)^2}$, onde $a^2 = 1 / (2 \cdot S)^2$, $\{S_o = Q / t \cdot 2 \cdot p \cdot S\}$, $\{S = S_o \cdot t \cdot p / a\}$, $S_{(R)}$ = número de espécies por oitava (R), S_o = moda, e = base dos logaritmos naturais (2,71828), a = constante estimada [$a^2 = 1 / (2 \cdot S)^2$], S = desvio padrão, Q = número de espécies, R = número da oitava a partir da moda, S = número estimado do total de espécies.

Ao ser analisada a fauna amostrada, nos 19 levantamentos realizados no Estado do Paraná, pode-se compará-los, em ordem decrescente do número de espécies (entre parênteses) em cada família onde obteve-se os seguintes arranjos:

1. Para o Primeiro Planalto, os Halictidae (HA) são os mais abundantes, seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT), os Megachilidae (MG) na terceira posição [exceto para o Passeio Público, onde os Apidae corbiculado (AP) ocupam essa posição], seguidos pelos Andrenidae (AD) [exceto por Boa Vista e Passeio Público, com Colletidae (CO)], e na quarta, quinta e sexta posições, alternam-se Andrenidae (AD), Colletidae (CO) e Apidae corbiculados (AP); no Passeio Público, no segundo levantamento, os Megachilidae (MG) já encontravam-se ausentes, e no terceiro levantamento, os Andrenidae (AD) também encontravam-se ausentes.

SJP (1962/63 – 189 spp.) HA (88) > AT (49) > MG (19) > AD (17) > CO (10) > AP (6)

SJP (1981/82 – 167 spp.) HA (79) > AT (31) > MG (26) > AD (20) > CO (7) > AP (4)

BV (1963/64 – 161 spp.) HA (55) > AT (38) > MG (35) > CO (13) > AD (10) = AP (10)

PP (1975 – 74 spp.) HA (45) > AT (13) > AP (6) > CO (4) > AD (3) = MG (3)

PP (1986/87 – 70 spp.) HA (47) > AT (12) > AP (7) > CO (2) = AD (2) – MG ausente

PP (1992/93 – 49 spp.) HA (32) > AT (9) > AP (7) > CO (1) – AD e MG ausentes

PC (1981/82 – 123 spp.) HA (52) > AT (28) > MG (20) > AD (17) > CO (4) > AP (2)

2. Para a planície litorânea, os Halictidae (HA) foram os mais abundantes em Morretes, Ilha das Cobras e Ilha do Mel, enquanto que em Alexandra ocupam a terceira posição; seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT) em segundo lugar; nas Ilhas os Colletidae (CO) ocupam a terceira posição, igualando-se aos Apidae corbiculados (AP) na Ilha do Mel; na quarta e quinta posições alternam-se Megachilidae (MG) e Apidae corbiculados (AP), e os Andrenidae (AD) estão ausentes; o padrão de Alexandra é muito distinto quando comparado com o demais da planície litorânea.

ALX (1969/70) MG (37) > AT (35) > HA (28) > AP (19) > AD (2) > CO (1)

MO (1995/96) HA (40) > AT (30) > AP (18) > MG (15) > CO (5) > AD (3)

IC (1986/87) HA (21) > AT (19) > CO (7) > MG (6) > AP (5)
– AD ausente

IM (1988) HA (28) > AT (24) > CO (8) = AP (8) > MG (7)
– AD ausente

3. Para o Segundo Planalto, na Lapa (Floresta Estadual Passa Dois), os Colletidae (CO) estão ausentes; os Halictidae (HA) e os Apidae não corbiculados (AT), respectivamente, compreendem 45,71 % e 25 % das espécies coletadas, seguidos pelos Megachilidae (MG), Andrenidae (AD) e os Apidae corbiculados (AP), com o menor número de espécies; nos levantamentos em áreas de cerrado, em Jaguariaíva, os Apidae não corbiculados (AT), seguidos pelos Halictidae (HA), juntos representam quase ou mais de 70 % das espécies coletadas, mas em ordem inversa daquela observada na Lapa, e sempre seguidos pelos Apidae corbiculados (AP); no Parque Estadual do Cerrado (PQ), os Colletidae (CO) são mais abundantes que os Megachilidae (MG), e estes, mais que os Andrenidae (AD); enquanto que no Distrito Industrial (DI) os Andrenidae (AD) são mais abundantes que os Megachilidae (MG), ocorrendo o inverso na Fazenda Cachoeira (FC); comparando-se esse dois locais, os Colletidae (CO) sempre são os menos abundantes.

LAP (1990/91) HA (64) > AT (35) > MG (19) > AD (14) > AP (8) – CO ausente

PQ (1986/87) AT (42) > HA (24) > AP (13) > CO (12) > MG (5) > AD (1)

PQ (1998/2000) AT (41) > HA (24) > AP (13) > CO (10) > MG (5) > AD (1)

DI (1986/87) AT (56) > HA (21) > AP (15) > AD (11) > MG (5) > CO (1)

FC (1999/2001) AT (46) > HA (22) > AP (10) > MG (5) > AD (2) > CO(1)

4. Para o Terceiro Planalto, nas três amostragens, os Halictidae (HA) são seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT), que juntos perfazem cerca de 65 % das espécies coletadas; a eles seguem-se os Andrenidae (AD), e a estes os Megachilidae (MG), Apidae corbiculados (AP) e os Colletidae (CO).

GUA (1989/90) HA (53) > AT (44) > AD (21) > MG (17) > AP (8) > CO (5)

GUA (1993/94) HA (53) > AT (31) > AD (22) > MG (10) > AP (7) > CO (4)

PB (1995/97) HA (79) > AT (28) > AD (23) > MG (18) > AP (12) > CO (3)

Analizando-se as amostragens, em ordem decrescente de abundância de indivíduos (total de indivíduos coletados) em cada família, tem-se os seguintes arranjos:

1. Para o Primeiro Planalto, os Halictidae (HA) são os mais abundantes em número de indivíduos (exceto PP 1986/87 e 1992/93), seguidos pelos Apidae corbiculados (AP) em SJP, ou pelos Apidae não corbiculados (AT) em BV, PP 1975, e PC; os Andrenidae (AD), Megachilidae (MG) e Colletidae (CO), são os menos abundantes.

SJP (1962/63 - 4217 indivíduos) HA > AP > AT > AD > MG > CO

SJP (1981/82 - 1906 indivíduos) HA > AP > AT > AD > MG > CO

BV (1963/64 - 1971 ind.) HA > AT > AP > MG > CO > AD

PC (1981/82 - 1450 ind.) HA > AT > AD > AP > MG > CO

PP (1975 - 2510 ind.) HA > AT > AD > AP > MG > CO

PP (1986/87 - 3216 ind.) AP > HA > AT > CO > AD

PP (1992/93 - 1700 ind.) AP > HA > AT > CO - AD e MG ausentes

2. Para a plâncie litorânea, no continente, os Apidae corbiculados (AP) são os mais abundantes em número de indivíduos, seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT) ou Halictidae (HA), que se alternam com os Megachilidae (MG); os Andrenidae (AD) e Colletidae (CO) os menos abundantes; nas ilhas, os Halictidae (HA) são os mais abundantes, seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT) ou Apidae corbiculados (AP); os Megachilidae (MG) e Colletidae (CO) os menos abundantes; os Andrenidae (AD) estão ausentes.

ALX (1969/70 - 1784 ind.) AP > AT > MG > HA > AD > CO

MO (1995/96 - 1194 ind.) AP > HA > AT > MG > CO > AD

IC (1986/87 - 1986) HA > AT > AP > MG > CO

IM (1988 - 2064 ind.) HA > AP > AT > MG > CO

3. Para o Segundo Planalto, o ambiente da Floresta Estadual do Passa Dois é muito distinto dos ambientes de cerrado, nos quais os Apidae não corbiculados (AT) são os mais abundantes em número de indivíduos, seguidos pelos Apidae corbiculados (AP), no Parque Estadual do Cerrado, e pelos Halictidae (HA) na Fazenda Cachoeira, enquanto que no Distrito Industrial os Apidae corbiculados (AP) são os mais abundantes, seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT), e estes, pelos Halictidae (HA); os Megachilidae (MG), Andrenidae (AD) e Colletidae (CO), os menos abundantes.

LAP (1990/91 - 2361 ind.) AP > HA > AT > MG > AD

PQ (1986/87 - 1422 ind.) AT > AP > HA > CO > MG > AD

PQ (1998/2000 - 813 ind.) AT > AP > HA > CO > MG > AD

DI (1986/87 - 767 ind.) AP > AT > HA > AD > MG > CO

FC (1999/2001 -1524 ind.) AT > HA > AP > MG > AD > CO

4. Para o Terceiro Planalto, os Apidae corbiculados (AP) alternam-se com os Halictidae (HA), estes seguidos pelos Apidae não corbiculados (AT); os Andrenidae (AD) e Megachilidae (MG) alternam-se, e os Colletidae (CO) sempre são os menos abundantes.

GUA (1989/90 - 1737 ind.) HA > AP > AT > MG > AD > CO

GUA (1993/94 - 1114 ind.) AP > HA > AT > AD > MG > CO

PB (1995/97 - 1078 ind.) AP > HA > AT > AD > MG > CO

Análise da diversidade de abelhas silvestres

Nos levantamentos paranaenses foram capturados cerca de 35 mil exemplares. Infelizmente, até o momento, a análise qualitativa ao nível específico fica prejudicada, uma vez que cerca de 30 % das espécies estão identificadas, por código, como morfo-espécies (determinadas por especialistas) e destas, seguramente 20 % são espécies novas para a ciência que futuramente serão descritas. Todavia, no Paraná oriental, compreendendo a parte leste e sudoeste do segundo e terceiro planaltos, o número total aproxima-se a pelo menos 600 espécies. Esta estimativa deve atingir pelo menos o dobro, se considerarmos levantamentos faunísticos padronizados em todas as regiões do Paraná. Todas estas espécies apresentam potencial como polinizadores. Nos biótopos de vegetação fechada (florestas) assim como para a savana, chama-se a atenção para a importância dos Apidae (não corbiculados e corbiculados sociais), dada a existência de espécies arbóreas cujas flores apresentam-se com corolas tubulares profundas e parte significativa das espécies de Apidae são seus visitantes mais frequentes.

Nas áreas restritas (Tabela 2) a estimativa (PRESTON, 1948, 1962a, 1962b, 1980) do número de espécies não capturadas oscila entre 30 % e 40 %, o que evidencia a elevada riqueza de espécies em condições tropicais e subtropicais, em relação aos ambientes de clima temperado frio. Todavia o que diferencia, efetivamente, os biótopos tropicais e subtropicais dos temperados frios, é o número exclusivo de espécies para cada um destes habitats, mostrando uma vez mais a heterogeneidade ambiental. A existência de espécies exclusivas nos biótopos estudados deve-se em boa parte às espécies endêmicas, muitas com alto índice de probabilidade de extinção.

Tabela 2. Abelhas silvestres (Insecta, Hymenoptera, Apoidea, Anthophila) amostradas em áreas restritas no Estado do Paraná, Sul do Brasil. Primeiro Planalto – São José dos Pinhais (SJP), Curitiba – Boa Vista (BV), Passeio Público (PP), Parque da Cidade (PC); Planície litorânea – Alexandra (ALX), Morretes (MO), Ilha das Cobras (IC), Ilha do Mel (IM); Segundo Planalto – Lapa (LAP), Jaguariaíva – Parque Estadual do Cerrado (PQ), Distrito Industrial (DI), Fazenda Cachoeira (FC); Terceiro Planalto – Guarapuava (GUA) e Pato Braço (PB).

Local e período de amostragem	Número de indivíduos coletados	Número de espécies coletadas	Número estimado de Espécies *	Número de espécies raras na amostra**	Porcentagem de espécies raras	H***	E****
SJP 1962/63	4217	189	231	51	30,53%	4,5970	0,8231
SJP 1981/82	1906	167	228	49	30,06%	5,7000	0,7700
BV 1963/64	1971	161	224	131	81,37%	5,6556	0,7734
PP 1975	2510	74	106	25	33,80%	3,3661	0,5404
PP 1986/87	3216	70	99	20	28,57%	2,8622	0,4670
PP 1992/93	1700	49	69	36	73,47%	2,9930	0,5331
PC 1981/82	1450	123	153	102	82,93%	5,0598	0,7288
ALX 1969/70	1784	85	233	82	68,30%	4,6828	0,6757
MO 1995/96	1194	75	129	65	58,50%	5,3862	0,7927
IC 1986/87		58	85	25	43,90%	3,7079	0,6320
IM 1988	2064	75	145	45	60,00%	3,6317	0,5830
LAP 1990/91	2361	140	261	138	87,30%	5,3564	0,7333
PQ 1986/87	1422	97	120	63	74,10%	5,1843	0,8089
PQ 1998/2000	813	94	145	87	79,10%	5,3430	0,7878
DI 1986/87	767	109	159	94	82,40%	5,0177	0,7343
FC 1999/2001	1524	86	174	102	82,90%	5,2749	0,7598
GUA 1989/90	1737	148	174	122	82,40%	5,6167	0,7790
GUA 1993/94	1114	127	192	111	87,40%	5,1455	0,7362
PB 1995/97	1078	159	213	131	86,80%	5,4226	0,7491

* Método de Preston, 1948, 1962a, 1962b, 1980 - ** Método de Kato et al., 1952 - *** H – Shannon-Wiener - **** E – equabilidade.

Em biótopos perturbados pela atividade antrópica (urbanos), a equabilidade Shannon-Wiener tende a ser mais baixa, ou seja, em outras palavras, o conteúdo de informação de cada indivíduo coletado diminui drasticamente. Nesses ambientes antrópicos, as condições ambientais flutuam de maneira mais acentuada, ao longo de um dia e ao longo do ano, sendo que a frequência de eventos imprevisíveis está muito ampliada, o que faz com que haja uma dinâmica característica nos ciclos de extinção e recolonização, não só das populações mas também de seus ciclos fenológicos, levando a uma maior similaridade em relação aos padrões de oscilação das frequências populacionais e das espécies, em habitats tropicais e subtropicais, com os de clima temperado (LAROCA, 1999). As condições de imprevisibilidade e estresse ambiental mostram seu efeito também na distribuição de abundância relativa do número de indivíduos por espécie, fazendo com que o grau de correlação, entre as frequências esperada e observada, diminua consideravelmente, a ponto de, a curva de distribuição log-normal desaparecer e desta surgir uma distribuição distorcida.

Padrões fenológicos de abelhas silvestres

A idéia de que nas regiões tropicais as flutuações das atividades vitais dos animais em geral e das abelhas em particular estão sob um mínimo, foi contestada, resumidamente por Michener (1954), e segundo esse autor, isto pode ser verdade, mas o mínimo entretanto não deve ser desprezado, pois nos ambientes tropicais, durante o ciclo anual, há uma sucessão de condições secas e úmidas que podem explicar as variações sazonais nas atividades destes insetos, porque a maioria das espécies de plantas têm estações determinadas de floração, freqüentemente bem curta, como nas áreas temperadas. Conforme Michener (1954), a sazonalidade climática, em certos sítios, por exemplo, no Panamá, explicam uma série de intrusões de espécies de áreas temperadas, dando como exemplo "invasores" como *Andrena vadalesi* Cockerell e *Calliopsis hondurasicus* Cockerell. Por outro lado, tem-se como exemplo a recente dispersão de um organismo altamente generalista (em termos de substrato de nidificação e requisitos alimentícios), um

organismo híbrido, produto do cruzamento entre uma subespécie africana de *Apis mellifera* e as demais subespécies anteriormente introduzidas da Europa, no Brasil, que ao longo de cinco décadas dispersou-se por todo o continente americano, já tendo alcançado as fronteiras dos Estados Unidos da América.

Os mecanismos de invasões são primariamente dependentes de características populacionais dos organismos, assim como da complexidade do novo ambiente a ser invadido. O aumento da degradação antrópica está levando à “seleção” de organismos (pré-adaptados ou não) que são capazes de ajustarem-se a mudanças ambientais inesperadas. Como foi predito por Elton (1969), a freqüência de invasões (e de extinções populacionais), dos organismos em geral, está aumentando rapidamente com o aumento do comércio internacional, assim como com a diminuição da resistência ambiental, devido em larga escala, às mudanças globais. O que leva a julgar que a busca de conhecimento sobre os padrões fenológicos das abelhas é significativa, em qualquer proposta de ação, para minimizar o impacto da sociedade moderna sobre a natureza, especialmente sobre as abelhas, potenciais polinizadores, como herbívoros de importância primordial na maioria dos ecossistemas terrestres, devido ao seu papel de agentes polinizadores da maioria das comunidades das angiospermas.

No padrão fenológico tropical úmido, o número médio de espécies de abelhas, em atividade por mês, está em torno de $21,6 \pm 2,6$ ($n = 12$). Virtualmente, não há cessação de atividade durante o ciclo anual, exceto temporariamente em condições meteorológicas adversas. A depressão de atividade dá-se nos meses de junho e julho, com retomada de atividades em agosto. A maior diversidade de atividades das abelhas dá-se entre fevereiro e março. Nas áreas de savana (cerrado) do Paraná, a maior diversidade de atividades inicia-se com as chuvas do início da primavera, prolongando-se até o início de fevereiro, quando decresce atingindo um mínimo no início de junho e perdurando até o início da primavera, no final de setembro.

Nos sítios temperados quentes, as mudanças nas atividades das abelhas acompanham razoavelmente as mudanças da

temperatura, havendo forte depressão nas atividades em junho e julho, e uma recuperação que se dá a partir do mês de agosto, sendo que a diversidade é máxima em fevereiro. Em contraposição, nos sítios das regiões frias ou sub-frígidas a atividade das abelhas está restrita aos meses da primavera e verão (apenas seis meses); no hemisfério norte, o pico de atividades ocorre em junho e julho.

No Brasil, os Apidae corbiculados altamente sociais, que compreendem seis espécies de *Bombus* (*Fervidobombus*), e as abelhas sem ferrão, os Meliponini (20 gêneros e cerca de 300 espécies nominais, descritas), apresentam um padrão fenológico diverso em relação às demais espécies de abelhas silvestres. Os Meliponini apresentam atividades ao longo de todo o ano, embora haja uma depressão populacional durante os meses de inverno. A fenologia das espécies de *Bombus* tem um interesse especial por serem um grupo de origem holártica, e as espécies tropicais e subtropicais apresentam um ciclo fenológico, que ainda não está bem compreendido, isto é, ainda há discussões sobre a perenidade ou não das colônias, e se as mesmas originam-se por enxameamento ou não.

Famílias de plantas visitadas pelas abelhas silvestres

O enfoque entre as abelhas e as plantas é o da ecologia associativa, pois é significativo o papel das interações abelha-flor na determinação da estrutura das comunidades. A seguir, apresenta-se um painel geral das famílias mais visitadas, tanto em número de indivíduos, quanto em número de espécies. Um estudo mais detalhado refere-se às áreas de savana (cerrado) em Jaguariaíva, por ser um importante enclave dessa formação, na sua distribuição mais meridional no Brasil, com a fauna de abelhas mostrando um elevado índice de endemismo e especializações.

Em São José dos Pinhais, 1962/1963, cerca da metade dos indivíduos coletados foram em espécies de Asteraceae, e os demais em espécies de Euphorbiaceae, Saxifragaceae, Labiatae, Rosaceae e Xyridaceae. No mesmo local, em 1981/1982, cerca de 70 % dos indivíduos foram coletados em espécies de Asteraceae, e os 30 % restantes, a maioria sobre espécies de Labiatae, Malvaceae e Cruciferae. Em Curitiba - Boa Vista, 76 %

dos indivíduos foram coletados em espécies de Asteraceae, os demais coletados em Umbelliferae (4,4 %), Onagraceae (4,2 %) e Solanaceae (7,1 %).

No Passeio Público, em 1975, apenas 4 % dos indivíduos (23 espécies) foram coletados sobre Asteraceae; 23 % (37 espécies) em Polygonaceae, 10 % (10 espécies) em Ericaceae; 9 % (12 espécies) em Palmae; com cerca de 5 % dos indivíduos, 10 espécies em Melastomataceae; 10 espécies em Acanthaceae; três espécies em Anacardiaceae, e seis espécies em Rosaceae. No levantamento realizado em 1986/1987, apenas 0,5 % dos indivíduos, 13 espécies, foram coletadas em Asteraceae; 37 %, 16 espécies, em Ericaceae; 10 %, 30 espécies, em Liliaceae; 8 %, com 18 e 22 espécies, respectivamente, em Balsaminaceae e Oleaceae; entre 4 % e 5 %, com 10 espécies em Palmae, 13 espécies em Solanaceae, e 16 espécies em Mimosaceae. Em 1992/1993, menos de 1% dos indivíduos, sete espécies, foram coletados em Asteraceae; 27 %, 11 espécies, em Ericaceae; cinco espécies em Malvaceae; cerca de 10 % , 29 espécies, em Liliaceae; e cerca de 8 %, 22 espécies, em Mimosaceae.

Em Alexandra, cerca de 20 % dos indivíduos, distribuídos em 76 espécies, foram coletados sobre espécies de Asteraceae; 13 espécies, cerca de 19 % dos indivíduos, em Melastomataceae; 18 %, 36 espécies, em Verbenaceae, e 9 %, 18 espécies, em Rosaceae. Em Morretes, 29 % dos indivíduos foram coletados em Asteraceae; 27,5 % em Myrtaceae, cerca de 12 % em Lamiaceae e em Verbenaceae, e cerca de 9 % em Melastomataceae. Na Ilha das Cobras, cerca de 17 % dos indivíduos, distribuídos em 35 espécies, foram coletados em Asteraceae; 20 espécies, cerca de 18 % dos indivíduos, em Malvaceae; 21 espécies, cerca de 14 % dos indivíduos, em Leguminosae; 9 % em Rubiaceae (13 espécies) e Polygonaceae (15 espécies), e 7 % em Euphorbiaceae (11 espécies). Na Ilha do Mel, 22 % dos indivíduos, distribuídos em 40 espécies, foram coletados em Asteraceae; 35 %, 33 espécies, em Rubiaceae; 12 %, 21 espécies, em Anacardiaceae, e 7 %, 20 espécies, em Leguminosae.

Em Pato Branco, 44 % dos indivíduos, distribuídos em 19 espécies, foram coletados em Asteraceae; 10 %, duas espécies, em Flacourtiaceae; e entre 6 %, cinco espécies, e 5 %, seis espécies, respectivamente, em Lamiaceae e Solanaceae. No levantamento de Guarapuava, 1989/1990, 62 % dos indivíduos, em 32 espécies, foram coletados em Asteraceae; 14 %, sete espécies, em Lamiaceae; 8,5 %, duas espécies, em Crucifera; e entre 3 %, cinco espécies, e 4 %, duas espécies, respectivamente, em Fabaceae e Cucurbitaceae. Na amostragem em Guarapuava, 1993/1994, cerca de 55% dos indivíduos, 32 espécies, foram coletados em Asteraceae; 8,5 %, cinco espécies, em Lamiaceae; cerca de 6 %, duas espécies, em Rubiaceae; uma espécie em Cucurbitaceae, e oito espécies em Solanaceae.

Na Lapa, 65 % dos indivíduos, distribuídos em 44 espécies, foram coletados em Asteraceae; 7,5 %, cinco espécies, em Apiaceae, e três espécies em Fabaceae; ao redor de 5 % em Lamiaceae e em Rubiaceae, com cinco espécies de abelhas em cada uma das famílias.

Nas quatro amostragens em Jaguariaíva, as espécies de plantas predominantemente visitadas estão reunidas em 17 famílias, que em ordem decrescente do número de espécies, são: Asteraceae, sete gêneros e 13 espécies; Fabaceae, sete gêneros e oito espécies; Rubiaceae, três gêneros e seis espécies; Malpighiaceae e Convolvulaceae, dois gêneros e espécies cada uma; Bignoniaceae, Ochnaceae, Caryocaraceae, Erythroxylaceae, Iridaceae, Sapindaceae, Lythraceae, Sterculariaceae, Malvaceae, Campanulaceae e Verbenaceae, cada uma com um gênero e uma espécie.

No Parque Estadual do Cerrado, 1986/1987, foram predominantemente visitadas 15 espécies pertencentes a dez famílias; Asteraceae, com *Dasyphyllum* sp.1, visitada especialmente por *Caenohalictus* sp., *Augochlora* (*Oxystoglossella*) *semiramis*, *Dialictus* sp.4 e *Bombus* (*Fervidobombus*) *atratus*; *Vernonia grandiflora* Less., 1831, visitada por *Trigona spinipes*, *Leurotrigona muelleri* e *Plebeia droryana*; e *Vernonia* sp.1 visitada por *Trigona spinipes*, *Plebeia*

droryana e *Scaptotrigona bipunctata bipunctata*. Fabaceae, com *Acosmium subelegans* (Mohlemb.) Yakovlev, 1969, visitada por *Hylaeus* sp.6, *Augochloropsis semele*, *Pseudaugochlora graminea*, *Thectochlora alaris* e *Ceratina* sp.2; *Chamaechrista desvauxii* (Colad.) I.R.K. visitada por *Trigona spinipes*, *Scaptotrigona bipunctata bipunctata*, *Bombus (Fervidobombus) atratus* e *Bombus (Fervidobombus) morio*. Malpighiaceae com *Byrsonima intermedia* Ad. Jussieu, visitada especialmente por *Xanthopedia larocai*, *Exomalopsis (Exomalopsis) auropilosa*, *Epicharis (Epicharitides) cockerelli* e *Arhysoceble dichroopoda*; e *Byrsonima coccolobaefolia* Kunth, 1821[1822], especialmente visitada por *Epicharis (Epicharitides) iheringii*, *Epicharis (Triepicharis) schrottkyi* e *Epicharis (Xanthepicharis) bicolor*. Rubiaceae com *Borreria suaveolens* G. Mey., 1818, visitada por *Trigona spinipes*, *Tetragonisca angustula angustula* e *Friesella schrottkyi*; *Borreria aff. poaya* (A. St.-Hil.) DC., 1824, visitada por *Hylaeus* sp.7, *Dialictus* sp.4 e *Ceratina (Crewella) maculifrons*. Bignoniaceae com *Jacaranda oxyphylla* Chamisso, 1832, visitada por *Bombus (Fervidobombus) atratus*, *Leurotrigona muelleri*, *Ceratina* sp.11, *Ceratina* sp.17 e *Ceratina (Ceratynula) sp.5*. Melastomataceae com *Miconia* sp.1, visitada por *Caenohalictus* sp., *Augochlora (Oxystoglossella) semiramis*, *Augochloropsis patens* e *Thectochlora alaris*. Ochnaceae com *Ouratea spectabilis* (Mart. Ex Engl.) Engl., 1876, visitada por *Friesella schrottkyi*, *Leurotrigona muelleri*, *Plebeia droryana* e *Scaptotrigona bipunctata bipunctata*. Caryocaraceae com *Caryocar brasiliense* A. St.-Hil., visitada por *Trigona spinipes*, *Tetragonisca angustula angustula* e *Leurotrigona muelleri*. Erythroxylaceae com *Erythroxylum campestre* A. St.-Hil., 1829, visitada por *Colletes rugicollis*, *Hylaeus* sp.9, *Dialictus* sp.4 e *Augochloropsis patens*.

No Parque Estadual do Cerrado, 1998/2000, foram predominantemente visitadas 14 espécies de plantas pertencentes a dez famílias. Rubiaceae, com *Borreria suaveolens* G. Mey., 1818, visitada especialmente por *Psaenythia bergii*, *Dialictus* sp.4, *Dialictus* sp.9, *Augochloropsis* sp.7; *Borreria verticillata* (L.) G. Mey., 1818, visitada por *Dialictus* sp.20 e *Augochloropsis cupreola*; e *Diodia* sp.1 visitada por *Pseudagapostemon (Pseudagapostemon) ochromerus* e *Caenohalictus* sp.

Malpighiaceae com *Byrsonima intermedia* Ad. Jussieu, especialmente visitada por *Dialictus* sp.4, *Ceratalictus clonius*, *Epicharis (Epicharitides) cockerelli*, *Epicharis (Epicharitides) iheringi* e *Bombus (Fervidobombus) atratus*; *Byrsonima coccolobaefolia* Kunth, 1821[1822], visitada por *Epicharis (Epicharoides) grandior*, *Epicharis (Xanthepicharis) bicolor*, *Centris (Centris) varia* e *Centris (Hemisiella) tarsata*. Melastomataceae com *Miconia sellowiana* Naudin, 1851, visitada por *Dialictus ypiranguensis*, *Dialictus* sp.4, *Ceratina gossypii* e *Ceratina* sp.6. Asteraceae com *Baccharis dracunculifolia* DC., 1836, visitada por *Dialictus* sp.9, *Pseudaugochlora graminea*, *Thectochlora alaris*, *Ceratina* sp.8 e *Plebeia droryana*. Bignoniaceae com *Jacaranda oxyphylla* Chamisso, 1832, visitada por *Hylaeus* sp.19 e *Augochlora (Augochlora) amphitrite*. Fabaceae com *Periandra mediterranea* (Vell.) Taub., 1894 visitada especialmente por *Cressoniella (Austromegachile) fiebrigi*, *Pseudocentron (Acentron) eburneipes* e *Pseudocentron (Leptorachina) laeta*; *Mimosa dolens* Vell., visitada principalmente por *Dialictus* sp.19, *Augochlora (Oxystoglossella) morrae*, *Augochloropsis* sp.7, *Ceratina* sp.8 e *Ceratina* sp.17. Caryocaraceae com *Caryocar brasiliense* A. St.-Hil., visitada por *Leurotrigona muelleri*, *Plebeia droryana* e *Tetragonisca angustula angustula*. Erythroxyllaceae com *Erythroxyllum campestre* A. St.-Hil., 1829, principalmente visitada por *Hylaeus* sp.12, *Caenohalictus* sp., *Augochloropsis cupreola* e *Pseudaugochlora graminea*. Convolvulaceae com *Ipomoea aff. delphinoides* Choisy, 1838, principalmente visitada por *Ceratina* sp.8 e *Ceratina* sp.17; e uma espécie de planta que não foi possível a identificação (Planta sp.).

No Distrito Industrial, foram predominantemente visitadas 24 espécies pertencentes a dez famílias. Asteraceae, com *Baccharis* sp.1 visitada por *Colletes rufipes*, *Psaenythia bergii*, *Dialictus rostratus* e *Dialictus* sp.4; *Viguiera trichophylla* Dusén, 1910, visitada por *Augochlora (Oxystoglossella) semiramis* e *Ceratalictus clonius*; *Vernonia* sp.1, visitada por *Paroxystoglossa jocasta* e *Thectochlora alaris*; *Calea* sp. visitada por *Ceratina (Crewella) maculifrons*; *Aspilia setosa* Griseb., 1879, visitada principalmente por *Ceratina* sp.17; *Vernonia* sp.3 visitada por *Ceratina (Ceratinula)* sp.4, sp.6 e sp.7; e *Vernonia cognata* Less.,

1831, visitada por *Exomalopsis (Exomalopsis) analis* e *Exomalopsis (Exomalopsis) aureosericea*. Malpighiaceae com *Byrsonima intermedia* Ad. Jussieu, visitada por *Centris (Centris) nitens*, *Centris (Centris) varia* e *Centris (Trachina) fuscata*; e *Banisteriopsis* sp.1 visitada por *Epicharis (Epicharis) rustica*, *Epicharis (Epicharitides) iheringi* e *Epicharis (Triepicharis) schrottkyi*. Iridaceae com *Calydorea campestris* (Klatt) Baker, 1861, visitada por *Ceratalictus clonius*, *Pseudagapostemon (Brasilagapostemon) tessellatus*, *Augochloropsis cupreola* e *Augochloropsis patens*. Sapindaceae com *Serjania erecta* Radlkuffer, 1874, visitada por *Thectochlora alaris*, *Bombus (Fervidobombus) atratus* e *Trigona spinipes*. Lythraceae com *Lafoensia nummularifolia* A.St.-Hil, visitada por *Scaptotrigona bipunctata bipunctata* e *Geotrigona* sp. Sterculariaceae com *Waltheria* sp.1, visitada por *Trigona spinipes* e *Tetragonisca angustula angustula*. Malvaceae com *Peltaea edouardii* (Hochr.) Krapov e Cristóbal, 1905, visitada por *Epanthidium tigrinum*, *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* e *Plebeia droryana*. Rubiaceae com *Declieuxia dusenii* Standl., 1931, visitada por *Trigona spinipes* e *Tetragonisca angustula angustula*; e *Borreria suaveolens* G. Mey., 1818, visitada por *Scaptotrigona bipunctata bipunctata* e *Geotrigona* sp. Fabaceae com uma espécie que não foi possível identificar; *Mimosa* sp.1, visitada por *Schwarziana quadripunctata quadripunctata* e *Trigona spinipes*; e *Eriosema heterophyllum* Benth., 1849, visitada por *Pseudocentron (Leptorachis) aureiventris*. Campanulaceae com *Lobelia camporum* Pohl., visitada por *Scaptotrigona bipunctata bipunctata* e *Trigona spinipes*. Na Fazenda Cachoeira, foram 19 as espécies predominantemente visitadas, pertencentes a oito famílias. Asteraceae com *Vernonia* sp.1, visitada por *Colletes rufipes* e *Colletes rugicollis*; *Calea* sp. visitada por *Dialictus rostratus* e *Pseudagapostemon (Pseudagapostemon) ochromerus*; *Vernonia grandiflora* Less., 1831, visitada por *Augochlora (Oxystoglossella) semiramis*, *Cressoniella (Austromegachile) fiebrigi* e *Pseudocentron (Acentron) bernardina*; *Vernonia* sp.2 visitada por *Pseudocentron (Pseudocentron) rubricata*; *Vernonia megapotamica* Spreng., 1826, visitada por *Pseudocentron (Pseudocentron) terrestris*; *Baccharis* sp.1 visitada por *Ceratina*

(*Crewella*) *asuncionis* e *Ceratina* (*Crewella*) *paraguayensis*; e *Eupatorium* sp.1 visitada por *Exomalopsis* sp.4. Rubiaceae com *Borreria* sp.1, *Borreria suaveolens* G. Mey., 1818, visitada por *Ceratalictus clonius* e *Thectochlora alaris*; e *Diodia* sp.1 visitada por *Augochlora* (*Oxystoglossella*) *semiramis* e *Thectochlora alaris*. Fabaceae com *Mimosa dalaeoides* Benth., 1841, visitada por *Psaenythia annulata*, *Rhinocorynura crotonis* e *Paratrigona lineata lineata*; *Crotalaria* sp.1 visitada por *Bombus* (*Fervidobombus*) *atratus* e *Bombus* (*Fervidobombus*) *morio*; e *Periandra mediterranea* (Vell.) Taub., 1894, visitada por *Bombus* (*Fervidobombus*) *morio*. Malpighiaceae com *Byrsonima intermedia* Ad. Jussieu, visitada por *Epicharis* (*Triepicharis*) *schrottkyi* e *Epicharis* (*Xanthepicharis*) *bicolor*; e *Banisteriopsis* sp.1 visitada por *Monoeca* sp. Sapindaceae com *Serjania erecta* Radlkuffer, 1874, visitada por *Scaptotrigona bipunctata bipunctata*, *Paratrigona lineata lineata* e *Plebeia droryana*. Malvaceae com *Peltaea edouardii* (Hochr.) Krapov. e Cristóbal (1905), visitada por *Pseudagapostemon* (*Pseudagapostemon*) *ochromerus*, *Ptilothrix plumata* e *Geotrigona* sp. Verbenaceae com *Lippia lupulina* Cham., 1832, visitada por *Bombus* (*Fervidobombus*) *morio*, *Plebeia droryana* e *Trigona spinipes*. Convolvulaceae com *Evolvulus* sp.1 visitada por *Ancyloscelis apiformis* e *Ancyloscelis fiebrigi*.

Referências

ALMEIDA, M. C. de. **Taxonomia e biocenótica de Apoidea (Hymenoptera) de áreas restritas de cerrado no município de Jaguariaíva, Paraná, sul do Brasil.** 2003. 206 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

BARBOLA, I. F. **Biocenótica de Apoidea (Hymenoptera) de uma área restrita de Floresta Atlântica, Morretes, Paraná, Brasil, e aspectos de ecologia da polinização de *Stachytarpheta maximiliani* Scham. (Verbenaceae).** 2000. 137 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

BARBOLA, I. F.; LAROCCA, S. A comunidade de Apoidea (Hymenoptera) da reserva Passa Dois (Lapa, Paraná, Brasil): diversidade, abundância relativa e atividade sazonal. **Acta Biológica Paranaense**, v. 22, n. 1-4, p. 91-113, 1993.

BARBOLA, I. F.; LAROCA, S.; ALMEIDA, M. C. de. Utilização de recursos florais por abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) da Floresta Estadual Passa Dois (Lapa, Paraná, Brasil). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 44, n. 1/2, p. 9-19, 2000.

BAZÍLIO, S. **Melissocenoses de uma área restrita de Floresta de Araucária do distrito de Guará (Guarapuava, PR)**. 1997. 122f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

BORTOLI, C. de; LAROCA, S. Estudo biocenótico em Apoidea (Hymenoptera) de uma área restrita em São José dos Pinhais (PR, Sul do Brasil), com notas comparativas. **Dusenía**, v. 15, p. 1-112, 1990.

BORTOLI, C. de; LAROCA, S. Melissocenologia no Terceiro Planalto Paranaense. I: Abundância relativa das abelhas silvestres (Apoidea) de um biótopo urbano de Guarapuava (PR, Brasil). **Acta Biológica Paranaense**, v. 26, n. 1-4, p. 51-86, 1997.

CURE, J. R. **Estudo ecológico da comunidade de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) do Parque da Cidade, comparado ao de outras áreas de Curitiba, Paraná**. 1983. 100 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

ELTON, C. S. **The ecology of invasions by animals and plants**. London: Methuen, 1969. 181 p.

FRANKIE, G. W.; VINSON, S. B.; NEWSTROM, L. E.; BARTHEL, J. F.; HABER, W. K.; FRANKIE, A. J. Plant phenology, pollination ecology, polinator behavior and conservation-of pollinators in neotropical dry forest. In: K. S. BAWA, K. S.; HADLEY, M. (Ed.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris: UNESCO, 1990. p. 37-47. (Man in the biosphere series, 7).

JAMHOUR, J.; LAROCA, S. Uma comunidade de abelhas silvestres (Hym., Apoidea) de Pato Branco (PR - Brasil): diversidade, fenologia, recursos florais e aspectos-biogeográficos. **Acta Biológica Paranaense**, v. 33, n. 1-4, p. 27-119, 2004.

KATO, M.; MATSUDA, T.; YAMASHITA, Z. Associative ecology of insects found in paddy field cultivated by various planting forms. **Science Report of the Tohoku University, Série IV (Biology)**, v.19, p. 291-302, 1952. Texto em japonês.

KREBS, C. J. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. San Francisco: Benjamin-Cummings, 2001. 694 p.

LAROCA, S. **Ecologia: princípios e métodos**. Petrópolis: Vozes, 1995. 197 p.

LAROCA, S. **Estudo feno-ecológico em Apoidea do Litoral e Primeiro Planalto Paranaenses**. 1972. 62 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

LAROCA, S. Phenologic patterns of bee activity in some tropical and temperate sites, with a short comment on species diversity biogeographic gradient (Hymenoptera, Apoidea). **Biogeographica**, v. 75, n. 4, p. 177-185, 1999.

LAROCA, S.; ALMEIDA, M. C. de. O relicto de cerrado de Jaguariaíva (Paraná, Brasil): I. Padrões biogeográficos, melissocenoses e flora melissófila. **Acta Biológica Paranaense**, v. 23, n. 1-4, p. 89-122, 1994.

LAROCA, S.; CURE, J. R.; BORTOLI, C. de, A associação de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) de uma área restrita no interior da cidade de Curitiba (Brasil): uma abordagem biocenótica. **Dusenya**, v. 11, n. 2, p. 93-117, 1982.

MICHENER, C. D. Bees of Panama. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 104, p. 1-173, 1954.

ORTH, A. I. **Estudo ecológico de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) em Caçador, SC, com ênfase em polinizadores potenciais da macieira (Pyrus malus L.) Rosaceae**. 1983. 135 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

PRESTON, F. W. The commonness and rarity of species. **Ecology**, v. 29, p. 254-283, 1948.

PRESTON, F. W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. **Ecology**, v. 43, n. 2, p. 185-215, 1962a.

PRESTON, F. W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. **Ecology**, v. 43, n. 2, p. 410-432, 1962b.

PRESTON, F. W. Noncanonical distributions of commonness and rarity. **Ecology**, v. 61, n. 1, p. 88-97, 1980.

ROIG-ALSINA, A; MICHENER, C. D. Studies of the Phylogeny and Classification of Long-Tongued Bees (Hymenoptera:Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin**, v. 55, n. 4, p. 124-162, 1993.

SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S.; MOURE, J. S. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brazil. Preliminary report. **Journal of the Faculty of Science, Series VI, Zoology**, v. 16, p. 253-291, 1967.

SBALQUEIRO-ORTOLAN, S. M. de L.; LAROCA, S. Melissocenótica em áreas de cultivo de macieira (*Pyrus malus* L.) em Lages (Santa Catarina, sul do Brasil), com notas comparativas e experimento de polinização com *Plebeia emerina* (Friese) (Hymenoptera, Apoidea). **Acta Biológica Paranaense**, v. 25, n. 1-4, p. 1-113, 1996.

SCHWARTZ-FILHO, D.; LAROCA, S. A comunidade de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) da Ilha das Cobras (Paraná, Brasil): aspectos ecológicos e biogeográficos. **Acta Biológica Paranaense**, v. 28, n. 1-4, p. 19-108, 1999.

TAURA, H. M.; LAROCA, S. Abelhas altamente sociais (Apidae) de uma área restrita em Curitiba (Brasil): distribuição dos ninhos e abundância relativa. **Acta Biológica Paranaense**, v. 20, n. 1-4, p. 85-101, 1991.

TAURA, H. M.; LAROCA, S. A associação de abelhas silvestres de um biótopo urbano de Curitiba (Brasil), com comparações espaço-temporais: abundância relativa, fenologia, diversidade e exploração de recursos (Hymenoptera, Apoidea). **Acta Biológica Paranaense**, v. 30, n. 1-4, p. 35-137, 2001.

TAURA, H. M.; LAROCA, S. Biologia da Polinização: interações entre as abelhas (Hym., Apoidea) e as flores de *Vassobia breviflora* (Solanaceae). **Acta Biológica Paranaense**, v. 33, n. 1-4, p. 143-162, 2004.

ZANELLA, F. C. V. **Estrutura da comunidade de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) da Ilha do Mel, Planície Litorânea Paranaense, sul do Brasil, com notas comparativas**. 1991. 88 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

ZANELLA, F. C. V.; SCHWARTZ-FILHO, D.; LAROCA, S. Tropical bee island biogeography: diversity and abundance patterns. **Biogeographica**, v. 74, n. 3, p. 103-115, 1998.



CAPÍTULO 16

O clima como fator determinante da fenologia das plantas

Homero Bergamaschi

1. Principais efeitos do clima na fenologia das plantas

A fenologia das plantas é fortemente condicionada pelo clima, cujos elementos atuam de forma isolada ou interativa sobre o desenvolvimento das espécies. Desta combinação de efeitos depende a distribuição e a diversidade de espécies presentes nas comunidades e populações de plantas, sua persistência e seu desempenho em termos de crescimento e produtividade. Por isto, é fundamental que se conheçam os processos envolvidos nas relações entre clima e fenologia para compreender suas conseqüências, sobretudo diante da variabilidade climática no tempo e no espaço. A preocupação com os padrões de variação de clima se acentua na medida em que são projetadas intensas alterações nas próximas décadas, através das chamadas “mudanças globais”. Esse capítulo se propõe a fornecer algumas bases para a compreensão das principais relações entre o clima e a fenologia das plantas, com ênfase nas condições brasileiras, embora numa visão ampla e generalista.

1.1. Temperatura do ar. A disponibilidade térmica tem influência direta no crescimento e no desenvolvimento das plantas. Temperaturas mais elevadas aceleram o metabolismo vegetal, enquanto que baixas temperaturas reduzem o crescimento e prolongam o ciclo das plantas. Se a oscilação térmica anual for acentuada, com a ocorrência de inverno rigoroso, muitas espécies

perenes entram em período de repouso (dormência), retornando a um ciclo vegetativo anual tão logo as condições térmicas se tornem adequadas.

Em geral, a fenologia das plantas responde à temperatura do ar na forma de soma térmica. Um critério comumente utilizado para determinar as necessidades térmicas das plantas é o acúmulo de *graus-dia*. Este representa a integração (no tempo - dias) das temperaturas efetivas das plantas, considerando seus extremos de adaptação. Cada espécie apresenta limites térmicos superior e inferior de sobrevivência, fora dos quais seu metabolismo paralisa ou se torna negativo. Assim, na integração de graus-dia o “tempo térmico” resultante corresponde apenas ao período no qual a temperatura permanece acima da base inferior e abaixo da base superior. Fora desses limites de adaptação, as plantas paralisam seu metabolismo, passando a sofrer estresses por frio ou calor, conforme o caso.

De maneira mais simples, pode-se calcular o acúmulo de graus-dia pela soma da diferença entre a média diária da temperatura do ar e a temperatura base inferior da espécie considerada. Este procedimento também é denominado “soma de temperaturas efetivas”. Tem-se verificado que, se as plantas se encontram numa condição climática adequada, os valores resultantes do cálculo de graus-dia e temperaturas efetivas se equivalem. Esta condição climática significa que as temperaturas extremas do ar não extrapolam os limites térmicos de adaptação da espécie.

O conceito de tempo térmico reduz discrepâncias na caracterização do ciclo das plantas sob diferentes regimes térmicos, quando se utilizam dias do calendário. Para uma mesma espécie ou variedade, a duração das etapas fenológicas e do ciclo varia entre anos e locais, dependendo das condições térmicas do ambiente. A necessidade em graus-dia, por outro lado, tende a ser uniforme para um mesmo genótipo, em diferentes ambientes térmicos. Isto facilita a caracterização do padrão fenológico das plantas para diferentes locais e períodos, a menos que outros fatores possam interferir. Também permite estimar com precisão

a duração do ciclo e a ocorrência de fases ou eventos importantes ao longo da evolução fenológica das plantas.

A soma de temperaturas efetivas ou de graus-dia se baseia nas chamadas “temperaturas cardeais”, que são parâmetros específicos de adaptação de cada espécie às condições térmicas do ambiente (Figura 1). São elas: a temperatura mínima basal (ou base inferior - T_b), a temperatura máxima basal (ou base superior - T_B) e a temperatura ótima, sendo a temperatura mínima basal, ou simplesmente “temperatura base”, a mais importante. Este parâmetro representa o limite térmico mínimo de adaptação da espécie. Ou seja, é o limite térmico mínimo da espécie, a partir do qual plantas se desenvolvem ou abaixo do qual elas paralisam seu metabolismo e passam a sofrer estresse por resfriamento.

Variedades precoces têm menor necessidade de graus-dia que as tardias, sobretudo se forem consideradas as mesmas temperaturas basais na quantificação do tempo térmico ao longo do ciclo das plantas. Por outro lado, sabe-se que variedades precoces têm limites térmicos mais baixos, o que implica em maior assimilação líquida sob baixas temperaturas, em comparação a variedades tardias. Isto permite que variedades precoces tenham melhor adaptação em regiões e épocas mais frias, na comparação com genótipos tardios.

Plantas de clima frio também têm limites térmicos (digase temperaturas cardeais) mais baixos do que plantas de clima quente. Assim, na Figura 1, as curvas que representam o metabolismo básico das plantas se distribuem sobre temperaturas mais baixas em plantas de clima temperado do que em plantas de clima tropical. O mesmo pode ser dito na comparação entre plantas anuais de estação fria e plantas anuais de estação quente.

A temperatura do solo tem grande efeito sobre a germinação das sementes e emergência das plântulas. Portanto, o início do ciclo das plantas depende sobretudo das condições térmicas do solo. A temperatura do solo também atua no crescimento e na atividade das raízes, que, por sua vez, influencia o desenvolvimento das plantas. Entretanto, como as condições térmicas do ar e do solo são diretamente correlacionadas, em

geral, considera-se somente a temperatura do ar em estudos relacionados com a fenologia das plantas terrestres, a não ser em casos específicos.

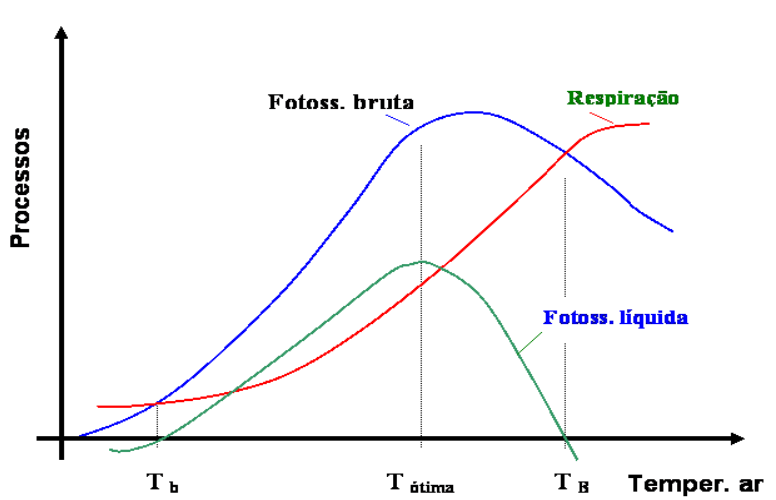


Figura 1. Temperaturas cardeais (base inferior, ótima e base superior) relacionadas ao metabolismo básico das plantas.

1.2. Fotoperíodo. A fenologia de muitas espécies responde à variação sazonal da duração do dia (fotoperíodo). A resposta das plantas ao fotoperíodo se chama "fotoperiodismo". A indução ao florescimento é o principal mecanismo de resposta ao fotoperíodo, pois determina a passagem da planta do crescimento vegetativo ao processo reprodutivo, indispensável à produção de frutos e sementes, e à distribuição e persistência das espécies. Além disso, a duração do ciclo das plantas está diretamente relacionada à ocorrência do florescimento. Conseqüentemente, para muitas espécies, a duração do ciclo se altera sob diferentes latitudes.

A influência do fotoperíodo sobre a fenologia das plantas é conhecida há muito tempo. Entretanto, os primeiros trabalhos científicos foram publicados somente no início do século 20. Garner e Allard (1920) publicaram um artigo que se tornou clássico, pelo qual foi demonstrado experimentalmente o efeito do fotoperíodo sobre a indução floral de diversas espécies, servindo de embasamento para a primeira classificação das plantas

quanto ao fotoperiodismo. As espécies vegetais foram classificadas em três grupos principais: plantas de dias curtos (PDC), plantas de dias longos (PDL) e plantas fotoneutras (PDN). Posteriormente, foi acrescentado um quarto grupo, de plantas intermediárias (IM), as quais necessitam de fotoperíodo próximo a 12 h para indução floral.

Fotoneutras são plantas insensíveis ou de muito pouca resposta ao fotoperíodo. Em geral, a soma térmica é a variável determinante do padrão de fenologia dessas espécies. Neste caso, cada evento fenológico pode ser estimado, com relativa precisão, através do acúmulo de graus-dia (tempo térmico).

Plantas de dias curtos são induzidas a florescer quando os dias se encurtam e tornam-se menor que determinado fotoperíodo “crítico”. Em geral, essa indução floral se dá ao longo do verão, quando os dias se encurtam, após o solstício. Por isto, as PDC reduzem o ciclo se forem transferidas para latitudes menores, onde os dias são mais curtos no verão. Ao contrário, um mesmo genótipo de PDC se tornam mais tardio em maiores latitudes.

Por sua vez, as plantas de dias longos são induzidas a florescer pelo alongamento do fotoperíodo, em geral na primavera. Por isto, em latitudes menores, as PDL tendem a alongar o ciclo, e vice-versa. Ou seja, o mesmo genótipo de PDL tende a florescer mais tarde e alongar o ciclo em menores latitudes. Algumas espécies de dias longos podem não florescer ao serem transferidas para baixas latitudes, caso seu fotoperíodo crítico não seja atingido.

Espécies sensíveis ao fotoperíodo (PDC e PDL) são classificadas em dois grupos, segundo o padrão de resposta à variação do dia (VINCE-PRUE, 1975). Em plantas de resposta *qualitativa* ou *absoluta*, a condição fotoperiódica é essencial para a indução floral. Porém, para espécies de resposta *quantitativa* ou *facultativa*, o fotoperíodo favorece, mas não é essencial. Para espécies de resposta quantitativa, a temperatura do ar tem forte interação com o fotoperíodo, e o efeito das condições térmicas sobre a fenologia das plantas se torna mais importante na medida em que diminui sua sensibilidade à variação na duração do dia.

A variação anual do fotoperíodo é regular, para uma mesma latitude, por ser de natureza astronômica (Figura 2). Portanto, este fator não apresenta oscilações ou mudanças aperiódicas. Entretanto, como a fenologia das plantas também responde a outros elementos, sobretudo à temperatura do ar, variações anuais no ciclo são possíveis, mesmo em espécies cuja fenologia depende da condição fotoperiódica. Como a maioria das PDC e PDL tem resposta quantitativa ao fotoperíodo, variações térmicas aperiódicas podem influenciar fortemente a fenologia dessas espécies. Da mesma forma, dentro de uma mesma faixa de latitude, uma mesma espécie vegetal terá padrão fenológico diferente entre locais, se as condições térmicas forem diferentes. Por exemplo, diferenças de altitude tendem a alterar a evolução da fenologia das plantas, mesmo que as condições fotoperiódicas sejam equivalentes. Maiores detalhes sobre fotoperiodismo em plantas podem ser encontrados em Bergamaschi (2002a).

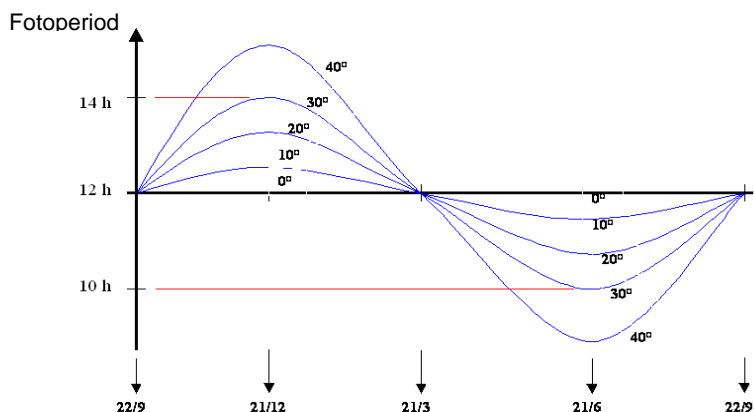


Figura 2. Variação anual do fotoperíodo em diferentes latitudes do Hemisfério Sul.

1.3. Regime pluviométrico. Em regiões que alternam períodos sazonais secos e úmidos, a fenologia das plantas é condicionada à disponibilidade hídrica. É o que ocorre nas regiões semi-áridas e nas savanas. Espécies anuais e muitas perenes ajustam seu ciclo ao regime de chuvas, se outro fator não for limitante. No Brasil, o Semi-árido Nordeste e o Cerrado (em particular) têm esta condição, e o padrão fenológico das plantas tende a acompanhar a oscilação sazonal das precipitações. Plantas

anuais devem completar o ciclo ao final do período de chuvas, lançando sementes ao solo, para um novo ciclo na próxima estação chuvosa. Das espécies perenes, sobretudo arbóreas, muitas entram em repouso na estação seca e cumprem novo ciclo vegetativo anual no período chuvoso seguinte.

A importância do regime pluviométrico sobre a fenologia das plantas tende a ser mais importante nos trópicos do que nas médias e altas latitudes. A baixa variação sazonal das condições térmicas e fotoperiódicas reduzem os efeitos do fotoperíodo e da temperatura do ar. Exceção a esta regra geral seriam as regiões de grandes altitudes, em função do efeito da altitude sobre a temperatura, mas este não chega a ser o caso do Brasil.

A ocorrência de estiagens também pode alterar a fenologia das plantas em regiões úmidas. Grande parte da Amazônia, em particular nas zonas de transição com os cerrados a sul, sudeste e extremo norte, apresenta estação seca sazonal. Este padrão climático não impede a ocorrência da floresta úmida, mas tem influência marcante sobre a fenologia e o desenvolvimento das plantas, em função da flutuação sazonal na disponibilidade hídrica no solo e na demanda evaporativa atmosférica.

A variabilidade das precipitações, em geral, é muito grande em todo o Brasil. Suas variações aperiódicas causam estiagens freqüentes, afetando o padrão fenológico das plantas. A variabilidade de solos também tem grande influência sobre o balanço hídrico dos ecossistemas, sobretudo quanto à capacidade de armazenagem de água disponível. Dependendo de suas características físicas, o solo pode acentuar ou atenuar os efeitos de estiagens ou de excedentes pluviométricos. Há um princípio básico em Ecologia segundo o qual “o clima determina o tipo de vegetação zonal (predominante) enquanto o solo determina a vegetação azonal (secundária)”. Isto significa que a variabilidade de solos pode determinar diferentes padrões de ocorrência, freqüência e diversidade de plantas, dentro de uma mesma condição climática. Dentre os fatores edáficos que interagem com o clima, destaca-se a capacidade de armazenagem de água, que varia com a profundidade do perfil, a textura, o teor de matéria orgânica e o estado de agregação do solo.

Em geral, o déficit hídrico reduz o crescimento das plantas e provoca queda de folhas, flores e frutos. Estresses leves e de curta duração tendem a antecipar o florescimento e o início de frutificação, reduzindo o ciclo das plantas. Porém, ao suprimir eventos importantes como a frutificação, estiagens prolongadas e com alta demanda evaporativa tendem a estender ou até impedir a finalização normal do ciclo das plantas. Em alguns casos, pode haver indeterminismo fenológico ou tentativa de início de um novo ciclo vegetativo, ao cessar o estresse hídrico. Floração extemporânea e produção de frutos fora de época tradicional são consequências de estresses hídricos aperiódicos.

1.4. Frio hibernal. Em geral, baixas temperaturas retardam o crescimento e prolongam o ciclo das plantas. Temperaturas inferiores à mínima basal paralisam o desenvolvimento das plantas e causam estresses, dependendo da sensibilidade das plantas e da intensidade e duração do frio. Porém, para inúmeras espécies, o frio hibernal é necessário para a diferenciação de gemas, antecipação de fases posteriores e a própria finalização do ciclo. Muitas plantas perenes que entram em repouso no inverno necessitam de tratamento de frio para a *quebra de dormência* de gemas, as quais produzirão flores e frutos em abundância na primavera (Figura 3). Entre as arbóreas, diversas fruteiras e ornamentais de clima temperado necessitam tratamento de frio durante o inverno para a diferenciação de gemas dormentes em gemas florais. A ausência de frio hibernal ou a alternância de períodos frios e quentes durante a estação fria podem causar florescimento esparso e errático nessas espécies. A frutificação pode se limitar às extremidades dos ramos ou até ausência de flores, em muitos casos. Por outro lado, frio intenso e contínuo durante o período de outono-inverno tende a promover floração abundante, nessas espécies. Isto é particularmente importante em muitas fruteiras (macieira, ameixeira, pereira, pessegueiro, videira e outras). Por outro lado, muitas espécies nativas das regiões Sul e Sudeste do Brasil também respondem positivamente a disponibilidade de frio hibernal, como e o caso de mirtáceas, ipês e tantas outras.



Figura 3. Florescimento intenso e sincronizado em resposta a uma adequada ocorrência de frio hibernal em magnólia (esquerda) e macieira (direita). Fotos H. Bergamaschi.

Diversas espécies anuais de estação fria também possuem variedades que necessitam do tratamento de frio em plântulas. Através do processo denominado *vernalização*, ainda na condição de plântulas, alguns genótipos reduzem sua necessidade térmica em etapas posteriores do ciclo e, em geral reduzem o tempo térmico para o início de florescimento. São as chamadas variedades “de inverno” (trigo de inverno, cevada de inverno, etc.), que se diferenciam das variedades “de primavera”, pois estas não respondem ou tem baixa resposta a vernalização. Tubérculos e bulbos de algumas espécies de clima frio também necessitam de temperaturas vernalizantes para viabilizar o desenvolvimento vegetativo e a floração após o período hibernal.

2. Importância da fenologia nas relações clima-planta

As aplicações da fenologia de plantas são amplas, das quais serão destacadas algumas, por sua importância no contexto desta matéria.

Subdivisão do ciclo. Para muitos propósitos, é necessária a segmentação do ciclo das plantas segundo critérios definidos. A localização dos principais eventos no tempo permite descrever detalhes do estado das plantas, a fim de estabelecer relações com as condições do ambiente (clima, em particular), em diferentes períodos ou locais. Com isto, pode-se avaliar e descrever com detalhes o impacto de eventuais fenômenos adversos.

Determinação de necessidades ecoclimáticas. A caracterização das necessidades e sensibilidade das espécies também necessita uma descrição detalhada das etapas fenológicas. As principais demandas das espécies (hídricas, fotoperiódicas, de calor ou frio) devem ser associadas às etapas do ciclo, pois as plantas alteram seus padrões de resposta a cada fase. A descrição fenológica no tempo deve ser clara, objetiva e de fácil reprodução em outras situações.

Determinação de períodos críticos. Durante o ciclo das plantas, há momentos em que os impactos de qualquer fator estressante são muito mais intensos. Estes são *períodos críticos*, durante os quais um estresse pode provocar grandes prejuízos (em geral, irreversíveis) às plantas e ao equilíbrio dos ecossistemas. Este aspecto é importante na caracterização das necessidades das espécies, visando reduzir danos por eventos extremos (secas, geadas, vendavais, granizo e outros). Em levantamentos de impactos, a descrição de eventos deve incluir estádios fenológicos. A caracterização ou simulação de padrões de desempenho das plantas frente a cenários climáticos específicos também necessita parâmetros e modelos devidamente ajustados às necessidades de cada espécie, dentre eles, os padrões de desenvolvimento fenológico. Em geral, os períodos críticos incluem o florescimento, pois dele depende a produção de frutos e sementes, indispensáveis à preservação das espécies e à diversidade e equilíbrio dos ecossistemas.

Classificação segundo a precocidade. Saber se um genótipo é de ciclo curto (precoce) ou longo (tardia) é fundamental para diversas aplicações. Sabendo-se a duração do ciclo e a época de ocorrência de períodos críticos, é possível planejar a implantação e o manejo das espécies, para diluir prejuízos por estresses climáticos e racionalizar atividades de condução das populações ou comunidades de plantas. Os detalhes de classificação variam com a espécie e suas aplicações.

Zoneamentos. A adequação de ambientes, em termos de locais e épocas de implantação para cada espécie, é a essência dos zoneamentos. A elaboração e o uso adequado de zoneamentos consiste na melhor combinação entre as necessidades das plantas

e as disponibilidades do ambiente. Ao considerar as demandas das espécies, é importante observar sua variabilidade ao longo do ciclo e, em alguns casos, entre diferentes genótipos.

Manejo de plantas. Além do planejamento de implantação das espécies, como a escolha de genótipos, épocas e locais, o manejo também exige observar a fenologia das plantas, pois suas demandas variam durante o ciclo. Isto permite o uso mais racional dos recursos naturais, da mão-de-obra e insumos. Menor desperdício de insumos e menor impacto ambiental serão possíveis ao serem observados os estádios mais adequados a cada operação.

3. A fenologia das plantas diante de mudanças climáticas

O território brasileiro apresenta uma ampla variação espacial de climas (Figura 4), a qual justifica sua grande diversidade em termos de vegetação nativa. Porém, há um amplo predomínio de climas tropicais, onde ocorre pequena flutuação térmica anual. A variabilidade térmica é mais acentuada na Região Sul (com forte oscilação sazonal) e na Região Sudeste (com variabilidade espacial em função da altitude).

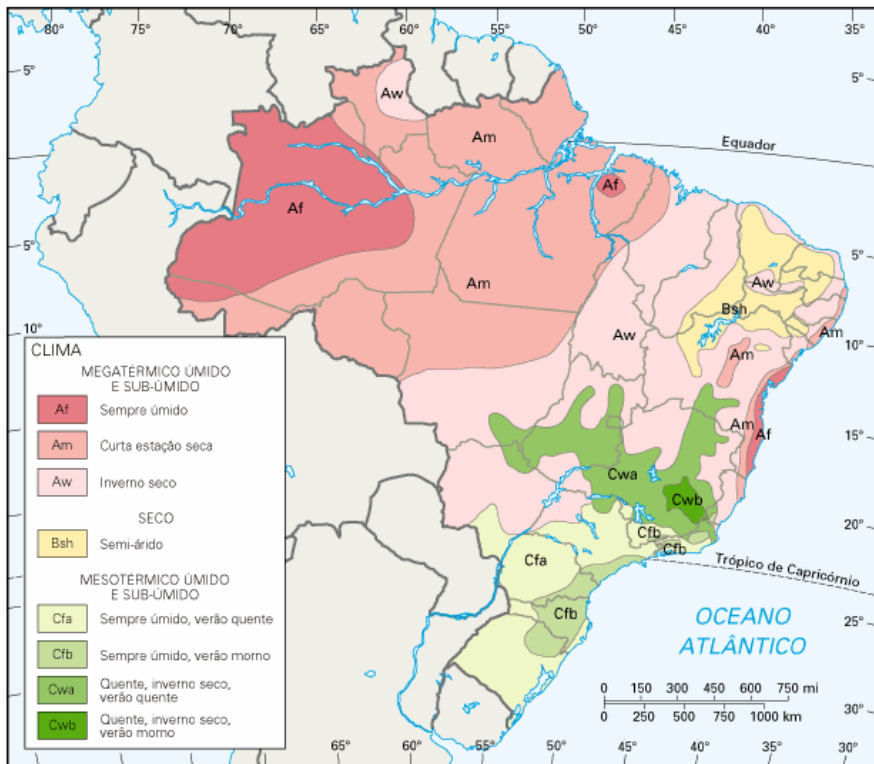


Figura 4. Climas do Brasil, segundo a classificação de Köppen. Disponível em: <http://www.guianet.com.br/brasil/mapaclima.htm>

Por outro lado, grande parte das áreas tropicais apresenta acentuada variação de chuvas ao longo do ano, o que provoca oscilações na disponibilidade hídrica as plantas. Os climas identificados pelas formulas **Aw** e **Cw** ocorrem nas regiões de cerrados, cujo inverno é seco. No semi-árido nordestino, onde predomina a caatinga, o clima é identificado pela fórmula **Bsh**. A grande região amazônica tem climas **Af** (chuvoso o ano todo) e **Am** (com estação seca). A grande zona **Am** demonstra que, mesmo na Amazônia, há uma estação seca, embora menos duradoura que no cerrado e, principalmente, que no semi-árido.

Pode-se inferir, portanto, que a ocorrência e a duração do déficit hídrico compõem a principal limitação climática para a vegetação em todo o Brasil tropical. Nas regiões subtropicais do Sul e Sudeste a ocorrência de frio no período de outono-inverno

passa a ter maior importância, sobretudo nas maiores altitudes. Em regiões elevadas do Sudeste, com clima **Cw**, o frio e a estiagem interagem durante o inverno, como fatores limitantes para a vegetação.

O mapa apresentado na Figura 4 facilita o entendimento das relações entre clima e vegetação, pois a classificação de Köppen se baseou nos dois elementos básicos da vida vegetal: a temperatura do ar e a precipitação pluvial. Em grandes extensões territoriais, pode-se verificar uma forte correlação entre a vegetação predominante e os tipos climáticos. Em termos de mudanças climáticas, pode-se inferir que a grande região tropical tende a ser mais sensível a alterações no regime hídrico, pois limitações térmicas são menos significativas. Por outro lado, as regiões subtropicais também sofrem limitações térmicas, as quais poderão se acentuar em função das tendências futuras.

Variações climáticas ocorrem de forma periódica ao longo do ano e a cada dia, sobretudo em resposta ao balanço de radiação solar. A alternância de períodos quentes e frios determina o padrão fenológico típico anual de cada espécie vegetal. Por outro lado, oscilações aperiódicas intra-sazonais podem ocorrer de forma aleatória, modificando o padrão fenológico das plantas, de um ano para outro. Uma mesma espécie ou genótipo pode alterar a época de ocorrência de fases importantes ou a própria duração do ciclo, dependendo sobretudo do regime térmico.

O mesmo pode ser dito quanto aos efeitos das variações climáticas entre locais ou regiões. Caso a latitude também seja diferente, poderá haver efeito interativo entre as alterações de fotoperíodo e temperatura sobre a fenologia das plantas, se estas tiverem resposta fotoperiódica. Uma mesma variedade pode alongar ou reduzir o ciclo, dependendo da combinação nas alterações de temperatura e fotoperíodo entre regiões. Em princípio, ao serem transferidas para regiões mais frias, as plantas tendem a alongar o ciclo, tornando-se mais tardias. Isto se deve ao menor acúmulo de graus-dia, em baixas temperaturas. Este efeito poderá ser compensado ou ampliado pela variação fotoperiódica, dependendo do caso específico. Por este motivo, em geral, variedades precoces se adaptam melhor em regiões

frias por apresentarem temperaturas basais mais baixas ou por necessitarem menor soma de graus-dia que variedades tardias.

As mudanças climáticas tendem a alterar a fenologia das plantas, sobretudo em função da alteração do regime térmico. Ainda não há um consenso quanto à intensidade das alterações futuras na temperatura do ar. As estimativas são divergentes, citando-se aumentos na temperatura global de 1,4 °C a 5,8 °C nos próximos 100 anos (IPCC, 2007; MARTINS e ASSAD, 2007a). Este efeito decorre do aumento na concentração de gases de estufa na atmosfera, sobretudo CO₂, que tende a reduzir a perda noturna de calor pela superfície terrestre. Segundo os últimos relatórios do IPCC, foram definidos três cenários possíveis para os próximos 100 anos, cujos aumentos das temperaturas seriam de 1 °C (otimista), 3 °C (pessimista) e 5,8 °C (muito pessimista). O primeiro foi considerado irreversível, pois já está ocorrendo. O segundo é muito provável e o terceiro é pouco provável. Algumas séries históricas de dados já foram analisadas em vários países e os resultados já demonstram tendências coerentes de aquecimento global, sendo que a principal alteração será o aumento das temperaturas mínimas, ou seja, no regime térmico noturno (IPCC, 2007; STEINMETZ et al., 2005). A persistir o ritmo atual de aumento dos gases de estufa, estima-se que, em cerca de 20 anos, a temperatura mínima do ar possa aumentar em 3 °C, segundo o painel intergovernamental sobre mudanças climáticas (IPCC, 2007). No Brasil, Wrege et al. (2007) verificaram um aumento consistente de 1 °C nas temperaturas mínimas, a partir de 1970.

O aumento das temperaturas noturnas tende a acelerar o ciclo das plantas, em função do maior acúmulo de graus-dia. Por outro lado, o aumento da respiração noturna provoca redução na assimilação líquida das plantas. Assim, a produção das plantas (biomassa e frutos) tende a reduzir-se pelo encurtamento do ciclo e pelo aumento das perdas por respiração. Por outro lado, mais carbono poderá ser fixado pela fotossíntese devido ao aumento na concentração de CO₂ atmosférico. Mas, o ciclo das plantas será acelerado e a condutância estomática tende a aumentar, podendo resultar em redução do total de CO₂ fixado na biomassa.

A cada ano, a assimilação fotossintética remove cerca de um sétimo do CO₂ atmosférico, enquanto a respiração libera uma quantidade equivalente de CO₂ no ar. Este equilíbrio é um ponto básico para a pesquisa em biologia do CO₂ (KORNER, 2006). Há discrepâncias entre resultados provenientes de estudos em ambientes controlados em comparação a dados obtidos em ambientes naturais, o que torna limitada sua aplicação em projeções futuras (LONG et al., 2006).

O aquecimento global também deverá provocar alterações nas condições hídricas dos ecossistemas. Não são totalmente homogêneas as projeções sobre as alterações no regime pluviométrico. Por outro lado, considerando as relações entre temperatura do ar, umidade relativa do ar e demanda evaporativa atmosférica, um aumento na demanda evaporativa atmosférica é esperado nas próximas décadas. Esta combinação de fatores aponta para um aumento na frequência e na intensidade de estresses por déficit hídrico em plantas (MARIN et al., 2007; NEPOMUCENO et al., 2007). Este aspecto é particularmente importante nas regiões tropicais, onde a demanda evaporativa e o próprio regime hídrico é o principal determinante do padrão fenológico e da performance dos ecossistemas vegetais. Também é provável que haja maior frequência de estiagens, chuvas intensas e temperaturas extremas. Com isto, regiões que atualmente já apresentam riscos ou limitações devido a estes fatores tendem a se tornar mais restritivas nas próximas décadas, como é o caso da região semi-árida brasileira (GUIMARÃES; SANS, 2007). Através de simulações de cenários futuros, Baesso et al. (2007) concluíram que a produtividade de eucalipto deverá diminuir nas próximas décadas, no norte do Espírito Santo e sul da Bahia. Para a vegetação de cerrado e da borda da Amazônia, a disponibilidade hídrica tende a se tornar limitante no futuro. Sua grande oscilação anual tende a se acentuar ainda mais, exigindo maior absorção de água das camadas mais profundas do perfil do solo na estação seca, que tem sido a grande estratégia de sobrevivência dessas espécies durante o inverno (OLIVEIRA et al., 2005).

O aumento nas temperaturas noturnas também afeta a fenologia das espécies que necessitam tratamento de frio hibernal. A redução do número de horas de frio já vem sendo observada no Brasil, o que deverá afetar o padrão fenológico e a produtividade das espécies de clima temperado. Uma readequação nos zoneamentos e no padrão genético dessas espécies será necessária (WREGGE et al., 2007). Para espécies anuais que necessitam frio hibernal, o aumento nas temperaturas mínimas tende a torná-las mais tardias, apesar do aumento em graus-dia. Para essas espécies, a temperatura do ar tem efeitos ambíguos, tornando mais complexas as inferências sobre conseqüências do aquecimento global.

Fala-se em alterações na distribuição geográfica das espécies, em decorrência das mudanças climáticas. Em plantas perenes, a transferência para regiões mais elevadas ou de maior latitude parece inevitável, em decorrência do aquecimento (PANDOLFO et al., 2007; WREGGE et al., 2007). Plantas anuais também deverão ter mudanças na sua distribuição espacial (MARTINS e ASSAD, 2007a; 2007b). Porém, o deslocamento de ciclo e fases fenológicas para épocas atualmente mais frias será uma alternativa para espécies anuais. Em plantas cultivadas, algumas técnicas de manejo poderão reduzir os impactos das mudanças climáticas. Alterações no zoneamento e escalonamento de espécies, o uso crescente de técnicas de cultivo protegido, sistemas consorciados, irrigação, práticas conservacionistas de um modo geral, dentre outras, são alternativas que tendem a reduzir o impacto do aquecimento global. Alterações nas relações genótipo-ambiente, visando melhor adaptação de variedades através do melhoramento genético, também poderão reduzir o impacto de condições adversas decorrentes de mudanças climáticas.

Isto tudo conduz a uma necessidade maior de novas pesquisas e estudos, buscando reduzir o impacto por riscos climáticos. Não basta avaliar futuros cenários climáticos e tentar apenas quantificar suas alterações. Torna-se cada vez mais importante caracterizar os padrões de impacto que essas mudanças tendem a produzir e quantificar seus efeitos sobre os

organismos vivos, com base científica e experimental. Feito isto, torna-se necessário formular novos conhecimentos e estratégias que possibilitem mitigar ou minimizar os efeitos das futuras adversidades. Talvez, o problema maior esteja no fato de que pouca pesquisa de campo vem sendo feita neste sentido. Atualmente, muitos modelos estão sendo aplicados na simulação de futuros cenários físicos e físico-biológicos, na tentativa de estimar padrões futuros de mudanças climáticas e de seus impactos sobre as espécies e a vida no Planeta. Entretanto, tratando-se de fenômenos biológicos, nota-se grande carência de parâmetros confiáveis para ajuste desses modelos, capazes de refletir a realidade de campo e as especificidades regionais. Há necessidade de muita pesquisa em todos esses aspectos, em particular para quantificar padrões de resposta das espécies às prováveis alterações do clima.

A preocupação maior reside na rapidez das mudanças e na complexidade com que os processos ocorrem. No caso de plantas, haverá alterações nos padrões de fenologia, produção e de distribuição espacial. Quantificar esses impactos e formular medidas capazes de minimizá-los representam grandes desafios para a pesquisa nas próximas décadas.

4. Glossário de termos e conceitos utilizados

Fenologia: ramo da Ecologia que estuda os fenômenos periódicos dos seres vivos e suas relações com o ambiente.

Desenvolvimento (de um ser vivo): variações de volume, peso, forma e estrutura, visíveis ou invisíveis. Pressupõe mudanças de necessidades e sensibilidade dos indivíduos. Tem sentido amplo, enquanto crescimento se restringe ao aumento de volume, peso ou estatura.

Ciclo: período que vai do nascimento à morte do indivíduo. Ele começa e termina no mesmo ponto, daí sua denominação. Plantas anuais cumprem todo ciclo no mesmo ano e as perenes permanecem vivas por vários anos. As bienais cumprem seu ciclo em dois anos.

Algumas espécies perenes vegetam o ano todo e outras alternam um período vegetativo com repouso (dormência), no mesmo ano. As plantas se mantêm vegetando se o ambiente suprir suas necessidades. Oscilações de ambiente, como estação seca ou inverno frio, podem induzir à dormência. Neste caso, as plantas terão um ciclo vegetativo anual, embora sendo perenes.

Fase: aparecimento, transformação ou desaparecimento rápido de órgãos nas plantas (brotação, florescimento, desfolhação, maturação, etc.). Algumas fases são visíveis, como o aparecimento ou desaparecimento de órgãos, e outras são perceptíveis somente por exames como microscopia e análises químicas.

Subperíodo: intervalo entre duas fases consecutivas. Durante um subperíodo, as necessidades e a estrutura da planta são praticamente constantes ou variam numa só direção. Por exemplo, no crescimento vegetativo, a planta se limita a aumentar o número de folhas e estruturas vegetativas, sem alterar significativamente suas necessidades.

Estádios: fases específicas ou subdivisões de um subperíodo. Eles podem coincidir com fases, quando envolvem mudanças importantes, ou apenas caracterizam uma condição qualquer da planta, como determinado número de folhas no crescimento vegetativo.

Os estádios descrevem clara e detalhadamente o ciclo das plantas através de escalas fenológicas. O ciclo de uma planta é comparável a uma escada; daí o termo “escala”. A subida de cada degrau representa uma fase (transformação) e seus intervalos são os subperíodos.

Estes conceitos foram adaptados de De Fina e Ravelo (1973), Mota (1975) e Pascale e Damario (2004). Alguns exemplos de escalas fenológicas estão em Bergamaschi (2002b).

5. Referências¹

BAESSO, R. C. E.; RIBEIRO, A.; SILVA, M. P.; SANTOS, R. C. A. Impacto das mudanças climáticas na produtividade do eucalipto no norte do Espírito Santo e sul da Bahia. In: Congr. Bras. Agromet., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007.

A ORDEM QUE OS DOIS TRABALHOS APARECEM CITADOS NO TEXTO ESTÁ INVERTIDA. ALTERAR NA LISTAGEM OU NO TEXTO. O TRABALHO B É CITADO ANTES DO A NO TEXTO.

BERGAMASCHI, H. *Fotoperiodismo*. 2002a. Disponível em: <http://www.ufrgs.br/agropfagrom/disciplinas/502/agr05502.html>

BERGAMASCHI, H. *Fenologia*. 2002b. Disponível em: <http://www.ufrgs.br/agropfagrom/disciplinas/502/agr05502.html>

DE FINA, A. L.; RAVELO, A. C. *Climatologia y fenologia agrícolas*. Buenos Aires, Eudeba, 1973. 281p.

GARNER, W. W.; ALLARD, H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Washington, *Journal of Agricultural Research*, v. 28, n. 2, p. 553 - 606, 1920.

GUIMARÃES, D. P.; SANS, L. M. A. Análise temporal da distribuição de chuvas no Sertão Nordestino. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007.

INTERGOVERNAMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. *Climate change 2007; The physical Bases*. Switzerland: IPCC, 2007. 18p. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on the Climate Change.

KORNER, C. Forests, biodiversity and CO₂: surprises are certain. *Biologist*, v. 53, n. 2. p. 82 - 90, 2006.

LONG, S. P.; AINSWORTH, E. A.; LEAKEY, A. D. B.; NOSBERGER, J.; ORT, D. R. Food for thought: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science*, v. 312, p. 1918 - 1921, 2006.

MARIN, F. R.; ASSAD, E. D.; BARBARISI, B. F.; PILAU, F. G.; PACHECO, L. R. F.; ZULLO JR., J.; PINTO, H. S. COMPLETAR OS AUTORES Efeito das mudanças climáticas sobre a aptidão climática para cana-de-açúcar no Estado de São Paulo. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007.

¹ As Referências são de responsabilidade do autor.

MARTINS, P. M.; ASSAD, E. D. Impactos econômicos das possíveis alterações climáticas na cultura do arroz nos Estados de Goiás e Minas Gerais. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007a.

A ORDEM QUE OS DOIS TRABALHOS APARECEM CITADOS NO TEXTO ESTÁ INVERTIDA. ALTERAR NA LISTAGEM OU NO TEXTO. O TRABALHO B É CITADO ANTES DO A NO TEXTO.

MARTINS, P. M.; ASSAD, E.D. Impactos econômicos das possíveis alterações climáticas na cultura do feijão nos Estados de Goiás e Minas Gerais. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007b.

MOTA, F. S. *Meteorologia Agrícola*. São Paulo, Nobel, 1975. 376p.

NEPOMUCENO, A. L.; FARIAS, J. R. B.; SALINET, L. H.; POLIZEL, A. M.; NEUMAIER, N.; BENEVENTI, M. A.; STOLF, R.; ROLLA, A. A. P. COMPLETAR OS AUTORES Engenharia genética como ferramenta no desenvolvimento de plantas de soja adaptadas a cenários futuros de mudanças climáticas. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007.

OLIVEIRA, R. S.; BEZERRA, L.; DAVIDSON, E. A.; PINTO, F.; KLINK, C. A.; NEPSTAD, D. C.; MOREIRA, A. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology*, v. 19, p. 574 - 581, 2005. NO TEXTO CONSTA 2005. VERIFICAR.

PANDOLFO, C.; HAMMES, L. A.; CAMARGO, C.; MASSIGNAN, A. M.; PINTO, E. S. P.; LIMA, M. COMPLETAR AUTORES Possíveis impactos das mudanças climáticas na distribuição de áreas potenciais de cultivo da cultura da banana e da maçã no Estado de Santa Catarina. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007.

PASCALE, A. J.; DAMARIO, E. A. *Bioclimatologia agrícola y agroclimatologia*. Buenos Aires, Universidade de Buenos Aires, 2004 550p.

STEINMETZ, S.; SIQUEIRA, O. J. W. de; WREGGE, M. S.; HERTER, F. G.; REISSER JR., C. Aumento da temperatura mínima do ar na região de Pelotas, sua relação com o aquecimento global e possíveis impactos no arroz irrigado no Rio Grande do Sul. In: Congr. Bras. Agrometeor., 14. *Anais...* Campinas: Embrapa/Unicamp/SBAgro, 2005.

VINCE-PRUE, D. *Photoperiodism in plants*. London, Mc Graw Hill, 1975. 444p.

WREGGE, M. S.; HERTER, F. G.; STEINMETZ, S.; REISSER JR., C.; GARRASTAZU, M. C.; CARAMORI, P. H.; MATZENEAUWER, R.; BRAGA, H. J. COMPLETAR AUTORES Influência do aquecimento global sobre a fruticultura de clima temperado na Região Sul do Brasil diante de alguns cenários de mudanças climáticas. In: Congr. Bras. Agrometeor., 15. *Anais...* Aracaju: Embrapa/SBAgro, 2007.



CAPÍTULO 17

Fenologia e biologia reprodutiva de cinco espécies arbóreas na Floresta Nacional do Tapajós, Santarém, Pa, Distrito Florestal, BR 163

Márcia Motta Maués

Paulo Eugênio A. M. de Oliveira

Milton Kanashiro

Nas florestas tropicais, a maioria das espécies arbóreas é polinizada por animais (ROUBIK; DEGEN, 2004), através de uma grande variedade de sistemas de polinização, associados à diversidade das flores (ENDRESS, 1994). Abelhas nativas predominam entre os vetores de fluxo de pólen no dossel, seguidos por aves, morcegos e outros insetos (BAWA, 1990). O vento, apesar de menos comum, é também um importante vetor de polinização nesse ambiente (BULLOCK, 1994). O conhecimento dos mecanismos de polinização e dos ritmos de ocorrência e duração dos eventos reprodutivos é importante para se entender o funcionamento e estrutura dessas comunidades vegetais, uma vez que exercem influência na distribuição espacial das plantas, riqueza e abundância de espécies, além da estrutura trófica e fenodinâmica (BAWA et al., 1985; MORELLATO, 1991). Além disso, fornecem informações importantes para auxiliar nas tomadas de decisão do manejo florestal, a fim de garantir a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies nas áreas manejadas. Estratégias adequadas de manejo de produtos florestais madeireiros e não-madeireiros deveriam levar em consideração a possibilidade das alterações nas comunidades vegetais influenciarem também as populações de polinizadores pela redução de fontes de alimento, dada a existência de espécies de plantas que compartilham os mesmos vetores de polinização, assim como as possíveis mudanças no microclima causadas pelas atividades de manejo (p. ex., abertura do dossel).

Pesquisas direcionadas ao entendimento dos processos reprodutivos de espécies arbóreas da floresta Amazônica ainda são escassas, em parte pela dificuldade para se alcançar o dossel e ter acesso à copa das árvores, que muitas vezes pode atingir 30-35 metros para as espécies clímax e até 50 metros para as emergentes. Devido às características reprodutivas e padrões demográficos, as árvores tropicais são mais vulneráveis aos efeitos da fragmentação (CASCANTE et al., 2002), por isso é importante conhecer os processos reprodutivos de espécies sob pressão exploratória, como evidenciado por Kanashiro (1986) com *Cordia goeldiana*, Degen et al. (2004) com *Symphonia globulifera*, Gribel et al. (1999), com *Ceiba pentandra*, Dick (2001) com *Dinizia excelsa*, Quesada e Stoner (2003) com *Ceiba grandiflora*, e Maués (2000, 2001, 2006) com *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Manilkara huberi*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis*. Dentre os estudos sobre a fenologia reprodutiva de árvores na Amazônia, destacam-se os de Araújo (1970), Magalhães e Alencar (1979), Carvalho (1980), Montagner e Yared (1983), Alencar (1991), Pires (1991), Umaña e Alencar (1993), Freitas et al. (1998), Ruiz e Alencar (1999), Andrade Júnior e Ferraz (2000), Leão e Yared (1999) e Laurance et al. (2003). Contudo, tais estudos ainda são pouco representativos frente a enorme diversidade da flora amazônica.

Nesse trabalho serão apresentados resultados de pesquisas que vem sendo conduzidas na Amazônia oriental com cinco espécies arbóreas, *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leg. Papilionoideae), *Manilkara huberi* Huber (Sapotaceae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L. (Clusiaceae) e *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae), em uma área de floresta ombrófila densa, situada na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará. A FLONA do Tapajós está localizada a cerca de 50 km ao sul da cidade de Santarém, na região do Baixo Amazonas, ocupando uma área de aproximadamente 600.000 ha. Nas duas últimas décadas, a FLONA do Tapajós vem sendo usada para atividades controladas de extração de madeira e pesquisas sobre manejo sustentável de florestas (SILVA et al., 1985; KANASHIRO et al., 2002). As espécies selecionadas

representam três grupos ecológicos (pioneiras, clímax de crescimento rápido ou demandantes de luz e clímax de crescimento lento ou tolerantes à sombra) e foram selecionadas considerando critérios como valor comercial da madeira, pressão de exploração, ampla distribuição geográfica, além de diversidade de vetores de fluxo de pólen e sementes, fenologia de florescimento, distribuição espacial, e sistemas reprodutivos, de forma que possam ser usadas como referência para outras espécies com características reprodutivas semelhantes (KANASHIRO et al., 2002).

Foram examinados aspectos básicos sobre a fenologia e biologia reprodutiva e agentes polinizadores. O monitoramento fenológico foi realizado no período de outubro de 2001 a julho de 2004, e consistiu em observações semanais sobre a ocorrência dos eventos de floração (presença de flores abertas - antese), frutificação (fruto imaturo e fruto maduro, disseminação) e mudança foliar (folha nova e folha madura; desfolha parcial e desfolha total), segundo o método de Fournier e Charpantier (1975). A periodicidade dos eventos reprodutivos foi classificada em anual, sub-anual ou supra-anual (*sensu* Newstrom et al., 1994a, 1994b). O padrão anual é o mais previsível e comum nas plantas tropicais, e geralmente ocorre na mesma época a cada ano, podendo ser dividido em três subclasses: a) *Anual breve*: chamado *big bang* por Gentry (1974), com duração de quatro semanas, no máximo; b) *Anual intermediário*: chamado *cornucópia* por Gentry (1974) e *sazonal* por Frankie et al. (1974), com duração de dois a três meses; e c) *Anual estendido*: com duração acima de três meses, sendo comum encontrar nessa subclasse espécies com florescimento *anual intermediário* em nível de indivíduo e *anual estendido* em nível de população (NEWSTROM et al., 1994b).

Entre 50 a 60 indivíduos de cada espécie foram monitorados com auxílio de binóculo com aumento mínimo de 10x25. Os dados fenológicos foram correlacionados a registros meteorológicos de temperatura do ar e precipitação pluviométrica cedidos pelo *Projeto LBA* (LBA-ECOLOGY ..., 2007) coletados em uma torre de 45 metros de altura, situada a 5 km da área de estudo (Fig. 1). Foi determinado o percentual de florescimento,

frutificação e mudanças foliares da espécie por ano, a relação entre o número de flores lançadas e o número de frutos resultantes da polinização natural (*fruit set*) em até cinco inflorescências de cinco indivíduos das espécies *C. guianensis*, *D. odorata*, *J. copaia* e *S. globulifera*. Para *B. guianensis*, essas características foram registradas em apenas dois indivíduos femininos, utilizando-se até 30 inflorescências em cada árvore.

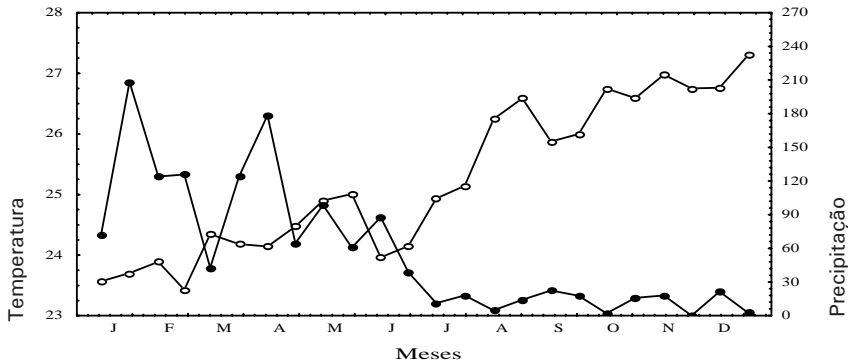


Figura 1. Valores médios quinzenais de precipitação pluviométrica e média diária de temperatura das mesmas quinzenas na Floresta Nacional do Tapajós, nos anos de 2001 a 2003. Fonte: *Projeto LBA* (LBA-ECOLOGY ..., 2007).

Observações visuais sobre o comportamento dos visitantes nas flores foram acompanhadas da coleta de espécimes para identificação e registro fotográfico. Durante as visitas, o local de contato do visitante com as partes florais foi observado, bem como a movimentação destes entre as flores. Foram identificados os polinizadores ilegítimos ou ocasionais, aqueles que visitam as flores em busca de recursos florais, mas não contribuem para a polinização, e os polinizadores legítimos ou efetivos, que realizam adequadamente a transferência de pólen compatível entre flores. Com o objetivo de permitir acesso à copa das árvores para os estudos de biologia reprodutiva (coleta de flores, testes de polinização controlada, captura e/ou observação de polinizadores), foram construídas quatro torres de madeira, com altura variando entre 32 e 40 metros e uma plataforma de 2 m² no topo.

Três espécies (*J. copaia*, *C. guianensis* e *B. guianensis*) apresentaram padrão de florescimento anual, enquanto *D. odorata* e *S. globulifera* tiveram um padrão sub-anual de florescimento,

uma vez que o florescimento apresentou dois eventos ao ano (fig. 2a e 2b). Dentre as espécies anuais, o período de maior percentual de florescimento na população foi sincronizado com os meses de menor precipitação pluviométrica (agosto a novembro) (MAUÉS, 2006). Em *J. copaia*, esse evento fenológico teve duração de até quatro semanas por árvore e flores com longevidade de um dia, inserindo-se na classificação de florescimento breve (NEWSTROM et al., 1994b) ou *big bang*, (GENTRY, 1974), porém ao nível de população o florescimento pode ser considerado anual intermediário (NEWSTROM et al., 1994a, 1994b) ou *cornucópia* (GENTRY, 1974). *C. guianensis* teve um comportamento distinto, com florescimento bastante prolongado e intermitente (fig. 2c), sendo considerado anual estendido *sensu* Newstrom et al. (1994b) ou *multiple bang* (GENTRY, 1974). *B. guianensis* apresentou uma variação no padrão *cornucópia*, pois a fase de “antese” dos capítulos (inflorescências) das árvores femininas durou entre três a quatro semanas para cada árvore, e, por conseguinte, as flores tiveram a mesma longevidade, mas nas árvores masculinas as inflorescências tiveram uma longevidade maior, entre seis a oito semanas por árvore (MAUÉS, 2006). Dessa forma foi classificada como anual intermediária *sensu* Newstrom et al. (1994b). A tênue transformação nas inflorescências na fase de abertura das flores dificultou a identificação da fase de florescimento nas árvores pistiladas, levando a registros subestimados do florescimento na população, contrastando com o elevado percentual de frutificação observado (fig. 2e).

Em *D. odorata* as plantas estudadas mostraram um padrão assíncrono de florescimento, com no máximo 34,3% indivíduos florescendo em sincronia na época chuvosa (2002) e 33,7% (2003) florescendo na época de estiagem, com uma alternância de épocas de floração entre os anos de monitoramento (MAUÉS, 2006). Uma vez que o florescimento ocorreu mais de uma vez ao longo do ano na população de árvores estudadas, a espécie teve um padrão de florescimento sub-anual, de acordo com Newstrom et al. (1994b). Por outro lado, *S. globulifera* apresentou três picos de florescimento no ano de 2002, com 64,1% em março, 35,1% em junho e 49,2% em setembro, e apenas um pico em 2003,

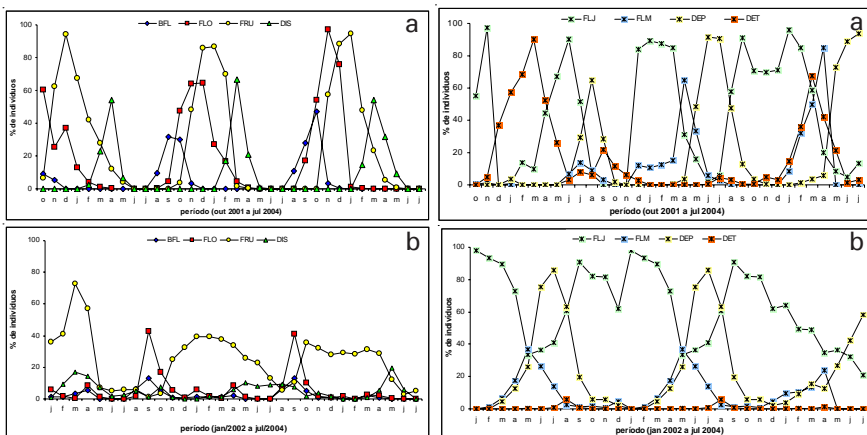
com 73,2% em setembro (fig. 2d), sendo encontrado, de fato, as mesmas árvores florescendo duas vezes ao ano (MAUÉS, 2006). Essa espécie foi também classificada como sub-anual *sensu* Newstrom et al. (1994b), que consideram esse padrão o menos previsível entre as árvores tropicais, apresentando episódios múltiplos de florescimento na maioria dos anos, com ciclos altamente irregulares, tendo sido chamado de *multiple-bang* (GENTRY, 1974), *episódico* (BULLOCK et al., 1983), *intermitente* (BERG, 2001) e *periódico* (HABER; FRANKIE, 1989). Esses padrões de floração têm relação direta com os processos reprodutivos e sistemas de polinização, interferindo na competição e manutenção dos polinizadores (NEWSTROM et al., 1994b). A fase de maturação e disseminação dos frutos das cinco espécies ocorreu, principalmente, no final do período de estiagem e início do período chuvoso, com exceção de *D. odorata*, que apresentou um fluxo contínuo de produção de frutos (MAUÉS, 2006).

As espécies *J. copaia* e *B. guianensis* foram classificadas como caducifólias, pois as árvores perderam completamente a folhagem em um determinado período do ano. As trocas foliares nas demais espécies antecederam o florescimento, sendo mais evidente em *D. odorata* (MAUÉS, 2006).

Na Amazônia, o período de menor precipitação pluviométrica concentra o florescimento da maioria das espécies arbóreas (ALENCAR, 1991; LEÃO; YARED, 1999). As espécies estudadas tiveram episódios de florescimento mais intensos nesse período, sendo que duas floresceram exclusivamente na época de estiagem (*J. copaia* e *B. guianensis*), enquanto *D. odorata*, *S. globulifera* e *C. guianensis* floresceram tanto na época chuvosa, quanto no período de estiagem. Estudos anteriores feitos com as mesmas espécies, mostraram resultados similares. *Bagassa guianensis* floresceu no período de transição chuvas/estiagem, entre os meses de junho a setembro na FLONA do Tapajós (PA) (SILVA, 2005). *Dipteryx odorata* tem apresentado variações nos períodos de florescimento, com registros no período chuvoso (ALENCAR et al., 1979) e na época de estiagem (CARVALHO, 1999). *Symphonia globulifera* floresceu entre maio a setembro, coincidindo com o final do período chuvoso e início de período de estiagem, no estuário do rio Amazonas (PA) (FREITAS et al.,

1998). Na região de Manaus, *C. guianensis*, apresentou um período de florescimento mais intenso na época chuvosa (dezembro a março) e no período de menor pluviosidade (outubro e novembro) o florescimento foi mais discreto (FERRAZ et al., 2002).

Quanto ao sistema sexual, *J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera* têm flores hermafroditas, *C. guianensis* é monóica e *B. guianensis* é dióica (MAUÉS, 2001, 2006). As características florais foram compatíveis com a lista de visitantes observados e coletados nas flores. As espécies *J. copaia* e *D. odorata* foram classificadas como melitófilas, uma vez que atraíram vasta diversidade de abelhas (*Centris*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Epicharis*, entre outros), entretanto, os visitantes florais de *D. odorata* foram mais diversificados, sendo encontradas abelhas, besouros, borboletas, mariposas, vespas e moscas (MAUÉS, 2000; MAUÉS et al., 2004). Essa diversidade de polinizadores legítimos é vantajosa para a espécie, pois permite a manutenção dos serviços de polinização na ausência de um dos grupos de polinizadores. Em *C. guianensis*, as visitas de microlepidópteros e abelhas-sem-ferrão ocorreram indiscriminadamente, e a espécie foi considerada entomófila. *S. globulifera* foi a única espécie ornitófila, sendo registrados visitantes de pelo menos cinco famílias de aves (Thraupidae, Trochilidae, Icteridae, Picidae, Ramphastidae e Psittacidae).



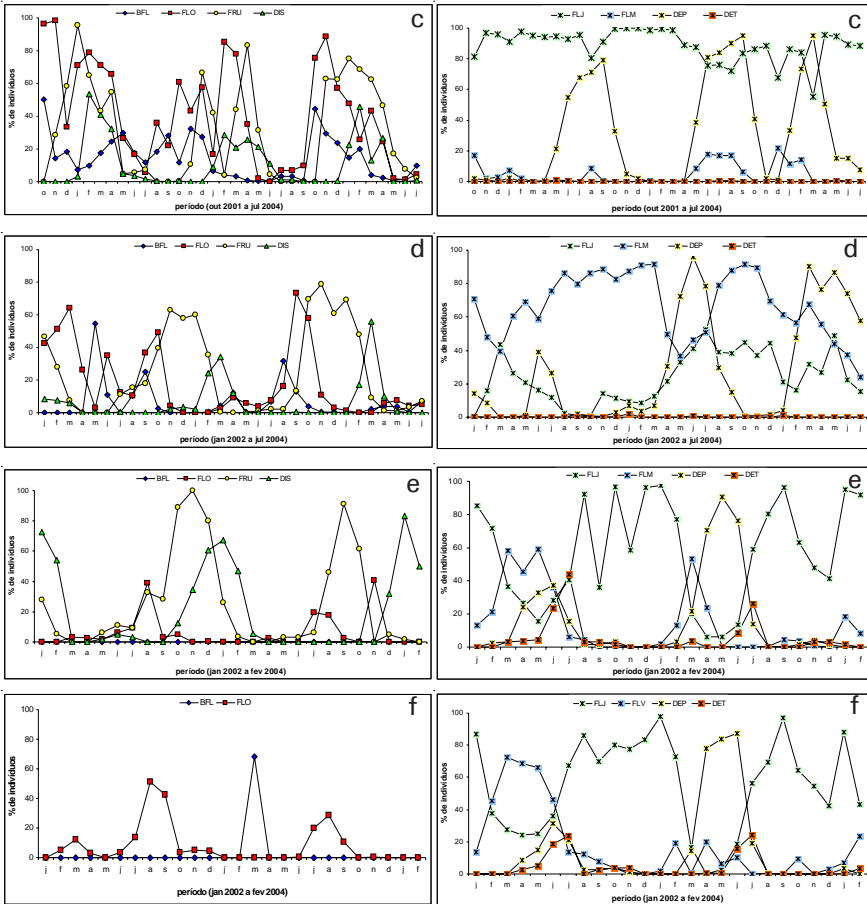


Figura 2. Fenologia reprodutiva de (a) *Jacaranda copaia*, (b) *Dipteryx odorata*, (c) *Carapa guianensis*, (d) *Symphonia globulifera* e (e) árvores pistiladas e (f) estaminadas de *Bagassa guianensis* de outubro de 2001 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós (PA): Floração (FLO = flores abertas); Frutificação (FRU = frutos verdes e maduros); Dispersão de frutos/sementes (DIS = disseminação); Mudanças foliares (FLJ = folhas jovens, FLM = folhas maduras) e; Caducifolia (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).



Figura 3. a) Flor de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) visitada por *Euglossa* sp.; b) Flores estaminadas de *Carapa guianensis* (Meliaceae); c) *Aguna* sp. visitando flor de *Dipteryx odorata* (Leg-Papilionoideae); d) *Epicharis affinis* em flor de *D. odorata*; e) *Cyanerpes caeruleus* coletando néctar em *Symphonia globulifera* (Clusiaceae); f) *Celeus grammicus* visitando flores de *S. globulifera*; g) Inflorescência pistilada de *Bagassa guianensis* (Moraceae); h) Inflorescências estaminadas de *B. guianensis*.

As aves da família Thraupidae, da ordem Passeriformes, foram os mais freqüentes, seguidos pelos beija-flores. Ambos foram considerados os polinizadores legítimos, pela sua freqüência de visitas e maneira de contato com os verticilos reprodutivos. Foram encontradas fortes evidências de polinização anemófila em *B. guianensis* (p.ex. árvores dióicas e emergentes, floração em período de estiagem, pólen seco, diminuto e abundante, flores sem perianto, com estames e estigmas expostos, ausência de atrativos aos visitantes florais) condizendo com sua morfologia floral e características relacionadas ao pólen e estigma (fig. 3 g e h). Juntamente com o vento, foi identificada a atuação de insetos da ordem Thysanoptera como co-polinizadores.

As cinco espécies apresentaram barreiras a autofecundação, sendo todas obrigatoriamente alógamas (MAUÉS, 2006). A partir das análises de pistilos usados nos testes de polinização com microscopia de fluorescência, foi observado que havia pelo menos dois sítios de incompatibilidade, remetendo a dois sistemas distintos, Auto-incompatibilidade de Ação Tardia (LSI – *Late-acting Self-incompatibility*) em *J. copaia* e *D. odorata* e, Auto-incompatibilidade Homomórfica Esporófitica (SSI – *Sporophytic Self-incompatibility*) em *C. guianensis* (MAUÉS et al., 2007). A taxa de polinização natural (*fruit set*) foi de 1,06% (*J. copaia*), 0,29% (*D. odorata*), 1,7% (*C. guianensis*), 63,8% (*B. guianensis*).

O conhecimento da ecologia reprodutiva de espécies arbóreas importantes para o manejo florestal pode dar subsídios para avaliar a susceptibilidade das espécies quanto à exploração de produtos madeireiros, visando a manutenção da capacidade reprodutiva das populações remanescentes. A conservação da diversidade genética e dos processos associados nas populações arbóreas em florestas manejadas tem gerado debates que buscam definir e medir a sustentabilidade do manejo florestal através de critérios e indicadores (KANASHIRO et al., 2002). Atualmente, os Planos de Manejo Florestal Sustentado (PMFS) incorporam poucas regulamentações específicas que resguardem a sustentabilidade das intervenções florestais futuras, tais como a manutenção de árvores porta-semente (SILVA, 2001). Apesar

da reconhecida importância das especificidades relacionadas aos padrões reprodutivos das espécies, estes não foram ainda suficientemente estudados e não vem sendo observados nos PMFSs. Assim, estudos dessa natureza são indispensáveis para o sucesso do manejo florestal sustentável, permitindo uma nova estratégia de manejo, que seja orientada por grupos de espécies com características ecológicas semelhantes.

Referências

ALENCAR, J. C. Estudos fenológicos de espécies florestais arbóreas e de palmeiras nativas da Amazônia. In: VAL, A. L.; FIGLILOLO, R.; FELDBERG, E. (Ed.). **Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: fatos e perspectivas**. Manaus: INPA, 1991. v. 1, p. 215-220.

ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 9, n. 1, p. 163-198, 1979.

ANDRADE JÚNIOR, M. A.; FERRAZ, I. D. K. Eventos fenológicos de copaíba (*Copaifera officinalis* L. Caesalpiniaceae) em mata de galeria do Rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil: uma primeira aproximação. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 30, n. 4, p. 523-533, 2000.

ARAÚJO, V. C. **Fenologia de essências florestais amazônicas I**. Manaus: INPA. 1970. 25 p. (Boletim do INPA, 4).

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.; BULLOCK, S. H.; PERRY, D. R.; COVILLE, R. E.; GRAYUM, M. H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees: II. pollination systems. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 3, p. 346-356, 1985.

BERG, C. C. **Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae)**: with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to flora neotropica monograph 7. New York: New York Botanical Garden, 2001. 347 p. (Flora neotropica monograph, 83).

BULLOCK, S. H. Wind pollination of neotropical dioecious trees. **Biotropica**, v. 26, p. 172-179, 1994.

BULLOCK, S. H.; BEACH, J. H.; BAWA, K. S. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* Radlk. (Meliaceae) in a Costa Rican rain forest. **Ecology**, v. 64, p. 851-862, 1983.

CARVALHO, J. O. P. **Fenologia de cinco espécies arbóreas de interesse econômico na Floresta Nacional do Tapajós**. Belém, PA: EMBRAPA-CPATU, 1999. 2 p. (EMBRAPA-CPATU. Comunicado técnico, 102).

CARVALHO, J. O. P. **Fenologia de espécies florestais de potencial econômico que ocorrem na Floresta Nacional do Tapajós**. Belém, PA: EMBRAPA-CPATU, 1980. 15 p. (EMBRAPA-CPATU. Boletim de pesquisa, 20).

CASCANTE, A.; QUESADA, M.; LOBO, J. J.; FUCHS, E. A. Effects of dry forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation Biology**, v. 16, p. 137-147, 2002.

DEGEN, B.; BANDOU, E.; CARON, H. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. **Heredity**, v. 93, p. 585-591, 2004.

DICK, C. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 268, p. 2391-2396, 2001.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 511 p.

FERRAZ, I. D. K.; CAMARGO, J. L. C.; SAMPAIO, P. T. B. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. **Acta Amazonica**, v. 32, n. 4, p. 647-661, 2002.

FOURNIER, L. A.; CHARPANTIER, C. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, v. 25, n. 1, p. 45-48, 1975.

FRANKIE, G. F.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, n. 3, p. 881-913, 1974.

FREITAS, J. L.; OLIVEIRA, F. A.; BARROS, P. L. C. Processos fenológicos de *Symphonia globulifera* L. e *Calycophyllum spruceanum* (Benth) K. Schum. em ecossistemas florestais de várzea na Ilha do Pará, Município de Afuá, no Estado do Pará. **Boletim da FCAP**, v. 29, p. 49-71, 1998.

GENTRY, A. H. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 61, n. 3, p. 728-759, 1974.

GRIBEL, R.; GIBBS, P.; QUEIRÓZ, A. L. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, n. 3, p. 247-263, 1999.

HABER, W. A.; FRANKIE, G. W. A tropical hawkmoth community: Costa Rica dry forest Sphingidae. **Biotropica**, v. 21, p. 155-172, 1989.

KANASHIRO, M. **Reproductive biology of *Cordia goeldiana***: a neotropical heterostylous species. 1986. 56 f. Thesis (Master of Science) - Department of Forestry, North Carolina State University, Raleigh:

KANASHIRO, M.; THOMPSON, I. S.; YARED, J. A. G.; LOVELESS, M. D.; COVENTRY, P.; MARTINS-DA-SILVA, R. C. V.; DEGEN, B.; AMARAL, W. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. **Unasylva**, v. 53, p. 25- 33, 2002.

LAURANCE, W. F.; RANKIN DE MERONA, J. M.; ANDRADE, A.; LAURANCE, S. G.; ANGELO, S. d´.; LOVEJOY, T. E.; VASCONCELOS, H. L. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 343-347, 2003.

LBA-ECOLOGY Km 83, data, publications, and presentations. Disponível em: <<http://www.ess.uci.edu/~lba/>>. Acesso em: 2 jul. 2007.

LEÃO, N. V. M.; YARED, J. A. G. Fenofases reprodutivas de seis espécies da família Vochysiaceae que ocorrem na Floresta Nacional do Tapajós, Pará. In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: CONTRIBUIÇÕES DO PROJETO EMBRAPA/DFID, 1999, Belém, PA. **Resumos expandidos**. Belém, PA: EMBRAPA-CPATU, 1999. p. 74-78. (EMBRAPA-CPATU. Documentos, 123).

MAGALHÃES, L. M. S.; ALENCAR, J. C. Fenologia de pau-rosa (*Aniba duckei* Kostermans) Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. Manaus, AM. **Acta Amazonica**, v. 9, n. 2, p. 227-232, 1979.

MAUÉS, M. M. **Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua importância para o manejo e conservação florestal**: Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA). 2006. 206 f. Tese (Doutorado) - Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF.

MAUÉS, M. M. Importance of the floral biology and pollinators on the sustainability of forest management. **Acta Horticulturae**, v. 561, p. 81-85, 2000.

MAUÉS, M. M. Síndromes de polinização e biologia floral de espécies madeiras da Amazônia e implicações para o manejo florestal. In: SILVA, N.; CARVALHO, O.; YARED, J. G. (Ed.). **A silvicultura na Amazônia Oriental**: contribuições do Projeto Embrapa/DFID. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental: DFID, 2001. p. 83-135.

MAUÉS, M. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M.; KANASHIRO, M. Reduced impact logging and its effects on the pollination of Amazonian trees. In: INTERNATIONAL POLLINATION SYMPOSIUM ON PLANT-POLLINATOR RELATIONSHIPS - DIVERSITY IN ACTION, 9., 2007, Ames. **Program and abstracts**. Ames: Iowa State University, 2007. p. 50-51. Editado por: C. A. C. Gardner; M. A. Harris; R. W. Hellmich; H. T. Horner; J. D. Nason; R. G. Palmer; J. J. Tabke; R. W. Thornburg; M. P. Widrlerchner.

- MAUÉS, M. M.; SOUZA, M. S.; KANASHIRO, M. The importance of solitary bees on the reproductive biology of timber trees at the Tapajós National Forest, Brazil. In: FREITAS, B. M.; PEREIRA, J. O. P. (Ed.). **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza: Imprensa Universitária, 2004. p. 241-254. A contribution to the International Workshop on Solitary Bees and their Role in Pollination, held in Beberibe, Ceará, Brazil, in April 2004.
- MONTAGNER, L. H.; YARED, J. A. G. **Aspectos da fenologia de *Cordia goeldiana* Huber e suas relações com alguns parâmetros climáticos**. Belém, PA: EMBRAPA-CPATU, 1983. 18 p. (EMBRAPA-CPATU. Boletim de pesquisa, 54).
- MORELLATO, L. P. C. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudoeste do Brasil**. 1991. 173 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- NEWSTROM, L. E. G.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, p. 141-159, 1994a.
- NEWSTROM, L. E. G.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; COLWELL, R. K. Diversity of long-term flowering patterns. In: McDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HATSHORN, G. S. (Ed.) **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press, 1994b. p. 142-160.
- PIRES, M. J. P. **Phenology of tropical trees from Jarí, Lower Amazon, Brasil**. 1991. 322 f. Thesis (PhD) - University of London, London.
- QUESADA, M.; STONER, K. E. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. **Oecologia**, v. 135, p. 400-406, 2003.
- ROUBIK, D. W.; DEGEN, B. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, v. 36, p. 165-179, 2004.
- RUIZ, J. E. A.; ALENCAR, J. C. Interpretações fenológicas de cinco espécies de Chrysobalanaceae na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. Manaus, AM. **Acta Amazonica**, v. 29, n. 2, p. 223-242, 1999.
- SILVA, J. N. M. **Manejo florestal**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica. 2001. 42 p.
- SILVA, J. N. M.; CARVALHO, J. O. P.; LOPES, J. C. A. Inventário florestal de uma área experimental na Floresta Nacional do Tapajós. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 10/11, p. 30-110, 1985.

SILVA, M. B. **Características ecológicas e genéticas de *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae)**: elementos para o manejo florestal. 2005. 150 f. Tese (Doutorado) - Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, PA.

UMAÑA, C. L. A.; ALENCAR, J. C. Comportamento fenológico da sucupira-preta (*Diploptropis purpurea* (Rich.) Amsh. var. *coriacea* Amsh.), na Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. **Acta Amazonica**, v. 23, n. 1, p. 199-211, 1993.



CAPÍTULO 18

Fenologia e biologia reprodutiva de plantas

Paulo Eugênio Oliveira

Introdução

A fenologia tem sido vista como parte importante das estratégias evolutivas das plantas, na medida que representa os eventos da vida das plantas frente às condições ambientais e conseqüentemente pode ter implicações importantes na sobrevivência e sucesso reprodutivo (RATHCKE; LACEY, 1985; NEWSTROM et al., 1994). Estas estratégias fenológicas seriam, então, resultado da seleção natural atuando sobre as características da história de vida da planta (SARMIENTO; MONASTÉRIO, 1983). Entretanto, os estudos fenológicos baseados em espécies dificilmente representam a variação que permitiria entender a ação da seleção natural. Mais ainda, estes estudos descrevem espécies como unidades similares na composição das comunidades vegetais, quando estas plantas variam amplamente em termos de importância ecológica. Como estas espécies e indivíduos representam elementos constitutivos do nível trófico mais basal destas comunidades, a fenologia e história de vida destes elementos podem ser básicos para o entendimento da disponibilidade de recursos e estruturação das comunidades e ecossistemas de uma maneira geral (NEWSTROM et al., 1994; VAN ASCH; VISSER, 2007). Mas como fazer a ponte entre fenologia de espécies e a necessidade de descrever disponibilidade e importância de eventos fenológicos de maneira quantitativa e ao nível individual? Esta é a pergunta básica que

este trabalho busca responder, levantando os problemas metodológicos e discutindo alternativas para a utilização mais efetiva dos dados fenológicos num contexto ecológico e evolutivo.

Fenologia qualitativa vs. Fenologia quantitativa

Os estudos fenológicos vegetais envolvem o acompanhamento periódico das mudanças fenéticas de indivíduos e espécies de plantas. Este acompanhamento pode ser definido como qualitativo ou quantitativo (BENCKE; MORELLATO, 2002). Estudos qualitativos (MANTOVANI; MARTINS, 1988; BATALHA; MANTOVANI, 2000) envolvem desde coletas periódicas de espécimes em flor ou fruto, sem uma padronização de esforço amostral nem de rotas de coleta, até marcação e acompanhamento de indivíduos de um grupo previamente selecionado de espécies (BATALHA; MARTINS, 2004). Alguns estudos importantes foram até mesmo baseados em material previamente coletado e depositado em herbários, re-analisados, então, para fins de informações fenológicas (BORCHERT, 1996; BOLMGREN; LONNBERG, 2005; LAVOIE; LACHANCE, 2006). Estes dados comumente envolvem a definição da presença ou ausência de fenofases nas espécies incluídas na amostra.

Num outro extremo, temos alguns estudos quantitativos (MORELLATO, 1992; CATTANIO et al., 2004; POMBAL; MORELLATO, 2000) que comumente amostram produção de biomassa ou itens como flores ou frutos. Segundo Marques e Oliveira¹ (submetido para publicação), estudos quantitativos comumente estão restritos a espécies bem conhecidas ou a um dado aspecto das mudanças fenológicas, como queda de folhas ou chuva de sementes que permitem uma padronização da forma de observação e dos métodos de análise. Dada à enorme diversidade tropical, estudos fenológicos voltados para a ecologia destas comunidades raramente envolvem dados quantitativos mensuráveis diretamente, mas sim métodos semi-quantitativos que buscam descrever as mudanças de intensidade dos eventos

¹ MARQUES, M. C. M.; OLIVEIRA, P. E. Seasonal rhythms of seed rain and seedling emergence in two tropical rain forests in southern Brazil. **Plant Biology**. Submetido em 2007.

fenológicos dentro das espécies vegetais (BENCKE; MORELLATO, 2002). Estes métodos foram muito influenciados pelos estudos de Fournier na América Central (FOURNIER, 1974; FOURNIER; CHARPANTIER, 1975) e buscam descrever estas mudanças de intensidade sem ter que efetivamente utilizar medidas exatas, que seriam pouco práticas, dadas às diferenças de hábito e à diversidade de espécies incluídas em muitos destes estudos. Estes estudos semi-quantitativos utilizam escalas de intensidade pré-definidas e permitem análises refinadas, associando as mudanças observadas com dados ambientais obtidos de maneira quantitativa (MORELLATO et al., 2000; LOPES; BUZATO, 2005; LENZA; KLINK, 2006).

Espécies vs. Indivíduos

Um outro problema é que, mesmo permitindo um enfoque semi-quantitativo e análises sofisticadas, a maior parte dos estudos realizados com espécies tropicais ao nível comunitário é baseado em espécies. Comumente, o enfoque envolve a escolha de indivíduos das espécies encontradas na área e o acompanhamento destes indivíduos. Mesmo quando esta escolha não é feita de maneira tão rígida, os representantes de cada espécie são reunidos para efeito de análise e a intensidade média das fenofases de cada espécie é utilizada para avaliar a intensidade geral na comunidade, parâmetros como sincronização e associação com fatores ambientais (NEWSTROM et al., 1994, BENCKE; MORELLATO, 2002). Tal procedimento parece considerar *a priori* que cada espécie tem uma importância similar para a comunidade e que os ajustes obtidos a partir desta avaliação são ajustes resultantes de pressão de seleção sobre elementos equivalentes na organização daquela comunidade ou ecossistema.

Entretanto, este não é um pressuposto sustentável. As espécies são muito diferentes em abundância e importância ecológica. Estudos de diversidade indicam um número pequeno de espécies comuns e muitas espécies relativamente raras em formações vegetais tropicais (CRAWLEY, 1997). As ordens de grandeza destas diferenças são de dezenas de vezes. Além do mais, as espécies também variam quanto ao hábito, alguma delas

representando árvores de grande porte, enquanto outras estão restritas ao sub-bosque. É possível pensar que estas diferenças talvez não sejam importantes, na medida que os dados fenológicos permitirem definir padrões gerais de associação com fatores ambientais. Mas é possível prever situações onde dados semi-quantitativos, analisados com base em espécies, podem oferecer informações equivocadas. Mudanças climáticas ou ecológicas (e.g. fragmentação de habitats) provavelmente vão afetar diferencialmente o sucesso reprodutivo das espécies e a abundância relativa delas na comunidade (AIZEN; FEINSINGER, 1994; MEMMOTT et al., 2007). Mas, com estudos fenológicos baseados em espécies, estas mudanças não levarão a diferentes padrões fenológicos na comunidade enquanto o efeito não for intenso o suficiente para levar à exclusão local de espécies, provavelmente tarde demais para ações de conservação.

Fenologia e interações entre animais e plantas

Mas existe um cenário onde estes dados semi-quantitativos baseados em espécies são particularmente insuficientes. Os estudos comunitários sobre a biologia reprodutiva e as interações animais-plantas nos processos de polinização e dispersão têm encontrado padrões de organização mais generalistas que o suposto anteriormente. A maior parte destes sistemas parece organizado em forma de guildas, onde grupos de vetores bióticos dependem difusamente dos recursos fornecidos por grupos de plantas. Estes grupos são claramente guildas, no sentido que incluem plantas e animais não necessariamente unidos por laços filogenéticos estritos, mas que dependem dos serviços providos por cada lado. Entender a fenologia de floração e frutificação é fundamental para estes estudos e fornece o cronograma básico para definir os vínculos entre estes grupos. Mas o entendimento destes vínculos passa pela definição da importância relativa de cada planta em termos de oferta de recursos. E, neste caso, a unidade de oferta de recursos não é a espécie, mas o indivíduo florindo e frutificando. Em muitos casos, nem mesmo o indivíduo é a unidade de atração, já que as diferenças de intensidade de floração ou frutificação entre plantas vão implicar em maior ou menor atratividade e disponibilidade de recursos. Neste sentido,

estudos sobre interação entre polinizadores e dispersores vão depender cada vez mais de estudos quantitativos sobre a disponibilidade de recursos. Mas como vimos, as dificuldades práticas destes estudos e a preponderância de estudos semi-quantitativos baseados em espécies limitam a utilidade dos dados fenológicos disponíveis.

A solução óbvia para tal problema é tentar avaliar ou utilizar dados sobre a importância relativa de cada espécie e utilizar estes dados para estimar mais precisamente a intensidade das fenofases. Amostragem baseada em indivíduos, mas utilizando índices de atividade de Fournier, permite avaliar a contribuição relativa de cada espécie ou grupo ecológico para a produção de flores ou frutos (PAISE; VIEIRA, 2006). O uso da densidade relativa das espécies pode ser utilizada como peso para o índice de atividade ou intensidade, permitindo uma estimativa do percentual de indivíduos com atividade fenológica num determinado momento (OLIVEIRA; GIBBS, 2002). Tal enfoque permite, inclusive, avaliar as mudanças nos padrões de atividade fenológica decorrentes da substituição de espécies ou mudanças de composição entre áreas próximas. Com um conhecimento prévio da atividade fenológica das espécies mais importantes de uma região, é possível fazer modelos dos padrões de atividade em cada área e entender a dinâmica dos mosaicos de oferta de recursos.

Mas, para realmente avaliar oferta de recursos para polinizadores, dispersores e mesmo fitófagos ou outros grupos de animais interagindo com plantas, é necessário utilizar medidas mais diretas. Oferta de néctar para beija-flores ao longo do tempo e espaço foi avaliada utilizando metodologia simples e relativamente eficiente (OLIVEIRA, 1998). Estas análises, associadas a medidas diretas da produção e concentração do néctar nas várias espécies amostradas, permitem definir a recompensa energética por unidade de área e avaliar, inclusive, a capacidade de carga dos ambientes ao longo do tempo. Os mesmos métodos de análise foram utilizados em outras áreas e para outros tipos de polinizadores, como morcegos, que utilizam prioritariamente ou exclusivamente néctar. Enfoques semelhantes

podem ser utilizados para estimar a oferta de frutos e de outros recursos para guildas de animais interagindo com plantas.

Considerações finais

Estes estudos de oferta de recursos são básicos para entender as mudanças nas redes de interações entre plantas e polinizadores. A fenologia de floração de uma espécie não é fixa, mas pode ser modificada por transformações no ambiente, tais como a amplitude da estação chuvosa ou alterações de temperatura, mudanças que podem acontecer com relativa rapidez (FRANKS et al., 2007). Estas mudanças podem ter grande impacto sobre os recursos disponíveis para polinizadores e dispersores, mesmo quando a organização das redes de interações destas guildas com as plantas pressupõe uma resiliência grande. Modelos recentes sugerem que mudanças fenológicas relativamente pequenas podem resultar na ausência de recursos para uma parcela significativa destas guildas, com potencial exclusão de espécies e perda de diversidade (MEMMOTT et al., 2007). Num contexto de mudanças globais, entender a fenologia de maneira mais precisa e quantitativa vai ser vital para estimar oferta de recursos e manutenção das teias de interações (VISSER; BOTH, 2005) que parecem ser fundamentais para a estruturação de comunidades tropicais.

Referências

- AIZEN, M. A.; FEINSINGER, P. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p. 330-351, 1994.
- BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60, p. 129-145, 2000.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Reproductive phenology of the Cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 149-161, 2004.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 3, p. 269-275, 2002.

BOLMGREN, K.; LONNBERG, K. Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. **International Journal of Plant Sciences**, v. 166, n. 4, p. 663-670, Jul. 2005.

BORCHERT, R. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 65-80, Jan. 1996.

CRAWLEY, M. J. The structure of plant communities. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). **Plant ecology**. Oxford: Blackwell, 1997. p. 475-531.

FOURNIER, L. A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, v. 24, p. 422-423, 1974.

FOURNIER, L. A.; CHARPANTIER, C. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, v. 25, p. 45-48, 1975.

FRANKS, S. J.; SIM, S.; WEIS, A. E. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 4, p. 1278-1282, Jan. 2007.

LAVOIE, C.; LACHANCE, D. A new herbarium-based method for reconstructing the phenology of plant species across large areas. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 4, p. 512-516, Apr. 2006.

LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 4, p. 627-638, 2006.

LOPES, L. E.; BUZATO, S. Biología reproductiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 4, p. 785-795, 2005.

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, 1988, p. 101-112, 1988.

MEMMOTT, J.; CRAZE, P. G.; WASER, N. M.; PRINCE, M. V. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. **Ecology Letters**, v. 10, n. 8, p. 710-717, Aug. 2007.

MORELLATO, L. P. C. Nutrient cycling in 2 south-east brazilian forests .1. Litterfall and litter standing crop. **Journal of Tropical Ecology**, v. 8, p. 205-215, May 1992.

- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASHI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPARRO, V. B. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, n. 4B, p. 811-823, 2000.
- 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. 26, n. 2, p. 141-159, Jun. 1994.
- OLIVEIRA, G. M. **Disponibilidade de recursos florais para beija-flores num cerrado de Uberlândia, MG**. 1998. 63 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed.). **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Washington: Columbia University Press, 2002. p. 329-347.
- PAISE, G.; VIEIRA, E. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma floresta ombrófila mista no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 3, p. 615-625, 2006.
- POMBAL, E. C. P.; MORELLATO, L. P. C. Differentiation of floral color and odor in two fly pollinated species of *Metrodorea* (Rutaceae) from Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 221, n. 3-4, p. 141-156, 2000.
- RATHCKE, B.; LACEY, E. P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review Ecology Systematics**, v.16, p. 179-214, 1985.
- SARMIENTO, G.; MONASTERIO, M. Life forms and phenology. In: BOULIERE, F. (Ed.). **Ecosystems of the world: tropical savannas**. Amsterdam: Elsevier, 1983. p. 79-108.
- VAN ASCH, M.; VISSER, M. E. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. **Annual Review of Entomology**, v. 52, p. 37-55, 2007.
- VISSER, M. E.; BOTH, C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 272, n. 1581, p. 2561-2569, Dec. 2005.



CAPÍTULO 19

Polinização e conservação: sugestões de diretrizes para gestão de paisagens alteradas

Blandina Felipe Viana

A polinização, que consiste na transferência de gametas masculinos para o estigma da flor, é o primeiro passo na reprodução de plantas com flores, sendo, portanto considerada um processo ecológico chave para conservação e sustentabilidade das comunidades vegetais e sua fauna associada, em quase todos os ecossistemas terrestres do planeta. Entretanto, esse processo encontra-se sob forte estresse, sobretudo em ambientes manejados (BUCHMANN; NABHAN, 1996).

Dentre os fatores de estresse ambiental que mais afetam a biodiversidade e a conseqüente queda da eficiência de processos ecológicos, como a polinização, a intensificação da agricultura e da silvicultura destaca-se por provocar alterações em larga escala na paisagem natural. O desmatamento para a instalação de monoculturas leva à redução do hábitat natural e à perda da sua conectividade funcional (KREMEN et al., 2007).

A conectividade entre hábitats é essencial para a manutenção dos polinizadores, cujas populações vêm sendo seriamente atingidas pela degradação do hábitat em todo o mundo (KEVAN, 2001; RICKETTS et al., 2006). A intensificação da agricultura cria um ambiente hostil para os polinizadores ao eliminar as manchas de hábitat natural, que serviam como fontes de recursos alimentares e locais de nidificação (KREMEN et al., 2002).

Recentemente, uma campanha internacional, denominada Iniciativa Internacional para a Conservação e Uso Sustentável dos Polinizadores (IPI), adotada pela Convenção da Diversidade Biológica (CBD), que motivou várias iniciativas regionais em diversos continentes e países, dentre elas a Iniciativa Brasileira dos Polinizadores (BPI) (KEVAN; VIANA, 2003), tem alertado para os riscos decorrentes da redução das populações dos polinizadores autóctones que, além de causar sérios prejuízos financeiros aos produtores rurais (KEVAN; PHILIPS, 2001), em casos extremos, pode levar à extinção de plantas e animais e provocar mudanças na paisagem e no funcionamento dos ecossistemas (BOND, 1995; KEARNS et al., 1998).

Essa campanha, além de chamar a atenção dos diversos setores da sociedade civil sobre a importância dos polinizadores, tem incentivado, em todo o mundo, o desenvolvimento de pesquisas que visam, dentre outras, ao “monitoramento do declínio dos polinizadores, suas causas e impacto nos serviços de polinização” e de ações específicas em prol da “conservação, restauração e uso sustentável da diversidade dos polinizadores em ecossistemas agrícolas e relacionados”.

Assim, na última década, tem crescido o número de investigações acerca do papel central dos polinizadores na manutenção das comunidades vegetais e na produção de alimentos e dos impactos econômicos e ecológicos provocados pelo declínio de suas populações (KLEIN et al., 2007; KREMEN et al., 2007).

As pesquisas recentes que buscam acessar os efeitos da perda do hábitat sobre os polinizadores e sobre o sucesso reprodutivo de espécies vegetais (ALLEN-WARDELL et al., 1998, STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 1999; STEFFAN-DEWENTER et al., 2002; KREMEN et al., 2002, KLEIN et al., 2003; TAKI; KEVAN, 2007) ressaltam a importância de se considerar as múltiplas escalas espaciais e temporais da paisagem, pelas quais os polinizadores podem ser influenciados. Nesses estudos, tem-se demonstrado que não apenas a qualidade do hábitat local, mas a quantidade de hábitat e a configuração da paisagem no qual ele está inserido, afetam a diversidade dos

polinizadores e os serviços de polinização em sistemas naturais e agroecossistemas.

Resultados de recentes investigações realizadas no Brasil têm corroborado essas evidências (DE MARCO; COELHO, 2004, TONHASCA et al., 2002, BOGDANSKI, 2005), reforçando a necessidade imediata da implementação de diretrizes de gestão que visem à manutenção dos serviços de polinização no País.

Como ponto de partida para a discussão de estratégias que visem à conservação dos polinizadores em paisagens alteradas, destacamos aqui dois estudos de caso realizados no Estado da Bahia que foram desenhados com o objetivo de avaliar o efeito da alteração de habitats naturais sobre a composição de insetos polinizadores.

O primeiro deles (VIANA et al., 2004), realizado na região sul da Bahia, teve por objetivo avaliar a permeabilidade da matriz de eucalipto, bem como o estado de conservação dos remanescentes de mata atlântica, sobre a diversidade de euglossíneos (Apidae: Euglossina), importantes polinizadores de espécies vegetais nativas em ambientes de mata úmida na região Neotropical (DRESSLER, 1982; WILLIAMS; WHITTEN, 1983). Estudos prévios (POWEL; POWEL, 1987; MORATO, 1994) apontaram os euglossíneos como bons indicadores biológicos da qualidade dos habitats florestados.

Nessa região, a paisagem resultante da fragmentação é formada, principalmente, por pequenas porções de mata atlântica intercaladas por plantios de eucaliptos, que formam uma matriz temporariamente florestada e, portanto, com potencial para aumentar a conectividade entre as manchas de mata.

Em uma área de 27 mil hectares, situada entre os municípios de Porto Seguro e Santa Cruz de Cabrália, em propriedades da Empresa Veracel Celulose, estabeleceram-se 12 unidades amostrais, sendo quatro em distintos fragmentos florestais em estágio intermediário de sucessão, quatro em um fragmento de floresta madura (mata de referência com 6.069 ha de mata contínua) e quatro em eucaliptais com 6-7 anos de idade,

para investigar se os fragmentos ainda mantinham a fauna presente na mata de referência e se o eucalipto era uma boa matriz capaz de manter a conectividade funcional do sistema, sob o ponto de vista das abelhas estudadas.

Os resultados revelaram uma variação significativa das abundâncias entre os elementos da paisagem com valores maiores na mata de referência e menores no eucalipto. Embora as espécies de euglossíneos tenham respondido de forma diferente ao gradiente ambiental formado entre as categorias da paisagem, houve declínio da abundância total e da riqueza com a perda do hábitat, indicando que as áreas de eucalipto não constituem matriz adequada para conectar as manchas de floresta em estágios intermediários de sucessão, para esse grupo de abelhas.

A existência de um gradiente ambiental relacionado com a maior densidade de folhagem nos estratos superiores, maior umidade do ar e menor temperatura, evidenciado pelas análises, parece indicar que as variáveis importantes são aquelas relacionadas à recomposição da estrutura típica da Mata Atlântica. Isso reforça a necessidade da implementação de medidas de manejo que visem não só à manutenção dos remanescentes menores e mais isolados e à redução das áreas de eucaliptais, mas, principalmente, à restauração e ampliação das áreas de habitats naturais existentes, visando ao restabelecimento das condições ambientais características dos habitats mais conservados, necessárias à sobrevivência das espécies de euglossíneos mais sensíveis a perturbações.

O segundo estudo (VIANA et al., 2007) pretendeu avaliar o efeito da perda de hábitat natural (medida pela proporção de cobertura vegetal presente em uma área circular com raio de 1.000 m a partir do centro dos cultivos do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis* Sims)) e das condições desses habitats (medidas pela densidade de substratos disponíveis para nidificação de abelhas do gênero *Xylocopa*, nessa mesma área), sobre a densidade populacional dos polinizadores autóctones daquela cultura.

As investigações foram realizadas no entorno de 16 propriedades com plantios de maracujá-amarelo, situadas no Município de Juazeiro, na região do vale médio São Francisco, maior pólo de fruticultura tropical da região nordeste do País.

O maracujá-amarelo é uma cultura economicamente importante no Brasil, entretanto a sua produtividade ainda está muito aquém do seu potencial, sendo a limitação de polinizadores um dos principais fatores que impedem a expansão da cultura na região estudada (BOGDANSKI, 2005). Como o maracujá-amarelo requer a polinização cruzada para a produção, os produtores investem bastante na polinização manual cruzada, a qual representa o segundo maior custo de produção (AGUIAR-MENEZES et al., 2002).

Os principais polinizadores dessa cultura na região são abelhas do gênero *Xylocopa*, as quais nidificam, principalmente, em imburana (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett - Burseraceae), árvore nativa da caatinga.

As análises dos resultados evidenciaram que a população desses polinizadores, na área estudada, está sendo mais influenciada pela redução de seu substrato preferencial para nidificação, a imburana, ameaçada pelo corte seletivo, que pela perda quantitativa de hábitat natural. Isso sugere que, embora ainda presente no entorno das áreas cultivadas, as condições da caatinga são precárias para a manutenção dessa guilda de polinizadores.

Esses resultados sugerem a necessidade de medidas imediatas para a recuperação dessas áreas semi-naturais de caatinga, estimulando a recolonização desses hábitats com indivíduos de espécies vegetais, como a imburana, sítio preferencial de nidificação das abelhas naquela região, que ajudem a manter as populações desses polinizadores, oferecendo-lhes fontes contínuas de recursos alimentares e locais para nidificação.

Embora esses estudos tenham sido cuidadosamente desenhados, visando testar o efeito da alteração dos hábitats na escala da paisagem e que os resultados obtidos tenham permitido,

inclusive, revelar os mecanismos explicativos subjacentes aos padrões encontrados, as estratégias conservacionistas aqui sugeridas, que poderiam reduzir o impacto dessa alteração, são apenas intuitivas, baseadas em princípios ecológicos gerais para a conservação da biodiversidade na escala da paisagem, previamente apontados por Lindenmayer e Franklin (2002), segundo os quais, a perda de espécies é dirigida, predominantemente, pela perda de hábitat.

Outro aspecto importante que deve ser considerado quando da elaboração de medidas de conservação são as variações temporais da paisagem. Segundo Carlos Peres (comunicação pessoal), a falta de dados sazonais na maioria dos estudos que tentam acessar os efeitos da perda de habitat sobre a diversidade prejudica a interpretação dos resultados. Dados coletados na estação seca podem relevar efeitos sobre a distribuição e abundância das espécies diametralmente opostos àqueles coletados na época chuvosa (VIANA; KLEINERT, 2005). No caso dos polinizadores, a sua dinâmica populacional é bastante influenciada pela quantidade e qualidade dos recursos (néctar, pólen, fragrâncias e outras partes florais), disponíveis, que variam no tempo (NEWSTROM et al., 1993; SILVA et al., 2007).

Finalmente, tendo em vista que cada paisagem é única, sendo, portanto, impossível prover uma solução que possa ser implantada em todas as paisagens em geral, pois o que se constitui como um hábitat favorável ou conectividade para uma espécie ou conjunto de espécies em uma dada paisagem pode ser diferente em outra paisagem, mesmo que as espécies consideradas sejam as mesmas (LINDENMAYER et al., 2006), os objetivos de manejo devem ser claros para cada situação. Ressalta-se, igualmente, que se devem empreender esforços na condução de monitoramentos eficientes e na realização de experimentos manipulativos que sejam capazes de identificar os efeitos de determinados impactos, de quantificar a eficiência de estratégias mitigadoras e de identificar caminhos para melhorar as práticas de manejo.

Referências

AGUIAR-MENEZES, E. L.; MENEZES, E. B.; CASSINO, P. C. R.; SOARES, M. A. Passion fruit. In: PENA, J. E.; SHARP, J. L.; WYSOKI, M. (Ed.). **Tropical fruit pests and pollinators: biology, economic importance, natural enemies and control**. Wallingford: CABI, 2002. p. 361-390.

ALLEN-WARDELL, G.; BERNHARDT, P.; BITNER, R.; BURQUEZ, A.; BUCHMANN, S.; CANE, J.; COX, P. A.; DALTON, V.; FEINSINGER, P.; INGRAM, M.; INOUE, D.; JONES, C. E.; KENNEDY, K.; KEVAN, P.; KOOPOWITZ, H.; MEDELLIN, R.; MEDELLIN-MORALES, S.; NABHAN, G. P.; PAVLIK, B.; TEPEDINO, V.; TORCHIO, P.; WALKER, S. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. **Conservation Biology**, v. 12, n. 1, p. 8-17, 1998.

BOND, W. A. **Assessing the risk of plant extinction due pollinator and disperser failure**. In: LAWTON, J. G.; MAY, R. M. (Ed.). **Extinction rates**. Oxford: Oxford University Press, 1995. p. 122-128.

BOGDANSKI, A. **The influence of landscape context on flower visitation and pollination of *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Degener in central Bahia, Brazil**. 2005. Thesis (Department of Animal Ecology and Tropical Biology) - University of Würzburg, Germany.

BUCHMANN, S. E.; NABHAN, G. P. **The forgotten pollinators**. Washington, DC: Island Press, 1996. 292 p.

DE MARCO, P.; COELHO, F. M. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 7, p. 1245-1255, 2004.

DRESSLER, R. L. Biology of orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 373-394, 1982.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W.; WASER, N. M. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, p. 83-112, 1998.

KEVAN, P.G. Pollination: a plinth, pedestal, and pillar for terrestrial productivity: the why, how, and where of pollination protection, conservation, and promotion. In: STUBBS, C. S.; DRUMMOND, F. A. (Ed.). **Bees and crop pollination: crises, crossroads, conservation**. Lanham: Thomas Say Publ. Entomology: Entomological Society of America, 2001. p. 7-68.

KEVAN, P. G.; PHILLIPS, T. P. The economic impact of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. **Conservation Ecology**, v. 5, n. 1, p. 8, 2001. Disponível em: <<http://www.consecol.org/vol5/iss1/art8>>. Acesso em: 20 set. 2007.

KEVAN, P. G.; VIANA, B. F. The global decline of pollination services. **Biodiversity Journal of Life on Earth**, Ottawa, Canada, v. 4, n. 4, p. 3-8, 2003.

KLEIN, A.-M.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B**, n. 270, p. 955-961, 2003.

KLEIN, A.-M.; VAISSIÈRE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN, C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B**, n. 274, p. 303-313, 2007.

KREMEN, C.; WILLIAMS, N. M.; THORP, R. W. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, n. 99, p. 16812-16816, 2002.

KREMEN, C.; WILLIAMS, N.; AIZEN, M.A.; GEMMILL-HERREN, B.; LEBUHN, G.; MINCKLEY, R.; PACKER, L.; POTTS, S.; ROULSTON, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; VAZQUEZ, D.; WINFREE, R.; ADAMS, L.; CRONE, E.; GREENLEAF, S.; KEITT, T.; KLEIN, A.-M.; REGETZ, J.; RICKETTS, T. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land use change. **Ecology Letters**, v. 10, p. 299-314, 2007.

LINDENMAYER, D. B.; FRANKLIN, J. F. **Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach**. Washington, DC: Island Press, 2002. 351 p.

LINDENMAYER, D. B.; FRANKLIN, J. F.; FISCHER, J. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. **Biological Conservation**, v. 131, p. 433-445, 2006.

MORATO, E. F. Abundância e riqueza de machos de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em mata de terra firme e áreas de derrubada nas vizinhanças de Manaus (Brasil). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica**, v. 10, n. 1, p. 95-105, 1994.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; COLWELL, R. K. Diversity of long-term flowering patterns. In: MCDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H.; HARTSHORN, G. S. (Ed.). **La selva: ecology and natural history of a lowland tropical rainforest**. Chicago, University of Chicago. 1993. p. 142-160.

- POWEL, A. H.; POWEL, G. V. N. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. **Biotropica**, v. 19, p. 176-179, 1987.
- RICKETTS, T. H.; WILLIAMS, N. M.; MAYFIELD, M. Connectivity and ecosystem services: crop pollination in agricultural landscapes. In: M. SANJAYAN, M.; CROOKS, K. (Ed.). **Connectivity for conservation**. Cambridge University Press, 2006. p. 255-289.
- SILVA, F. O.; VIANA, B. F. E.; PIGOZZO, C. M. Floração, produção de néctar e abelhas visitantes de *Eriope blanchetii* (Lamiaceae) em dunas costeiras, Nordeste do Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 97, n. 1, p. 87-95. 2007.
- STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. **Oecologia**, v. 121, p. 432-440, 1999.
- STEFFAN-DEWENTER, I.; MÜNZENBERG, U.; BÜRGER, C.; THIES, C.; TSCHARNTKE, T. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. **Ecology**, v. 83, p. 1421-1432, 2002.
- TAKI, H.; KEVAN, P. G. Does habitat loss affect the communities of plants and insects equally in plant-pollinator interactions?: preliminary findings. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 11, out. 2007. Disponível em: <<http://www.springerlink.com.w10106.dotlib.com.br/content/?k=TAKI>>. Acesso em: dia mes ano.
- TONHASCA, A.; BLACKMER J. L.; ALBUQUERQUE, G. S. Abundance and diversity of euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica**, v. 34, n. 3, p. 416-422, 2002.
- VIANA B. F.; KLEINERT, A. M. P. A community of flower visiting bees (Hymenoptera: Apoidea) in the coastal Sand dunes of Northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 1-13, 2005.
- VIANA, B. F.; MELO, A. M. C.; ROCHA, P. L. B. Euglossine bees diversity along an environmental gradient in a mosaic landscape of Atlantic forest and eucalipto in Bahia, Brazil. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON TROPICAL BEES, 8.; ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 6., 2004, Ribeirão Preto. **Proceedings**. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2004. p: 117-120.
- VIANA, B. F.; ROCHA, P. L. B.; SILVA, F. O.; KLEIN, A. M. **Exploring causes of pollinator limitation of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) in Northeast Brazil**. In: INTERNATIONAL POLLINATION SYMPOSIUM ON PLANT-POLLINATOR RELATIONSHIPS, 9., 2007, Ames. **Proceedings**. Ames: Iowa State University, 2007. p. 193-194.
- WILLIAMS, N. H.; WHITTEN, W. M. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: Methods and advances in the last sesquidecade. **Biological Bulletin**, v. 164, p. 355-395, 1983.



CAPÍTULO 20

Polinização efetiva em pomar de *Ilex paraguariensis* St. Hil.

Simone Neumann Wendt

Valderês Aparecida de Sousa

Alexandre Magno Sebbenn

José Alfredo Sturion

Felipe Luís

Marguerite Quoirin

Introdução

A erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil. - Aquifoliaceae) é uma espécie arbórea, típica das regiões subtropicais e temperadas da América do Sul, sendo encontrada no Brasil, Paraguai e Argentina. Desempenha importante papel socioeconômico, principalmente nos estados do Rio Grande do Sul, Paraná e Santa Catarina.

Para atender à crescente demanda de mercado, a implantação de ervais com elevada produtividade, qualidade e rentabilidade é desejável. Porém, a baixa qualidade genética das sementes utilizadas tem sido um fator limitante e a produção ainda é insuficiente (ZANON, 1988; RESENDE; STURION; MENDES, 1995; MACCARI JUNIOR, 2000).

Nesse sentido, a implantação de pomares de sementes são extremamente importantes para o melhoramento da espécie, pois o sucesso de plantios a curto e longo prazo depende da qualidade genética das sementes empregadas. A qualidade genética é influenciada pelo sistema de reprodução, como taxa de autofecundação, contaminação por pólen externo, variações na fenologia de florescimento, variação individual na fertilidade masculina e distância de dispersão de pólen. Sendo assim, estudos

dos padrões de isolamento, reprodução e dispersão de pólen são extremamente importantes para assegurar a qualidade genética das sementes produzidas em pomares de sementes (RITLAND; EL-KASSABY, 1985; WANG, 2004). Diversos trabalhos têm sido realizados utilizando marcadores bioquímicos (isoenzimas) e moleculares para avaliar a dinâmica reprodutiva de pomares de sementes (XIE; KNOWLES, 1994; PLOMION et al., 2001; COTTRELL; WHITE, 1995; MORIGUCHI et al., 2004; STOEHR; NEWTON, 2002; HANSEN; KJAER, 2006).

O objetivo do nosso trabalho foi estudar os níveis de imigração, a distância de dispersão de pólen e o sistema de reprodução em um pomar de sementes de *I. paraguariensis*.

Metodologia

Características da espécie

I. paraguariensis é uma espécie dióica críptica, com flores díclinas e um dos sexos abortivo (FERREIRA et al., 1983) (Figura 1). O período de floração ocorre de setembro a dezembro (REITZ et al., 1988; SOUSA et al., 2003). A polinização é realizada, principalmente, por insetos (entomófila), podendo ocorrer alguma transferência de pólen pelo vento. A dispersão de sementes ocorre por zoocoria, especialmente por aves (FERREIRA et al., 1983).





Figura 1. Inflorescências (A - masculinas e B - femininas) e flores (C - masculinas e D - femininas) de *I. paraguariensis* (Fotos cedidas por Valderês A. de Sousa e Tiago L. Daros/*Embrapa Florestas*).

Local de estudo e amostragem

A área de estudo foi um pomar de sementes de *I. paraguariensis*, localizado na *Embrapa Florestas*, em Colombo, Paraná. O pomar é proveniente do desbaste realizado em um teste combinado de procedências e progênies, sendo as árvores selecionadas com base na produção de massa foliar. O mesmo é formado por 82 árvores originadas de três procedências do Estado do Paraná (Toledo, Cascavel e Campo Mourão) e uma do Estado do Rio Grande do Sul (Soledade). Para as análises genéticas, coletaram-se tecidos foliares de 25 árvores matrizes, das suas respectivas progênies (30 indivíduos por matriz) e de todas as árvores masculinas do pomar (45 árvores). Doze árvores femininas não foram analisadas, pois não produziram o número desejado de descendentes. Amostras de folhas jovens foram coletadas das árvores adultas e acondicionadas em geladeira a 5 °C. Os frutos, após a coleta, foram macerados para a separação das sementes. As mesmas foram secas, estratificadas, germinadas e, posteriormente, repicadas para tubetes (36 plântulas de cada matriz).

Extração das enzimas e eletroforese

O tampão de extração utilizado foi adaptado do empregado em *Araucaria angustifolia*, detalhes em (WENDT, 2005). A

separação dos produtos protéicos foi realizada a partir de eletroforese horizontal, tendo como suporte penetrose (13 %) e sacarose (1,35 %). Quatro sistemas isoenzimáticos foram utilizados para as análises: PGI e GOT, no tampão Lítio-borato pH 8,1 e 6-PGDH e G-6PDH, no tampão Tris-citrato pH 7,5. Foram analisados os seguintes locos gênicos: *GOT-A*, *PGI-B*, *6-PGDH-A*, *6-PGDH-B* e *G-6PDH-A*.

Análise dos dados

O isolamento do pomar foi analisado por exclusão de paternidade, utilizando o método de máxima verossimilhança implementado no programa CERVUS 2.0 (MARSHALL et al., 1998). Considerou-se pólen imigrante o pólen que fecundou sementes que não tiveram um parental masculino determinado dentro do pomar. O nível de confiança utilizado foi de 80 %, conforme sugere Marshall et al. (1998). Também considerou-se a possibilidade de 30 % do pólen ser imigrante e taxa zero de erro de tipagem entre o genótipo das plântulas e do possível candidato a pai.

O sistema de reprodução foi analisado com base nos modelos de reprodução misto de Ritland e Jain (1981) e cruzamentos correlacionados (RITLAND, 1989), utilizando o programa "Multilocus MLTR" (RITLAND, 2004). Os parâmetros estimados foram: freqüências alélicas dos óvulo e pólen; índice de fixação nas árvores maternas (F_{mat}); taxa populacional de cruzamento multiloco (t_m); taxa populacional de cruzamento uniloco (t_s); taxa de cruzamento entre indivíduos aparentados ($1-t_m$) e correlação multiloco de paternidade ($\hat{r}_{p(m)}$). O erro padrão das estimativas dos parâmetros foi obtido por 500 reamostragens *bootstraps*. O número efetivo de árvores polinizadoras (N_{ep}) foi calculado da correlação de paternidade por $\hat{N}_{ep} = 1/\hat{r}_p$ (RITLAND, 1989). A inferência sobre os cruzamentos aleatórios foi também realizada pelo teste de homogeneidade das freqüências alélicas dos óvulos

e do pólen, usando a estatística F_{ST} (WRIGHT, 1965). A significância estatística do parâmetro para cada loco foi obtida pelo teste de qui-quadrado, proposto por Workman e Niswander (1970): , com , em que n é o número de gametas nos dois grupos (pólen e óvulo); k o número de alelos e s o número de grupos. Esta estatística também foi utilizada para verificar se as frequências alélicas do pólen efetivo divergiam das frequências alélicas das árvores masculinas e se as frequências alélicas das árvores masculinas diferiam das árvores femininas.

Os índices de fixação das árvores adultas (F_a , masculinas mais femininas), árvores masculinas (F_m) e das progênies (F_p) foram calculados a partir da expressão proposta por Weir (1996). Os índices de fixação e seus respectivos intervalos de confiança, obtidos por 10 mil reamonstragens *bootstraps*, foram estimados utilizando o programa GDA (LEWIS; ZAYKIN, 1999). O parentesco dentro das progênies foi inferido da estimativa do coeficiente médio de coancestria (Θ_{xy}) entre plantas dentro de progênies, usando a expressão proposta por Sousa et al. (2005) para espécies dióicas: $\hat{\Theta}_{xy} = 0,125(1 + \hat{F}_p)(1 + \hat{r}_p)$. Dos coeficientes de coancestria e endogamia das progênies, estimou-se o tamanho efetivo de variância, $\hat{N}_{e(v)} = 0,5 / \left\{ \hat{\Theta}_{xy} \left[(n-1)/n \right] + \left[(1 + \hat{F}_p) / 2n \right] \right\}$ (COCKERHAM, 1969), em que n é o número de plantas dentro de progênies.

Seguindo a metodologia proposta por Smouse et al., (2001), realizou-se a análise TWOGENER, usando o genótipo e a localização espacial das árvores matrizes e os genótipos de suas respectivas progênies. O princípio do método é estimar a diferenciação no conjunto gênico do pólen () recebido por diferentes árvores de uma população, usando análise de variância. A contribuição paterna de cada semente é deduzida pela subtração do gameta materno do genótipo diplóide de cada semente, loco por loco. Após, os gametas paternos de diferentes árvores matrizes são submetidos a uma análise de variância molecular (ANOVA), de onde se obtém a medida de diferenciação genética entre o pólen

recebido por diferentes árvores, a partir de uma correlação intraclasse [r_{ij}], derivada dos componentes de variação genética entre a frequência do pólen de diferentes árvores (σ_A^2) e dentro de árvores (σ_W^2). A análise TWOGENER foi conduzida utilizando uma implementação do algoritmo TWOGENER, programado F. Austerlitz (Université Paris-Sud, France). O intervalo de confiança a 95 % de probabilidade do parâmetro Φ_{ft} foi estimado por 1.000 reamostragens *bootstrap* entre progênies. Adicionalmente, Austerlitz e Smouse (2001a) têm mostrado que o parâmetro Φ_{ft} pode ser superestimado se existir endogamia na população parental. Assim, o parâmetro Φ_{ft} foi corrigido para o coeficiente de endogamia na geração parental (F_p) por:

$$\hat{\Phi}'_{ft} = \hat{\Phi}_{ft} / (1 + \hat{F}_p) \text{ (AUSTERLITZ; SMOUSE, 2001a).}$$

Contudo, como o parâmetro Φ_{ft} é medido apenas em relação ao conjunto de pólen (SMOUSE e SORK, 2004), a correção foi realizada em relação ao coeficiente de endogamia estimado nas árvores paternas (F_p) e o parâmetro F_p foi substituído na fórmula por F_m . Do parâmetro Φ'_{ft} , foi também estimado o número de doadores de pólen por,

$$N_{ft} = \frac{1}{\Phi'_{ft}} \text{ (SMOUSE et al., 2001).}$$

Seguindo a metodologia de Austerlitz e Smouse (2001b; 2002), foi estimado o valor global do parâmetro Φ_{ft} e da distância de dispersão de pólen (d), assumindo duas curvas de dispersão: uma curva normal e uma exponencial para a densidade de árvores masculinas reprodutivas do pomar ($d=0.0045$). A área efetiva de vizinhança de polinização (A_{ep}) foi calculada assumindo distribuição de pólen circular homogênea ao redor de cada árvore matriz, de raio igual a distância de dispersão de pólen, $\hat{A}_{ep} = \sqrt{\hat{\delta} / 3.1415}$.

Resultados e discussão

Taxa de imigração de pólen

Foram observados baixos níveis de imigração de pólen no pomar. Das 638 sementes tipadas para os cinco locos isoenzimáticos, apenas seis (cerca de 1 %) apresentaram discordância com o genótipo das 45 árvores masculinas do pomar. Esse resultado era esperado, visto que não existem outros exemplares da espécie próximos ao pomar. Contudo, o poder de exclusão de um candidato a pai, quando este não é o verdadeiro pai, para o conjunto de locos utilizados foi extremamente baixo (0,520, variando entre locos de 0,035 a 0,284). A causa pode ser atribuída ao limitado número de locos usados e baixo polimorfismo destes locos.

Comparativamente a outros estudos de imigração ou contaminação de pólen em pomares de sementes de espécies arbóreas, a taxa aqui detectada é a mais baixa já reportada. Foram encontrados na literatura 4,3 % de contaminação em um pomar clonal de *Abies nordmanniana* (HANSEN; KJAER, 2006) e 5 % para *Pinus contorta* var. *latifolia* (STOEHR; NEWTON, 2002), geralmente essas taxas são superiores, como por exemplo, os relatados em pomares de sementes de *Picea abies* 16 %, (XIE; KNOWLES, 1993), *Pinus pinaster* 36 %, (PLOMION et al., 2001) e *Pseudotsuga menziesii* mínimo 31 %.

Freqüências alélicas do óvulo e pólen

A estimativa das divergências entre as freqüências alélicas do pólen e dos óvulos mostrou diferenças significativas para os locos *PGI-B* e *6-PGDH-B* ao nível de 0,1 % de probabilidade (Tabela 1). De acordo com a comparação nas freqüências alélicas das árvores masculinas e femininas (Tabela 1), existem diferenças genéticas significativas entre os sexos para o loco *G-6PDH-A*. Nas fêmeas, o alelo A_1 foi predominante, enquanto nos machos, as freqüências dos alelos A_1 e A_2 foram semelhantes. Contudo, isto não explica os desvios observados nos locos *PGI-B* e *6-PGDH-B*. Acredita-se que, neste caso, as divergências entre as freqüências de pólen e óvulo ocorram devido ao cruzamento entre indivíduos aparentados, cruzamentos biparentais e/ou assincronia do período de florescimento.

Tabela 1. Divergência genética entre as frequências alélicas do pólen e óvulo ($F_{ST(PO)}$), árvores femininas e masculinas ($F_{ST(FM)}$) e pólen e árvores masculinas ($F_{ST(PM)}$) em pomar de sementes de *I. paraguayensis*.

Loco	Alélio	Pólen	Óvulo	$\hat{F}_{ST(PO)}$	Fêmeas	Machos	$\hat{F}_{ST(FM)}$	$\hat{F}_{ST(P)}$
GOT-A	1	0,930	0,940		0,940	0,922		
	2	0,070	0,060	0,000	0,060	0,078	0,001	0,000
	1	0,149	0,280		0,280	0,167		
	2	0,673	0,600		0,600	0,711		
6-PGDH-A	3	0,108	0,080		0,080	0,067		
	4	0,069	0,040	0,011 *			0,012	0,002
	1	0,238	0,280		0,040	0,056		
	2	0,762	0,720	0,002	0,222	0,210	0,000	0,001
6-PGDH-B	1	0,947	0,980		0,778	0,790		
	2	0,053	0,020	0,008 *	0,980	0,956	0,005	0,000
	1	0,795	0,780		0,020	0,044		
	2	0,205	0,220	0,000	0,786	0,530	0,072 **	0,079

(***) $P < 0,001$; (**) $P < 0,01$.

Homogeneidade nas frequências alélicas do pólen efetivo e das árvores masculinas

Apenas o loco *G-6PDH-A* apresentou divergência genética significativa ($P < 0,01$) entre as frequências alélicas do pólen efetivo e das árvores masculinas (Tabela 1), indicando que o pólen efetivo não representa as frequências alélicas da população masculina. Este resultado pode ser indicativo de desvios de cruzamentos aleatórios, visto que nem todas as árvores masculinas contribuíram de forma homogênea para a descendência. Diversos fatores podem ser responsáveis por essa divergência, dentre eles: cruzamentos biparentais, que podem estar associados às vizinhanças de polinização; variação espacial e temporal na fenologia de florescimento e fecundidade; e a proporção de árvores adultas, contribuindo efetivamente no processo reprodutivo (MURAWSKI et al., 1991). Outra causa pode ser a presença de cruzamentos correlacionados.

Endogamia no pomar

A estimativa do índice de fixação foi positiva e não significativamente diferente de zero na população adulta ($\hat{F}_a = 0,061$), mas positiva e significativa nas progênes ($\hat{F}_p = 0,105$; $P < 0,05$), indicando endogamia e sugerindo a ocorrência de seleção contra homozigotos entre as fases de sementes e adulta (Tabela 2). Em espécies dióicas como *I. paraguariensis*, a causa de endogamia é o cruzamento entre indivíduos parentes (endogamia biparental). Como em espécies dióicas o coeficiente de endogamia nas progênes é igual ao coeficiente de coancestria entre os parentais cruzados, é possível afirmar que a endogamia de 0,105 (Tabela 2) foi gerada pelo cruzamento entre parentes aproximadamente no grau de meios-irmãos ($\theta_{xy} = 0,125$). Isto indica que embora o pomar tenha sido desbastado, permanecem indivíduos parentes de sexos opostos e que está ocorrendo a reprodução entre estes.

Tabela 2. Estimativas de parâmetros de endogamia, sistema de reprodução e fluxo de pólen em pomar de sementes de *I. paraguariensis*.

continua

Tabela 2. Estimativas de parâmetros de endogamia, sistema de reprodução e fluxo de pólen em pomar de sementes de *I. paraguariensis*.

Parâmetros	Estimativas
Diferenciação no conjunto de pólen: $\hat{\Phi}_{ft}$	0,149 (0,038 a 0,20)
Diferenciação corrigida no conjunto de pólen: $\Phi'_{ft} = \hat{\Phi}_{ft} / (1 + \hat{F}_m)$	0,132 (0,027 a 0,18)
Número efetivo de árvores polinizadoras: $\hat{N}_{ep} = 1 / 2\hat{\Phi}'_{ft}$	3,8 (2,7 a 18,5)
Média da distância de dispersão de pólen: modelo normal: δ_{normal} (m)	14,1
Média da distância de dispersão de pólen: modelo exponencial: $\delta_{exponencial}$ (m)	15,9
Área de vizinhança de dispersão de pólen: modelo normal: $A_{ep(normal)}$ (ha)	0,06
Área de vizinhança de dispersão de pólen: modelo exponencial: $A_{ep(exponencial)}$ (ha)	0,08

(): $IC_{95\%}$ = intervalo de confiança do erro padrão (EP) a 95 % de probabilidade, 1,96EP ;

^a: Tipados para 5 locos.

Observa-se excesso significativo de heterozigotos nas fêmeas ($\hat{F}_{mat} = -0,200, P < 0,05$) e endogamia significativa nos machos ($\hat{F}_m = 0,125, P < 0,05$) (Tabela 2). Em espécies lenhosas dióicas, as fêmeas apresentam um esforço reprodutivo (florescimento e frutificação) superior aos machos, empregando grande parte dos seus recursos na reprodução e menos na manutenção e crescimento. Conseqüentemente, a taxa de mortalidade é superior nas fêmeas (LLOYD; WEBB, 1977). O excesso de heterozigotos observados nas fêmeas de *I. paraguariensis* poderia ser justificado pela morte prematura dos indivíduos endogâmicos, através da seleção natural, devido à menor capacidade adaptativa e ao reduzido vigor ou pela eliminação das fêmeas, supostamente homozigotas, menos produtivas da população, visto que foi realizada uma seleção em relação à produção de massa foliar.

Taxas de cruzamento multilocos e unilocos

As taxas de cruzamento multilocos e unilocos foram altas ($> 0,95$) e estatisticamente diferentes de um, a julgar pelo intervalo de confiança do erro a 95 % de probabilidade (Tabela 2). Em espécies dióicas, toda a diferença das taxas multilocos e unilocos pode ser atribuída aos cruzamentos entre indivíduos aparentados. A diferença entre a taxa de cruzamento multilocos da unidade ($1 - \hat{f}_m$), que no caso apresentou a menor estimativa de cruzamento, indicou a ocorrência de 4,5 % de cruzamentos entre indivíduos parentes. Isto explica a alta endogamia observada nas progênies e confirma que realmente ocorreram cruzamentos entre parentes no pomar.

Cruzamentos correlacionados

Os resultados indicaram alta taxa de cruzamentos biparentais ($\hat{r}_{p(m)} = 0,401$), e que aproximadamente 40 % das sementes de árvores individuais eram parentes no grau de irmãos-completos. Este resultado pode explicar os desvios observados entre as freqüências alélicas das árvores masculinas e do pólen que efetivamente fecundou as árvores matrizes, assim como as causas

dos cruzamentos biparentais que são as mesmas apresentadas neste tópico.

O número efetivo de árvores (N_{ep}) participando na polinização foi estimado em apenas três (2,5), demonstrando forte restrição na contribuição paterna (Tabela 2). Se no pomar os cruzamentos fossem perfeitamente aleatórios, todas as árvores masculinas contribuiriam para a descendência e as progênies seriam predominantemente de meios-irmãos.

Tamanho efetivo da variância

O coeficiente médio de coancestria dentro de progênies (Θ_{xy}) foi estimado em 0,186, valor este que é 32,8 % superior ao esperado em progênies de meios-irmãos (0,125). O tamanho efetivo de variância ($\hat{N}_{e(v)}$) médio para cada progênies foi estimado em 2,53. Este valor é 36,7 % inferior ao esperado em sementes coletadas de 37 árvores matrizes de uma população idealizada, onde o tamanho efetivo de variância corresponde a quatro ($\hat{N}_{e(v)} = 0,5 / \hat{\Theta}_{xy} = 0,5 / 0,125$). Desvios das pressuposições que caracterizam a população idealizada causam reduções no tamanho efetivo de variância.

Heterogeneidade no conjunto de pólen e número de doadores de pólen

A análise de variância do conjunto de pólen recebido por diferentes árvores matrizes detectou forte estrutura genética ($\hat{\Phi}_{ft} = 0,149$, $P < 0,05$). A diferenciação gênica no conjunto pode ser afetada pela estrutura genética espacial das árvores adultas, autofecundação e endogamia na população parental (AUSTERLITZ; SMOUSE, 2001a; SMOUSE; SORK, 2004). *I. paraguariensis* é dióica e, portanto, não ocorrem autofecundações, de forma que se descarta este fator como causa da alta heterogeneidade observada no conjunto de pólen. A presente população é também um pomar de sementes desbastado, a partir

de alta intensidade de seleção, de forma que se permanece alguma estruturação espacial ela é provavelmente fraca. Contudo, um alto grau de endogamia foi observado na população parental masculina (Tabela 2). Levando em conta este valor, a correção da medida de diferenciação genética entre o conjunto de pólen para o coeficiente de endogamia das árvores masculinas reduziu o valor de 0,149 para 0,132. Tal resultado sugere diferença significativa na distribuição do conjunto de pólen de árvore matriz para árvore matriz, reforçando os prévios resultados que indicam desvios de cruzamentos aleatórios dentro do pomar.

O número efetivo de árvores polinizadoras também foi estimado com o parâmetro Φ_{fi} (SMOUSE et al., 2001), por meio da análise

TwoGener, sendo igualmente baixo, . A pequena diferença entre os dois cálculos se deve ao método de estimativa dos valores. O modelo de cruzamentos correlacionados de Ritland (1989) usa um método de máxima verossimilhança para estimar a correlação de paternidade e, assim, explora melhor as informações multilocos. O modelo TwoGENER, por sua vez, estima este parâmetro indiretamente, a partir de um coeficiente de correlação intraclasse. Contudo, em termos práticos, ambos indicam que um baixo número de árvores polinizadoras (três a quatro árvores) fecundou cada árvore matriz.

Distância de fluxo de pólen e área de vizinhança de polinização

A estimativa da distância média de dispersão de pólen dentro do pomar foi relativamente baixa. A distância média calculada pelo modelo normal indica que o pólen é geralmente disperso dentro de uma área de vizinhança de polinização de 0,06 ha, ou dentro de um círculo com um raio de 14,1 m. A aplicação do modelo exponencial indicou uma área de polinização um pouco maior. Para este modelo, a área de vizinhança foi estimada em 0,08 ha, ou uma área circular de raio igual a 15,9 m. A área de vizinhança de polinização estimada para o modelo exponencial corresponde a apenas 10 % da área total do pomar, indicando

uma forte limitação na distribuição do pólen. As causas podem ser o assincronismo no florescimento e comportamento dos polinizadores visitando preferencialmente árvores próximas.

Conclusões

1. O pomar de sementes apresenta alto grau de isolamento de pólen externo;
2. A reprodução no pomar de sementes de *I. paraguariensis* envolve cruzamentos entre indivíduos aparentados e cruzamentos biparentais, gerando progênes de polinização aberta com alto grau de parentesco e endogamia;
3. Existe forte heterogeneidade genética no conjunto de pólen recebido por diferentes árvores maternas;
4. A área efetiva de vizinhança de polinização dentro do pomar é restrita, corresponde a aproximadamente 10 % da área total compreendida pelo pomar;
5. É necessária a realização de uma nova seleção no pomar, no sentido de eliminar árvores parentes de sexos diferentes;
6. O tamanho efetivo de variância das sementes coletadas do pomar é menor do que o tamanho efetivo potencial do pomar.

Referências

AUSTERLITZ, F.; SMOUSE, P. E. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. IV. Estimating the dispersal parameters. **Genetics**, Bethesda, v. 161, p. 355-363, 2002.

AUSTERLITZ, F.; SMOUSE, P. E. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. III. Impact of adult population structure. **Genetics Resources**, Cambridge, v. 78, p. 271-280, 2001a.

AUSTERLITZ, F.; SMOUSE, P. S. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. II. Relation between Φ_{ft} , pollen dispersal and inter-female distance. **Genetics**, Bethesda, v. 157, p. 851-857, 2001b.

COCKERHAM, C. C. Variance of gene frequencies. **Evolution**, Lancaster, n. 23, p. 72-84, 1969.

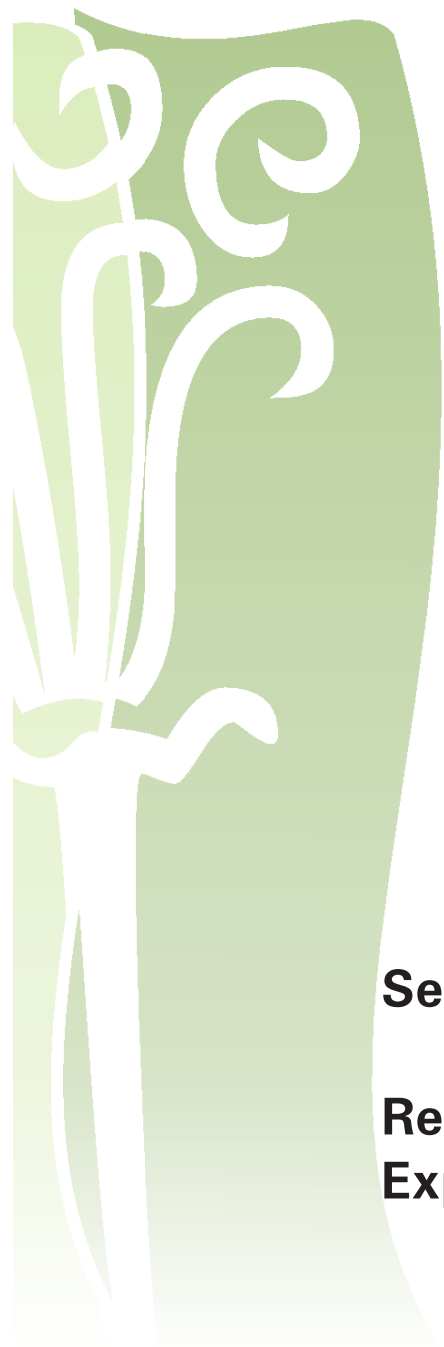
- COTTRELL, J. E.; WHITE, I. M. S. The use of isozyme genetic markers to estimate the rate of outcrossing in a sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) seed orchard in Scotland. **New Forest**, v. 10, p. 111-122, 1995.
- FERREIRA, A. G.; KASPARY, R., FERREIRA, H. B.; ROSA, L. M. Proporção de sexo e polinização em *Ilex paraguariensis* St. Hil. **Brasil Florestal**, Brasília, DF, ano 13, n. 53, p. 29-33, 1983.
- HANSEN, O. K.; KJAER, E. D. Paternity analysis with microsatellites in a Danish *Abies nordmanniana* clonal seed orchard reveals dysfunctions. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 36, p. 1054-1058, 2006.
- LEWIS, P. O.; ZAYKIN, D. **Genetic Data Analysis: versão 1.1 para Windows 95/NT**. 1999. Disponível: <<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/>>. Acesso em: 25 set. 2003.
- LLOYD, D. G.; WEBB, J. Secondary sex characters in plants. **Botanical Review**, New York, v. 43, p. 177-216, 1977.
- MACCARI JUNIOR, A. **Produtos alternativos e desenvolvimento da tecnologia industrial na cadeia produtiva da erva-mate**. Curitiba: Câmara Setorial de Cadeia Produtiva da Erva-mate, 2000. 160 p. (Série PDACT, 1).
- MARSHALL, T. C.; SLATE, J.; KRUK, L. E. B.; PEMBERTON, J. M. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. **Molecular Ecology**, London, v. 7, p. 639-635, 1998.
- MORIGUCHI, Y.; TAIRA, H.; TANI, N.; TSUMURA, Y. Variation of paternal contribution in a seed orchard of *Cryptomeria japonica* determined using microsatellite markers. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 34, p. 1683-1690, 2004.
- MURAWSKI, D. A.; HAMRICK, J. L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. **Heredity**, London, v. 67, p. 167-174, 1991.
- PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; POT, D.; VENDRAMIN, G.; GERBER, S.; DECROOQ, S.; BRACH, J.; RAFFIN, A.; PASTUSZKA, P. Pollen contamination in a maritime pine polycross seed orchard and certification of improved seeds using chloroplast microsatellites. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 31, p. 1816-1825, 2001.
- REITZ, R.; KLEIN, R. M.; REIS, A. Erva-mate. In: _____. **Projeto madeira do Rio Grande do Sul**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1988. p. 284-292.
- RESENDE, M. D. V. de; STURION, J. A.; MENDES, S. **Genética e melhoramento da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.)**. Colombo: EMBRAPA-CNPF, 1995. 33 p. (EMBRAPA-CNPF. Documentos, 25).

- RITLAND, K. Correlated matings in the partial selfer, *Mimulus guttatus*. **Evolution**, Lancaster, v. 43, p. 848-859, 1989.
- RITLAND, K. **Multilocus mating system program MLTR**. Version 3.1. University of British Columbia, Canada. Free program distributed by the authors from. Disponível em: <<http://kritland@interchange.ubc.ca>>. Acesso: 30 jan. 2004.
- RITLAND, K.; JAIN, S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. **Heredity**, London, v. 47, p. 35-52, 1981.
- RITLAND, K.; EL-KASSABY, Y. A. The nature of inbreeding in a seed orchard of Douglas-fir as shown by an efficient multilocus model. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 71, p. 375-384, 1985.
- SMOUSE, P. E.; DYER, R. J.; WESTFALL, R. D.; SORK, V. L. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete Heterogeneity among females. **Evolution**, Lancaster, v. 55, 260-271, 2001.
- SMOUSE, P.E.; SORK, V.L. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 197, p. 21-38, 2004.
- SOUSA, V. A.; DAROS, T. L.; STURION, J. A. Fenologia reprodutiva de erva mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). In: CONGRESSO FLORESTAL DO RIO GRANDE DO SUL, 9., 2003. Nova Prata. **Floresta: função social: anais**. Nova Prata: Prefeitura Municipal, 2003. 1 CD ROM.
- SOUSA, V. A.; SEBBENN, A. M.; ZIEHE, M.; HATTEMER, H. Correlated mating in populations of a dioecious Brazilian conifer, *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. **Forest Genetics**, Svolen, v. 12, p. 107-119, 2005.
- STOEHR, M. U.; NEWTON, C. H. Evaluation of mating dynamics in a lodgepole pine seed orchard using chloroplast DNA markers. **Canadian Journal Forest Research**, Ottawa, v. 32, p. 469-476, 2002.
- WEIR, B. S. **Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data**. Sunderland: Sinauer, 1996. 445 p.
- WENDT, S. N. **Genética de populações em *Ilex paraguariensis* St. Hil.** 2005. 165 f. Tese (Doutorado em Processos Biotecnológicos) – Setor de Tecnologia. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- WORKMAN, P.; NISWANDER, J. L. Population studies on southwestern Indian Tribes, II, Local genetic differentiation in the Papago. **American Journal Human Genetic**, Bethesda, v. 22, p. 24-49, 1970.

WRIGHT, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. **Evolution**, Lancaster, v. 19, p. 395-420, 1965.

XIE, C. Y.; KNOWLES, P. Mating system and effective pollen immigration in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) plantation. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 43, p. 48-52, 1993.

ZANON, A. **Produção de sementes de erva-mate**. Curitiba: EMBRAPA-CNPF, 1988. 7 p. (EMBRAPA-CNPF. Circular Técnica, 16).



Seção IV

Resumos Simples e Expandidos



Foto: Emilio Rotta

Fenologia vegetativa de plantas no Quadrilátero Ferrífero de Minas Gerais

*Letícia Couto Garcia*¹

*Fernanda de Vasconcellos Barros*²

*José Pires de Lemos Filho*³

As áreas de canga ferrífera abrigam uma flora diversificada e ameaçada pela atividade de mineração, sendo consideradas de importância biológica especial. A canga é caracterizada por um solo ferruginoso, pobre em nutrientes, com baixa capacidade de retenção de água. Neste ambiente estressante e sazonal, com estações chuvosas e secas bem definidas, habitam plantas cujo comportamento fenológico é pouco conhecido. Objetivando contribuir para o conhecimento dessa flora, efetuou-se o acompanhamento mensal da fenologia vegetativa de 15 espécies (Asteraceae: *Baccharis retusa* DC., *Eremanthus incanus* Less., *Lychnophora pinaster* Mart.; Clusiaceae: *Kielmeyera regalis* Saddi.; Euphorbiaceae: *Croton migrans* Casar., *Sebastiania glandulosa* (Sw.) Muell. Arg.; Fabaceae: *Bauhinia pentandra* Vog. Ex D. Diert., *Centrosema coriaceum* Benth., *Periandra mediterranea* Taub.; Malvaceae: *Pavonia viscosa* A.St.Hil., Melastomataceae: *Miconia sellowiana* Naudin, *Tibouchina multiflora* Cong.; Myrtaceae: *Calyptanthus cf ovata*; Polygonaceae: *Coccoloba acrostichoides* Cham.; Rubiaceae: *Alibertia vaccinioides* K.Schum., sendo 155 indivíduos de nove famílias) encontradas na canga do Quadrilátero Ferrífero de Minas Gerais, no Município de Barão de Cocais, durante 15 meses, sendo feito o índice de baseado na presença ou ausência da brotação e o de intensidade de Fournier para a queda de folhas. Foi enfocada a estratégia de cada espécie, de

¹ Depto de Biologia Vegetal, UNICAMP - garcialcbio@yahoo.com.br

² Depto de Botânica, UFMG - nandavascon@gmail.com

³ Depto de Botânica, UFMG - lemos@icb.ufmg.br

acordo com o tipo de deciduidade e porte, além de verificar a relação de fatores como fotoperíodo e precipitação com os eventos fenológicos utilizando análise de correlação. A predição de que seria encontrada uma gama de padrões de produção de folhas nas espécies tolerantes ao estresse, típicas de ambientes pouco produtivos, foi sustentada pelas espécies da canga. Essas espécies apresentaram um padrão fenológico sazonal quanto ao período e duração da brotação e queda de folhas. Um aumento no número de indivíduos em brotação concentrou-se principalmente na época do equinócio de primavera, coincidindo com o final da estação seca e início da estação chuvosa, sendo que os maiores coeficientes de correlação encontrados, em geral, foram para o fotoperíodo. Quanto ao hábito, conforme o esperado, as espécies subarbustivas apresentaram uma maior intensidade da queda de folhas e uma maior diminuição da brotação durante o período seco. Esses resultados geram evidências de que as plantas encontradas na canga sofrem, durante a estação seca, um *trade-off* entre a economia de carbono de suas folhas e a economia hídrica.

Palavras-chave: brotação, campos rupestres, estresse edáfico, estresse hídrico, fotoperíodo, hábitos, precipitação, sazonalidade, senescência.

Sazonalidade e fenologia de espécies do componente inferior do cerrado

*Bruno Garcia Luize*¹

*Regina Machado de Souza*²

*Patricia C. Morellato*³

Os cerrados possuem elevada riqueza de espécies, altas taxas de endemismos e são de grande valor biológico. Em sua área de ocorrência, a sazonalidade climática é definida por duas estações, a chuvosa, que ocorre de outubro a março e a seca, que vai de abril a setembro. Estudos sobre a fenologia e a sazonalidade das plantas do cerrado são realizados há décadas, porém o enfoque geralmente é dado às formas de vida do componente arbustivo - arbóreo. É preciso avaliar como o componente inferior, composto por ervas e subarbustos, responde aos fatores abióticos, neste ambiente tão sazonal. O objetivo do trabalho foi: (i) acompanhar a fenologia da flora do componente inferior de um fragmento de cerrado e relacionar o padrão fenológico com a sazonalidade climática e (ii) comparar com o padrão da flora do componente superior desse fragmento. A pesquisa foi realizada em Itirapina, SP, entre janeiro de 2006 e fevereiro de 2007. Foram demarcadas 28 parcelas em quatro transecções que alcançaram 50 m adentro do fragmento. Em cada transecção, foram delimitadas sete parcelas de 2 m x 1 m, uma em cada ponto: d = 0 m, d = 5 m, d = 10 m e o restante a cada 10 m, completando uma área amostral de 56 m². A fenologia foi realizada quinzenalmente, anotando-se o nome da espécie quando essa apresentava fenofases reprodutivas: botão, antese, frutos imaturos e maduros. Foram encontradas 47

¹ UNESP - brunoluize@hotmail.com

² UNESP - reginasz@rc.unesp.br

³ Depto de Botânica, UNESP - pmorella@rc.unesp.br

espécies representadas por 21 famílias de Angiospermas, totalizando 97 indivíduos. A flora observada não apresentou padrão contínuo das fenofases, ou seja, houve meses sem a presença de espécies com flores ou frutos, ao contrário da flora arbórea. O pico de indivíduos com botões florais ocorreu no fim do mês de setembro, coincidindo com o final da estação seca e primeiras chuvas. Observamos um pico na floração em fevereiro de 2007 que ocorreu após um período de queda na produção de flores (abril a agosto), durante os meses de seca. A produção de frutos foi mais pronunciada nos meses úmidos e quentes, com pico em janeiro e fevereiro de 2007. Durante a estação seca, a produção de frutos foi quase nula, ficando os meses de maio a agosto sem espécies com frutos. Foi observada uma baixa proporção de indivíduos com frutos maduros; esse comportamento pode estar relacionado a fatores como o amadurecimento escalonado dos frutos, sua remoção pela fauna ou a abortos. Os indivíduos do componente inferior têm diferenças morfológicas e adaptativas em relação ao componente superior. A maioria das herbáceas apresenta fenofases no período chuvoso, sugerindo uma limitação pela água, que pode ser salientada pela observação da perda da porção epigea em algumas espécies. Outro ponto é a dependência das águas provenientes das chuvas, já que essa flora apresenta raízes mais superficiais (com pouco mais de 30 cm) que as arbóreas. Além disso, as herbáceas possuem estruturas que permitem uma resistência à seca e que as mantêm latentes no solo até a época chuvosa, com xilopódio, órgão subterrâneo cilíndrico, lenhoso e lignificado, que permite a emissão de ramos de brotamento em diferentes épocas do ano. Nesse estudo foi possível perceber que a sazonalidade influi nos padrões fenológicos do componente inferior do cerrado. (Agradecimentos: Ao CNPq/Pibic e CNPq; Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes - Unesp).

Palavras-chave: fenologia, cerrado, sazonalidade, componente inferior.

Avaliação fenológica da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. Bompl.) em Porto Velho

*Abadio Hermes Vieira*¹

*Michelliny de Matos Bentes-Gama*²

*Rodrigo Barros Rocha*³

*Marília Locatelli*⁴

O estudo das fases fenológicas de espécies florestais nativas da Amazônia é essencial para a caracterização da dinâmica e evolução das populações naturais assim como para o estudo dos eventos biológicos e suas inter-relações. A fenofase reprodutiva é especificamente importante para a definição de estratégias de conservação e manejo florestal. O objetivo deste trabalho foi caracterizar as épocas de ocorrência das fenofases (floração, frutificação e mudança foliar) da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa*), em área de floresta primária em Porto Velho. Este estudo foi desenvolvido no campo experimental da *Embrapa Rondônia*, localizado em Porto Velho, Rondônia, nas coordenadas geográficas 08° 47' 42" S e 63° 50' 45" W. O clima local é do tipo Am, segundo a classificação de Köppen, e a precipitação média anual de 2.300 mm. As informações foram obtidas a partir de dados fenológicos coletados com intervalos de 30 dias no período de 1995 a 1999, em árvores com centímetro/diâmetro à altura do peito maior ou igual a 45 cm, observando-se as seguintes fases fenológicas: floração: 1 - FLO = presença de flor, Frutificação: 2 - FRV = presença de frutos verdes; 3 - FRM = presença de

¹ *Embrapa Rondônia* - abadio@cpafrro.embrapa.br

² Secretaria de Desenvolvimento Ambiental do Estado de Rondônia (SEDAM) - pacellimar@yahoo.com.br

³ *Embrapa Rondônia* - marilia@cpafrro.embrapa.br

⁴ *Embrapa Rondônia* - mbgama@cpafrro.embrapa.br

frutos maduros; 4 - DIS = frutos em fase de dispersão, Mudanças Foliares: 5 - FON = presença de folhas novas; 6 - FOM = presença de folhas maduras; 7 - DFP = desprendimento de folhas, parcial; 8 - DFT = desprendimento de folhas. Na análise dos dados coletados foi utilizado o método de índice de atividade, método quantitativo que indica a porcentagem de árvores da população que está manifestando determinado evento fenológico. Verificou-se também a sincronia da fenofase floração da população utilizando o índice de sincronia (Z). A castanha-do-brasil apresentou padrão de florescimento anual, com pelo menos 90 % das árvores florescendo em todos os anos do estudo. O florescimento ocorreu de setembro a janeiro, sendo que 90 % das árvores apresentaram plena floração nos meses de novembro e dezembro. A população estudada apresentou índice de sincronia da floração $Z_p = 0,84$. A dispersão dos frutos ocorreu entre os meses de junho a janeiro com maior incidência em novembro. A mudança foliar da castanha-do-brasil se deu ao longo do ano, com folhas maduras ocorrendo durante quase todos os meses; havendo decréscimo apenas nos meses de agosto e setembro. As folhas novas ocorreram de junho a novembro, com maior incidência em setembro, quando todas as árvores apresentaram folhas novas. A castanha-do-brasil apresentou padrão fenológico anual, com pelo menos 90 % das árvores florescendo em todos os anos do estudo. A floração se estendeu de setembro a janeiro, sendo que algumas poucas árvores floresceram até fevereiro. O período de frutificação ocorreu de outubro a janeiro, a mudança foliar ocorreu de outubro a julho, e a dispersão dos frutos ocorreu de junho a janeiro.

Palavras-chave: Estratégias de reprodução, conservação de florestas tropicais.

Disponibilidade de frutos zoocóricos de espécies arbóreas e arbustivas em três ambientes do Parque Estadual da Ilha Anchieta, SP

*Bruno Garcia Luize*¹

*Marcelo Henrique Carvalho*²

*Marina Fleury*³

*Mauro Galetti*⁴

Introdução

A Floresta Pluvial Atlântica, após ser reduzida a 2 % de sua cobertura original, ficando restrita a pequenos fragmentos isolados, tornou-se um ecossistema protegido por lei e reconhecido como patrimônio da humanidade (MMA, 2000). Adicionalmente, as áreas sob domínio de Mata Atlântica são compostas por mosaicos em distintos estágios sucessionais (DEAN, 1996). Entretanto, o conhecimento dos fatores que poderiam amplificar e acelerar a regeneração natural, restabelecendo suas funções e interações entre espécies, ainda é escasso (MELI, 2003). Um dos fatores apontados como limitantes no processo de regeneração natural é a diminuição na quantidade e qualidade dos recursos florísticos, que reflete em uma baixa disponibilidade de flores, frutos, sementes, plântulas e de árvores adultas (UHL et al., 1988). Sendo assim, a fenologia reprodutiva consiste em um levantamento básico para compreendermos a dinâmica dos ecossistemas (MORELATTO; LEITÃO FILHO, 1992), as interações com polinizadores, dispersores e consumidores de sementes (FRANKIE et al., 1974; SCHAİK et al., 1993), fornecendo

¹ Depto de Ecologia, UNESP - brunoluize@hotmail.com

² Ministério do Meio Ambiente - Brasília, DF.

³ Laboratório de Ecologia da Restauração, Esalq, USP

⁴ Depto de Ecologia, UNESP

informações fundamentais sobre a capacidade de regeneração do ambiente (NEWSTROM et al., 1994).

Objetivos

Neste estudo, avaliamos a fenologia reprodutiva de espécies arbóreas e arbustivas em três ambientes de diferentes estágios sucessionais: floresta latifoliada densa; floresta latifoliada rala e campo antrópico, na Ilha Anchieta (Ubatuba, SP), verificando assim a eficiência reprodutiva da comunidade arbustiva-arbórea. Esta é uma das etapas que estão sendo testadas para a detecção dos gargalos no processo de regeneração natural destes três ambientes, a partir dos quais serão propostas práticas de manejo que promovam o processo de regeneração dessa unidade de conservação.

Material e Métodos

O Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA) é uma Ilha continental com 828 ha, localizada no Município de Ubatuba, Estado de São Paulo ($45^{\circ}02' W$, $23^{\circ}34' S$, 0-300m.) (Figura 1). A Ilha Anchieta apresenta um histórico de perturbação que data do século 19; como desmatamentos decorrentes de atividades agrícolas de colonos, as atividades de um presídio estadual e, já na década de 1980, a introdução de espécies exóticas de mamíferos. Após ser decretada área protegida em 1977, o PEIA teve reduzida a influência das perturbações humanas mais drásticas e diretas (GUILLAUMON; FONTES, 1992).

Os tipos vegetacionais existentes hoje no PEIA têm características de vegetação secundária, em estágio mais ou menos adiantado de recuperação. Assim, conforme utilizado pelo Plano de Manejo da Ilha Anchieta (GUILLAUMON et al., 1989), os tipos vegetacionais do PEIA foram classificados em campo antrópico (CA); floresta latifoliada rala (FLR) e floresta latifoliada densa (FLD), de acordo com seu estágio sucessional.

O monitoramento fenológico foi realizado em transecções de 4 m x 30 m, onde todos os indivíduos lenhosos com altura superior a 1,0 m foram marcados e numerados. Em cada ambiente,

foram dispostos seis transectos, totalizando 1.617 indivíduos marcados entre espécies com hábitos arbóreos e arbustivos. Essas plantas foram monitoradas mensalmente por um ano (julho de 2006 a julho de 2007) e avaliadas quanto à presença de estruturas reprodutivas, com auxílio de binóculos (GALETTI et. al., 2001). Foram observadas as fenofases: botão floral, flores em antese, frutos imaturos e maduros, porém, neste trabalho, são apresentados os resultados referentes à fenofase fruto maduro para espécies com síndrome de dispersão por animais (LEVEY et al., 2002).

Resultados e Discussões

Os 1.617 indivíduos foram marcados e morfotipados nos três ambientes, sendo estimados em 129 morfotipos, ainda que 10 % dos indivíduos seguem sem identificação ou morfotipo. A proporção de espécies com frutos carnosos e síndrome de dispersão por animais nos três ambientes do PEIA é de 68 %. Esse valor é baixo, se comparado com outras vegetações da Floresta Atlântica, onde a proporção de espécies com frutos dispersos por animais é estimada em 81 % - 87 % (MORELLATO et al., 2000). Ainda que a FLD apresente uma maior quantidade de indivíduos amostrados, não corresponde ao ambiente com maior riqueza de espécies. O hábitat que apresenta maior riqueza é o FLR, contudo, esse ambiente (FLD) corresponde ao local com maior quantidade de indivíduos não identificados por ausência de estrutura reprodutiva (Tabela 1).

Tabela 1. Quantidade de indivíduos em cada ambiente, riqueza de espécies, percentagem de espécies com síndrome de dispersão zoocórica e percentagem de indivíduos não identificados. Em 720 m² ou seis parcelas de 4 m x 30 m em cada ambiente.

Ambiente	Número de indivíduos em 720 m ²	Riqueza de espécies	Percentagem de espécies zoocóricas	Percentagem de indivíduos não identificados
Floresta Latifoliada Densa	603	65	82	17
Floresta Latifoliada Rala	552	71	76	11
Campo Antrópico	462	27	52	1
Total	1617	129	68	10

Os ambientes florestais do PEIA correspondem aos habitats com maior riqueza de espécies com frutos maduros e síndrome de dispersão zoocórica ao longo do ano (Figura 2). Já o ambiente de campo antrópico apresentou reduzida riqueza de espécies com frutos maduros ao longo do ano, superando apenas no mês de junho de 2007 a riqueza de espécies com frutos maduros em FLR (Figura 2 e Tabela 2). A frutificação nos ambientes florestais apresentou dois picos, o primeiro nos meses de setembro a novembro e o segundo no período de março a maio. O ambiente de campo antrópico apresentou dois picos de frutificação, nos meses de setembro a novembro e junho de 2007, porém, apenas em relação à quantidade de indivíduos, pois estes picos corresponderam ao período de frutificação de no máximo quatro espécies (Figura 2). Divergindo do padrão assazonal de frutificação comumente encontrado em florestas pluviais atlântica (MORELLATO et al., 2000), a Ilha Anchieta apresenta poucas espécies com frutos ao longo do ano com grandes oscilações na disponibilidade de frutos, sugerindo uma sazonalidade de recurso à comunidade de frugívoros e granívoros.

Durante os meses de julho de 2006, dezembro a fevereiro e, junho e julho de 2007, a quantidade de espécies e indivíduos com frutos maduros foram as mais baixas registradas (Figura 2). Nesses meses de pouca disponibilidade de recursos, uma espécie que produza frutos pode ser selecionada pela fauna como um “recurso chave” para a manutenção de sua dieta (SCHAIK et al., 1993). No caso do PEIA, essas espécies seriam pertencentes a indivíduos da família Melastomataceae, Rubiaceae, Arecaceae e Piperaceae, além das espécies *Aegiphila sellowiana*; *Guapira* cf. *opposita* e *Garcinia sp1* (Tabela 2). Sendo assim, durante a escassez de frutos no PEIA, as espécies mantenedoras da fauna seriam principalmente de hábitos arbustivos e algumas árvores com frutos pequenos. Em outros locais da Floresta Atlântica, o que se observa é uma elevada importância de espécies da família Myrtaceae e Lauraceae, que nesse estudo ocorreram praticamente como exceção (Tabela 2).

Apesar do campo antrópico apresentar maior quantidade de frutos maduros que os demais ambientes, a vegetação neste local é composta por poucas espécies, predominantemente de hábitos arbustivos. Adicionalmente, o índice de área foliar (“leaf area index”, LAI-2000) no campo antrópico é inferior aos demais habitats (M.FLEURY, dados não publicados), dificultando a comparação entre a quantidade de frutos produzida nos diferentes ambientes. Nesse caso, seria mais preciso contar os frutos na planta, algo complicado para as copas de árvores de dossel, como é o caso dos ambientes florestais.

A composição da vegetação da Ilha Anchieta reflete o largo histórico de perturbação no local, sendo comumente encontradas espécies de início sucessional (Tabela 2). A composição de espécies da Ilha Anchieta, quando comparada com os maiores grupos vegetacionais da Floresta Atlântica (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), indica uma grande quantidade de espécies classificadas como “supertramp”. Contudo, trata-se de um indicativo, sendo necessário um estudo de fitossociologia e florística para corroborar ou descartar os resultados aqui encontrados, e também para ajudar na detecção de espécies mais abundantes que possam ser recursos mais seguros aos animais.

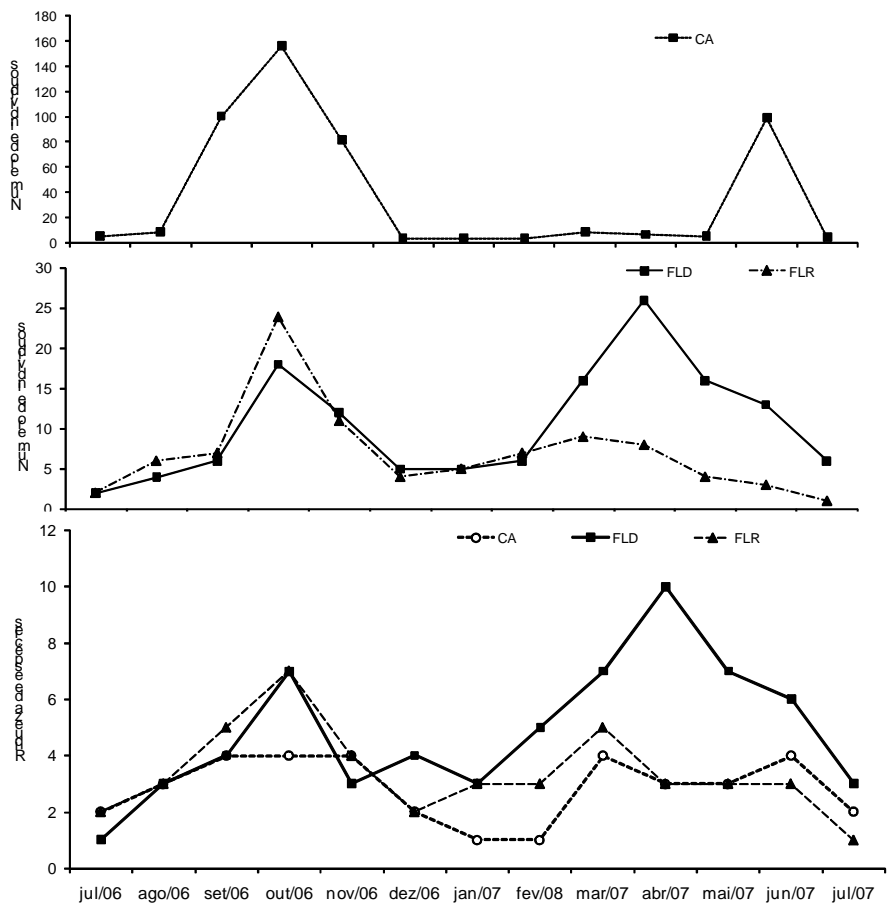


Figura 1. Quantidade de indivíduos e riqueza de espécies com frutos maduros e síndrome de dispersão zoocórica nos ambientes de campo antrópico (CA); floresta latifoliada rala (FLR) e floresta latifoliada densa (FLD) do PEIA, durante o período de um ano.

Tabela 2. Registros da ocorrência de frutos maduros nas espécies e morfoespécies durante o monitoramento fenológico do PEIA nos três ambientes amostrados: 1 -FLR; 2 -FLD; 3 -CA; 4 -FLR e FLD.

Família	Morfoespécie	2006					2007									
		J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J		
ANACARDIACEAE	<i>Schinus terebinthifolius</i>										3	3	3	3		
ARALIACEAE	<i>Schefflera morototoni</i>										2					
ARECACEAE	<i>Euterpe edulis</i>										2	2	2	2	2	
	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1									1		1			
	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>						2									
BORAGINACEAE	<i>Cordia sp1</i>									2						
CECROPIACEAE	<i>Cecropia glaziovii</i>					1					2	2				
CELASTRACEAE	<i>Maytenus sp1</i>										3			3		
CLUSIACEAE	<i>Garcinia sp1</i>										1					
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum cf. pulchrum</i>										1					
FABACEAE	<i>Inga edulis</i>					1										
LACISTEMATAACEAE	<i>Lacistema sp1</i>				1	1	1									
LAURACEAE	<i>Nectandra cf. rigida</i>					2	2									
MELASTOMATAACEAE	<i>Ossaea retropila</i>	3	3	3	3	3	3			3	3	3			3	3
	<i>Miconia albicans</i>			3	3	3	3	3	3		3	3			3	3
	<i>Melastomataceae sp1</i>											2	2	2	2	
	<i>Miconia cinnamomifolia</i>									1	1	1				
	<i>Melastomataceae sp2</i>									1						
MELIACEAE	<i>Guarea macrophylla</i>				4	4						2	2		1	
MONIMIACEAE	<i>Siparuna sp1</i>											2				
MYRSINACEAE	<i>Rapanea umbellata</i>	3	3	3	3										3	
	<i>Rapanea ferruginea</i>				3	3	3									3
MYRTACEAE	<i>Myrtaceae sp1</i>						3									
NYCTAGINACEAE	<i>Guapira opposita</i>							1				2				
OCHNACEAE	<i>Ouratea sp1</i>										2	2			2	
PIPERACEAE	<i>Piper sp1</i>		2		4	4	4	2		4	4	4		2	2	2
	<i>Piper sp2</i>				1											
	<i>Piper sp3</i>												2			
	<i>Piper sp4</i>						2									

continua

Tabela 2. Registros da ocorrência de frutos maduros nas espécies e morfoespécies durante o monitoramento fenológico do PEIA nos três ambientes amostrados: 1 -FLR; 2 -FLD; 3 -CA; 4 -FLR e FLD.

Família	Morfoespécie	2006					2007							
		J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J
RUBIACEAE	<i>Chiococca sp1</i>	1	4	4	2				1	2	4	4	1	
	<i>Psychotria nuda</i>			1	4	4	2	2						
	<i>Rubiaceae sp1</i>		1	2				2		2	2	2	2	
	<i>Rubiaceae sp2</i>									1	1	1	1	
	<i>Rubiaceae sp3</i>		2											
SALICACEAE	<i>Casearia sp1</i>		4	1	1									
SAPINDACEAE	<i>Allophylus sp1</i>									2			2	
SOLANACEAE	<i>Solanum sp1</i>			2										
VERBENACEAE	<i>Aegiphila sellowiana</i>						2							

Conclusões

A Ilha Anchieta apresenta uma baixa disponibilidade de frutos para a fauna frugívora, tanto em quantidade de árvores com frutos como em variedade de frutos. Os três ambientes amostrados possuem composições florísticas distintas, porém o padrão fenológico parece ser semelhante quanto à temporização, com exceção ao adiantamento no pico de frutificação observado nos meses de março e abril de 2007 nos ambientes mais degradados do PEIA.

Ainda que a FLD apresente uma menor riqueza de espécies que a FLR, a floresta densa apresentou uma maior variedade de recursos aos frugívoros ao longo do ano, sendo mais abundantes espécies com frutos zoocóricos dispersos por aves especialistas e/ou generalistas e mamíferos (e.g. palmeiras). Já os recursos disponíveis à fauna no campo antrópico são compostos por poucas espécies que predominam nesse ambiente, composto essencialmente por espécies dispersas por aves generalistas, ofertando pouco recurso aos mamíferos.

Em vista da baixa disponibilidade de frutos à fauna da Ilha Anchieta, seria recomendável o enriquecimento da vegetação com espécies características de estágios mais avançados de sucessão da Floresta Atlântica. Mais especificamente, o enriquecimento dos capões que começam a se formar nos ambientes de CA com espécies arbóreas e arbustivas reconhecidas como recurso chave no ambiente de FLR, favorecendo assim as aves que visitam o campo antrópico, a chegada de propágulos e a formação de um banco de sementes e de plântulas. Já a FLR poderia ser enriquecida com espécies de frutos grandes e carnosos disponíveis na FLD (secundárias e climácicas), antes que se selecionem espécies com ocorrência no continente e que não é de conhecimento se estavam presentes na Ilha Anchieta.

Agradecimentos

À FAPESP pela bolsa TT-III; ao Labic - Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes -Depto. de Ecologia -Unesp, e à direção do PEIA.

Referências

DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira.** São Paulo: Companhia das Letras, 1996. 484 p.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowland of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-913, 1974.

GALETTI, M.; PIZO, M. A.; MORELLATO, L. P. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: CÜLLEN JUNIOR, L.; PÁDUA, C. V.; RUDRAN, R. (Org.). **Metodos para estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre.** Curitiba: Ed. da UFPR, 2001. p. 395- 422.

GUILLAUMON, J. R.; FONTES M. de A. Estudos para manejo dos campos antrópicos do Parque Estadual da Ilha Anchieta - zona de recuperação. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 4, pt. 3, p. 867-879, mar. 1992. Edição dos Anais do Congresso Florestal de Essências Nativas, 2., 1992, São Paulo.

GUILLAUMON, J. R.; MARCONDES, M. A. P.; NEGREIROS, O. C. de; MOTA, I. S. da; EMMERICH, W.; BARBOSA, A. F.; BRANCO, I. H. D. C.; CAMARA, J. J. C. da; OSTINI, S.; PEREIRA, R. T. L.; SCORVO FILHO, J. D.; SILVA, D. A. da; MELO NETO, J. E. de. Plano de manejo do Parque estadual da Ilha Anchieta. **IF Serie Registros**, Sao Paulo, n.1, p.1-103, dez. 1989.

LEVEY, D. L.; SILVA, W. R.; GALETTI, M. **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation**. London: CABI Publ., 2002. 511 p.

MELI, P. Restauración ecológica de bosques tropicales: veinte años de investigación académica. **Interciencia**, v. 28, n. 10, p. 581-589, 2003.

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: Ed. da Unicamp, 1992. p. 23-34.

MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C.; ROMERA, E.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic rain forest trees: A comparative study., **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 811-823, 2000.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; COLWELL, R. K. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, n. 2, p.141-159, 1994.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 793-810, 2000.

UHL, C., BUSCHBACHER, R.; SERRAO, E. A. S. Abandoned pastures in eastern Amazonia I: patterns of plant succession., **The Journal of Ecology**, v. 76:, n. 3, p. 663-681,1988.

SCHAIK, C. P. van; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377, 1993.

Fenologia e sucesso reprodutivos de *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. (Sapindaceae) na Flona de Ipanema, Iperó, SP

*Leandro Baptista Aranha*¹

*Vilma Palazetti de Almeida*²

A *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. ou vassoura-do-campo, vassoura-vermelha como é vulgarmente conhecida, pertence à família Sapindaceae. É uma árvore pequena de 3 m a 8 m de altura, pioneira antrópica, com rápido crescimento, heliófila, seletiva xerófita, pouco exigente quanto ao solo e cosmopolita tropical. É recomendada para diversificar plantios com nativas – apesar de apresentar certo potencial alelopático – e é bastante estudada quanto à dormência e germinação das sementes, além disso, possui utilidades madeireiras, medicinais e ornamentais. No Brasil, ocorrem as variedades var. *vulgaris* Bentham e var. *augustifolia* Bentham, nas restingas do litoral do Paraná ao Rio Grande do Sul, sendo muito abundante em Santa Catarina, onde forma grupamentos densos, quase puros, e em São Paulo, em áreas degradadas abandonadas. O presente trabalho objetivou estudar o padrão fenológico e o sucesso reprodutivo da espécie. O acompanhamento do comportamento fenológico foi semanal, ocorrendo durante 14 meses (junho de 2006 a julho de 2007), sendo observadas as porcentagens de Fournier para as fenofases floração, dividida em botão e antese, e frutificação, dividida em fruto verde (Fv) e fruto maduro (Fm), em 20 indivíduos adultos dentre um Dodonieto existente na FLONA de Ipanema, SP, em uma área de 0,15 ha. O clima da região é subtropical quente, caracterizado pela presença de uma estação seca bem definida, de abril a setembro, que coincide com o inverno, e uma estação

¹ Graduando em Ciências Biológicas, PUC-SP - learanja@hotmail.com

² Depto de Morfologia e Patologia, PUC-SP - vpalazetti@ig.com.br

chuvosa pronunciada entre novembro e março. Foi utilizada uma metodologia desenvolvida pelos pesquisadores para calcular o sucesso reprodutivo da espécie – representado pela razão Fm/Flor. O método testado consistiu em marcar seis ramos de cada indivíduo e contar as estruturas que estavam presentes a cada observação. Estes dados, multiplicados pelo número de ramos de cada planta, determinaram o valor médio de estruturas por indivíduo e na população. Também permitiram calcular a taxa de perda de flores e frutos verdes e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo (Fm/Flor). A reprodução da espécie é sazonal com período de duração de nove meses, coincidindo com os meses mais frios e secos, sendo a floração de maio a agosto, com pico em junho. A frutificação estende-se de junho a janeiro, sendo os cinco primeiros meses de maturação dos frutos verdes e a dispersão dos frutos secos maduros de setembro a janeiro, com pico em setembro. As médias da produção de estruturas no pico da cada fenofase por indivíduo foram de: 81,55 botões, 444,95 flores, 45,85 frutos verdes, 25,73 frutos maduros e 62,82 sementes. A razão Fv/Flor foi 10,30 % e Fm/Fv 56,16 %, com média de 1,2 sementes por fruto, sendo perdidos 43,84 % dos diásporos. O sucesso reprodutivo da espécie é de 5,78 % e, apesar da grande perda de flores (89,70 %), produziu grande quantidade de sementes viáveis. Conclui-se que a *D. viscosa* (L.) Jacq. apresenta reprodução sazonal que acompanha o inverno, com alto sucesso reprodutivo, taxas de perda de flores e frutos verdes altas, produz grandes quantidades de sementes viáveis e que o método testado pelo trabalho para calcular as taxas foi adequado, apesar de trabalhoso devido ao tamanho das estruturas reprodutivas da espécie.

Palavras-chave: *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq., fenologia, sucesso reprodutivo.

Associação entre fenologia de floração e sistema reprodutivo em espécies simpátricas de *Pseudopiptadenia* (Mimosoideae) e *Bathysa* (Rubiaceae) em floresta atlântica montana

*Jakeline Prata de Assis Pires*¹

*Mariana Andrich*²

*Leandro Freitas*³

Estudos com pares de espécies simpátricas congêneras podem ser promissores para verificar associações entre parâmetros estruturais, características reprodutivas e fenologia. Foram estudadas duas espécies de Mimosoideae arbóreas (*Pseudopiptadenia contorta* e *P. leptostachya*) e duas espécies de Rubiaceae de porte arbustivo-arbóreo (*Bathysa cuspidata* e *B. australis*) no Parque Nacional do Itatiaia, RJ. Observações mensais de atividade e intensidade das fenofases reprodutivas, botão floral, flores em antese, fruto verde e fruto maduro foram realizadas entre junho de 2004 e julho de 2006, para as espécies de *Pseudopiptadenia*, e entre julho de 2006 e julho de 2007 para as espécies de *Bathysa*. Foram verificados, ainda, os sistemas de polinização e reprodução das quatro espécies, e como parâmetro estrutural foi utilizada a densidade relativa. As espécies estudadas apresentaram duração curta de floração (até três meses). A fenofase antese ocorreu de janeiro a março em *B. australis* e entre março e junho em *B. cuspidata*. Para *Pseudopiptadenia*, a antese foi entre setembro e novembro em *P. contorta* e entre novembro e fevereiro em *P. leptostachya*. As quatro espécies possuem flores pequenas e abertas arranjadas em densas inflorescências. A biologia da polinização é semelhante entre as

¹ Jardim Botânico do Rio de Janeiro

² Jardim Botânico do Rio de Janeiro

³ Jardim Botânico do Rio de Janeiro - pires_jake@yahoo.com.br

espécies do mesmo gênero. Espécies de *Bathysa* secretam néctar e apresentam sistema de polinização generalista (abelhas, moscas, vespas e borboletas), enquanto as flores de *Pseudopiptadenia* não têm néctar e são polinizadas apenas por abelhas sociais, que coletam pólen. A intensidade e a atividade de floração, assim como o sistema reprodutivo e a densidade divergiram entre as espécies. *Bathysa cuspidata* é incompatível e apresenta maior atividade e intensidade de floração e densidade que *B. australis*, que é autocompatível. Similarmente, *P. contorta* é incompatível e apresenta maior atividade e intensidade de floração, porém menor densidade que *P. leptostachya*, uma espécie autocompatível. Portanto, foi detectada associação apenas entre sistema reprodutivo e fenologia de floração. A presença de autocompatibilidade em plantas com baixa atividade e intensidade de floração pode ser um mecanismo relacionado ao aumento de garantia de reprodução (“reproductive assurance hypothesis”).

Palavras chaves: auto-incompatibilidade, intensidade de floração, “reproductive assurance hypothesis”, polinização

Síndromes de polinização e sazonalidade dos recursos florais em uma comunidade vegetal na caatinga paraibana

Zelma Glebya Maciel Quirino¹

Isabel Cristina Machado²

Foram estudados os sistemas de polinização e os recursos florais em uma comunidade de caatinga, nas duas estações do ano (seca e chuvosa), com o objetivo de determinar a possível influência da sazonalidade climática nas diferentes síndromes de polinização e a disponibilidade dos recursos para visitantes florais. O trabalho de campo foi desenvolvido na RPPN Fazenda Almas, no Município de São José dos Cordeiros (7°28'45"S e 36°54'18"W), no Estado da Paraíba. A fazenda está localizada na região do Cariri Paraibano, sendo caracterizada por uma formação de caatinga arbórea e arbustiva. Foram analisadas 46 espécies, incluindo árvores, arbustos, ervas e trepadeiras, pertencentes a 22 famílias e a 40 gêneros. Durante os anos de 2003 e 2004, foi realizado o acompanhamento quinzenal das espécies, sendo observado o período de floração. Para as diferentes síndromes encontradas, foi destacado o início e o pico de floração. Diferenças entre os hábitos foram encontradas para características florais, tipo de recurso e síndrome floral. O pico de floração apresentada pelas espécies é diferente entre os grupos de síndromes. A maioria das espécies melitófilas floresceu na estação úmida, e as demais no final da estação seca, nos dois anos de estudo. Foi observada assincronia na floração das espécies quiropterófilas e uma concentração entre as esfingófilas na estação úmida. A disposição de recursos florais apresentou diferenças entre as estações seca e chuvosa, diferindo entre os

¹ Universidade Federal da Paraíba - zelmaglebya@gmail.com

² Universidade Federal de Pernambuco - icmachado@ufpe.br

hábitos. A oferta de óleo coincide com o período de menor oferta de néctar. Uma relação entre a distribuição temporal das diferentes síndromes de polinização, juntamente com a disponibilidade dos recursos florais, nos diferentes hábitos (árvores, arbustos, ervas e trepadeiras) é encontrada para este ecossistema tropical. (PELD – Caatinga Estrutura e Funcionamento).

Palavras - chave: recursos florais, florestas secas, Caatinga.

Características fenológicas de ucuúba verdadeira (*Virola* sp.) em Porto Velho, Rondônia

*Abadio Hermes Vieira*¹

*Eugênio Pacelli Martins*²

*Marília Locatelli*³

*Michelliny de Matos Bentes-Gama*⁴

O estudo fenológico de espécies florestais nativas da Amazônia é essencial para a caracterização da dinâmica e evolução das populações naturais assim como para o estudo dos eventos biológicos e suas inter-relações. Além disso, o comportamento fenológico de uma espécie pode subsidiar o entendimento da dinâmica de comunidade, e revelar indicadores das condições climáticas e edáficas de um ambiente. O presente trabalho teve como objetivo estudar o comportamento fenológico de ucuúba verdadeira (*Virola* sp.) em Porto Velho, Rondônia, sob as coordenadas geográficas 08° 47' 42" S e 63° 50' 45" W. Segundo a classificação de Köppen, o clima do local é do tipo Am, com precipitação anual média de 2.300 mm. Os dados fenológicos foram coletados com intervalos de 30 dias no período de 1994 a 1998, em cinco árvores de *Virola* sp., com diâmetro à altura do peito maior ou igual a 40 cm. Foram observadas as seguintes fases fenológicas: **Floração** – 1. FLO = presença de flor; **Frutificação** – 2. FRV = presença de frutos verdes; 3. FRM = presença de frutos maduros; **Dispersão** – 4. DIS = frutos em fase de dispersão; **Mudanças Foliares** – 5. FON = presença de folhas novas, 6.FOM = presença de folhas maduras;

¹ Embrapa Rondônia - abadio@cpafrro.embrapa.br

² Secretaria de Desenvolvimento Ambiental do estado de Rondônia (SEDAM) - pacellimar@yahoo.com.br

³ Embrapa Rondônia - marilia@cpafrro.embrapa.br

⁴ Embrapa Rondônia - mbgama@cpafrro.embrapa.br

Desprendimento de folhas – 7.DFP = , parcial, 8. DFT = total. Os dados climatológicos foram coletados na estação meteorológica da *Embrapa Rondônia*, situada a 1,5 km da área de estudo. As árvores de ucuúba verdadeira apresentam floração de fevereiro a setembro, com maior concentração (80 %) de junho a agosto. A floração foi classificada como irregular, com duração de breve a intermediária e frequência de floração como supra-anual alternada, por apresentar intervalos de floração acima de dois anos. A frutificação estendeu-se por oito meses, de fevereiro a setembro, considerando a formação dos primeiros frutos até a disseminação das sementes ou frutos. Durante os cinco anos de observação, constatou-se que 80 % dos indivíduos frutificaram entre os meses de agosto e setembro, coincidente com a menor precipitação e temperatura do município no mesmo período. A mudança foliar ocorreu durante o ano inteiro, com maior intensidade logo após a frutificação e a dispersão das sementes. As folhas novas ocorreram durante todo o ano, com maior intensidade em outubro, período de transição entre a estação seca e a chuvosa. Os valores máximos de frutos verdes, frutos maduros e dispersão de sementes ocorreram no período seco, de junho a setembro. Dos cinco anos de observação, quatro indivíduos frutificaram em três anos consecutivos, com um padrão muito irregular. Em outro indivíduo foram observados frutos verdes em um único ano, embora os frutos maduros não tivessem sido encontrados, provavelmente por causa de predação ou frugivoría por pássaros, macacos, etc. As folhas maduras foram constantes durante o ano todo, caracterizando esta espécie como perenifólia. Floração e frutificação ocorrem ao longo da estação seca, e folhas novas foram observadas o ano inteiro. O comportamento fenológico da ucuúba verdadeira é amplo e suas fenofases podem se manifestar em épocas distintas das aqui citadas, já que as condições climáticas podem ser diferentes nas várias regiões de ocorrência dessa espécie. Esses resultados devem ser confirmados após levantamentos em novas áreas e acompanhamento de um maior número de árvores.

Palavras - chave: Ombrófila Aberta, Amazônia Ocidental.

Fenologia da Comunidade Arbustivo-arbórea em um Cerrado *sensu stricto* em Itirapina, São Paulo

*Maria Gabriela Gutierrez de Camargo*¹

*Paula Reys*¹

*Leonor Patrícia Cerdeira Morellato*¹

Introdução

No Estado de São Paulo, o cerrado ocorre na forma de manchas dispersas que originalmente cobriam cerca de 14 % da área (DURIGAN *et al.* 2002). A partir dos levantamentos de Borgonovi e Chiarini (1965) e de Kronka *et al.* (1998), constata-se que no prazo de 30 anos ocorreu uma redução de 31.550 km² da vegetação de cerrado comprovando a rápida devastação desta formação no Estado.

O cerrado (*sensu lato*) não possui uma fisionomia única em toda sua extensão, apresentando desde formas campestres como os campos limpos de cerrado, até formas relativamente densas como os cerradões, sendo que, entre estas duas fisionomias, encontram-se formas intermediárias como os campos sujos, os campos cerrados e os cerrados *sensu stricto* (COUTINHO, 1978). De acordo com Kronka *et al.* (1993), a fisionomia cerrado *sensu stricto* (68,9 %) predomina sobre as fisionomias de cerradão (30,5 %) e de campo cerrado (0,6 %). Na região de Itirapina, onde se insere a área de estudo, predomina a fisionomia de cerrado *sensu stricto*.

O clima predominante no cerrado é o Tropical Sazonal com precipitação média anual entre 1.200 mm e 1.800 mm, apresentando duas estações bem definidas, a chuvosa de outubro

¹ Depto de Botânica, UNESP - gabicamargo@yahoo.com.br

a março e a seca de abril a setembro (COUTINHO, 1978; DIAS 1992). Tal estacionalidade permite que as espécies de cerrado apresentem variações sazonais quanto à produção de folhas flores e frutos, que representam adaptações a fatores bióticos e abióticos (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER 1983, OLIVEIRA E SAZIMA 1990, BATALHA et al. 1997).

No Brasil, trabalhos com comunidades que enfocam a fenologia das plantas do Cerrado estão reduzidos a quatro (MANTOVANI; MARTINS 1988, BATALHA et al. 1997, BATALHA; MANTOVANI 2000, OLIVEIRA; GIBBS 2000), sendo três deles realizados no Estado de São Paulo em cerrados localizados em Mogi-Guaçu, Pirassununga e Santa Rita do Passa Quatro (MANTOVANI; MARTINS 1988, BATALHA et al. 1997, BATALHA; MANTOVANI 2000, respectivamente) a partir de dados obtidos em levantamentos florísticos. Dessa forma, estudos que utilizam marcação dos indivíduos e observação direta das fenofases são praticamente inexistentes.

Objetivo

O objetivo deste estudo foi analisar a fenologia vegetativa e reprodutiva da comunidade arbustivo-arbórea de um fragmento de cerrado *sensu stricto* localizado em Itirapina, Estado de São Paulo, e determinar a correlação das fenofases vegetativa e reprodutiva com fatores climáticos.

Material e Métodos

O estudo foi realizado em um fragmento de cerrado *sensu stricto* de aproximadamente 250 ha pertencente à Fazenda São José da Conquista localizada no Km 08 da Rodovia Ayrton Senna que dá acesso à Represa do Lobo no Município de Itirapina, Estado de São Paulo (22°13'S 47°53'W). O clima da região segundo a classificação de Köppen é Cwa (mesotérmico úmido) com invernos secos e verões chuvosos, sendo a precipitação média anual de 1.501 mm e a temperatura média de 22 °C (SETIZER 1966).

O diagrama climático mostra que a estação seca vai de abril a setembro e a estação chuvosa de outubro a março. As

médias anuais de temperatura e pluviosidade são 20,7 °C e 1524 mm, respectivamente (Figura 1). No período de estudo, a época de menor pluviosidade foi de abril a setembro. A temperatura variou de 7 °C a 31 °C, sendo a média de 22 °C para este período (Figura 2).

Para as observações fenológicas, utilizaram-se ao todo 36 transectos de 25 m x 2 m (50 m²), sendo que em cada transecto foram etiquetados com plaquetas de alumínio todos os indivíduos com Circunferência à Base do Caule (30 cm) ³ 3 cm, utilizando uma fita métrica. Foram tomadas medidas do DAP (diâmetro à altura do peito) e estimada a altura de cada indivíduo. A definição de indivíduo para algumas espécies de cerrado é complicada devido à extensão do sistema radicular e reprodução vegetativa. Dessa forma, caules bifurcados ou múltiplos foram considerados um mesmo indivíduo. As medições da circunferência do caule foram feitas a 30 cm da base do caule devido à tortuosidade e a abundante ramificação das árvores de cerrado que dificultam as medições à altura do peito. A identificação das espécies foi feita com o auxílio da literatura e especialistas e por comparação com materiais depositados no Herbário Rioclarense (HBRC). As espécies foram classificadas nas famílias reconhecidas pelo sistema do *Angiosperm Phylogeny Group II*.

As observações fenológicas, para o período de janeiro de 2006 a fevereiro de 2007, foram quinzenais para as fenofases reprodutivas (botão e antese, fruto imaturo e fruto maduro) e mensais para as vegetativas (brotamento e queda foliar) (MORELLATO et al. 1989), utilizando-se o método de presença ou ausência da fenofase. Para a descrição dos padrões fenológicos, foi utilizado o Índice de atividade (BENCKE; MORELLATO 2002), que nos fornece a porcentagem de indivíduos que estão manifestando uma fenofase, tendo caráter quantitativo em nível populacional.

As medidas de pluviosidade e temperatura foram obtidas na Estação Climatológica do Centro de Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada (CRHEA) da USP de São Carlos, tanto para o período de estudo (de janeiro de 2006 a fevereiro de 2007) quanto para a confecção do diagrama climático segundo Walter (1986)

(período de 1972 a 2002). As variáveis climáticas e as fenofases observadas foram correlacionadas por meio do Coeficiente de correlação de Spearman (r_s) (SOKAL; ROHLF, 1995).

Resultados

Para a comunidade vegetal foram amostrados 2.340 indivíduos distribuídos em 35 famílias e 119 espécies. As famílias com maior número de espécies e indivíduos foram Fabaceae (16 espécies e 371 indivíduos) e Myrtaceae (12 espécies e 354 indivíduos) e as espécies mais abundantes foram *Xylopiá aromática* (102 indivíduos), *Miconia rubiginosa* (98) e *Myrcia lingua* (95).

O pico de indivíduos com botão floral e brotamento ocorreu entre agosto e setembro, na transição entre as estações seca e chuvosa. O pico de queda foliar ocorreu em julho, na estação seca, e somente para esta fenofase os indivíduos mostraram alta sincronia (Figura 2). A maior porcentagem de indivíduos em antese ocorreu no mês de março, final da estação úmida, porém houve um segundo aumento entre setembro e outubro em resposta ao pico de atividade dos indivíduos em botão floral. A frutificação ocorreu ao longo de todo o ano de estudo tendo um pico em março (final da estação úmida) e um sensível aumento na atividade dos indivíduos entre os meses de novembro e dezembro, também na estação úmida.

As correlações de Spearman foram negativas e significativas para a fase botão e positivas e significativas para a fase de fruto imaturo para todas as variáveis climáticas consideradas. A fase fruto maduro correlacionou-se positivamente apenas com a temperatura média do mês anterior. Para as fases vegetativas, somente queda de folhas correlacionou-se negativamente com a temperatura média (Tabela I).

Discussão e conclusões

O padrão de floração encontrado neste estudo foi semelhante ao observado por Batalha e Martins (2004) no sudoeste de Goiás, onde o período de floração ocorreu no final da estação seca. Aoki e Santos (1980), no Distrito Federal, e

Miranda (1995), no Pará, também registraram que a maioria das espécies floresce no período seco do ano. No sudoeste do Estado de São Paulo, Mantovani e Martins (1988), Batalha et al. (1997) e Batalha e Mantovani (2000) encontraram alta proporção de espécies florescendo no início da estação chuvosa assim como o padrão encontrado neste estudo.

O padrão de frutificação que foi predominante na estação úmida pode ter sido condicionado pela maior porcentagem de indivíduos zoocóricos na comunidade amostrada (67,5 %). Este padrão foi observado em outras áreas de cerrado (BATALHA ; MANTOVANI, 2000; LENZA; KLINK 2006), uma vez que a maturação dos frutos zoocóricos geralmente ocorre no período chuvoso, garantindo a atratividade dos frutos por um período mais longo e aumentando as chances de dispersão de suas sementes (BATALHA; MANTOVANI 2000).

O brotamento coincidiu com o final da estação seca e início da chuvosa, assim como para as espécies estudadas em Goiânia por Rizzo et al. (1971), em Mogi-Guaçu por Mantovani e Martins (1988) e em Cuiabá por Nascimento et al. (1990).

A ocorrência da floração e o brotamento de espécies do cerrado ainda antes do início da estação chuvosa foram mencionados por Rawitscher (1942) e podem indicar que espécies com sistema radicular profundo podem ter água do subsolo disponível para iniciar estas fases mesmo antes das chuvas, o que confirma as correlações negativas entre a fase botão e os dados de pluviosidade e temperatura média.

O cerrado *sensu stricto* estudado apresentou o mesmo padrão de queda foliar dos cerrados de Goiânia (RIZZO et al. 1971), Brasília (BARROS; CALDAS 1980), Mogi-Guaçu (MANTOVANI ;MARTINS 1988), Cuiabá (NASCIMENTO et al. 1990), Alter Chão (MIRANDA 1995) e Pirassununga (BATALHA et al. 1997), onde o pico de queda foliar ocorreu em julho. Segundo Rizzini (1979), a abscisão foliar seria uma adaptação vegetativa contra a perda de água, permitindo a sobrevivência do indivíduo em condições desfavoráveis. Os nutrientes das folhas, principalmente nitrogênio e fósforo, seriam translocados destas

para outros órgãos, aumentando a produtividade e a possibilidade de sobrevivência das plantas (GERLOFF, 1976; BLOOM et al. 1985). A queda de folhas mostrou correlação significativa com temperaturas mais baixas e, apesar da relação entre esta fase e a pluviosidade não ter sido significativa, períodos de baixa temperatura no cerrado coincidem com a estação mais seca, época de pico de atividade para esta fase. A sincronia dos indivíduos ao manifestarem a fase queda de folhas pode ser resposta à marcada sazonalidade climática característica deste bioma (COUTINHO, 1978; DIAS, 1992).

A fenologia é fundamental para o entendimento da dinâmica das comunidades, já que a duração e o grau de sincronia das diferentes fases das fenofases vegetativa e reprodutiva têm implicações na estrutura da comunidade, regeneração e na quantidade e qualidade dos recursos disponíveis para os organismos consumidores (WILLIAMS et al. 1997). Entretanto, dados fenológicos para a vegetação de cerrado são fragmentários geralmente com estudos envolvendo espécies isoladas ou pequeno número de espécies (BARROS, 2002; GOULART et al., 2005; SANTOS; TAKAKI, 2005).

Dessa forma, estudos fenológicos envolvendo as vegetações de cerrado são imprescindíveis, pois além de servirem como ferramenta para propostas de manejo e conservação de ambientes naturais ou antropizados, estes dados referem-se a séries temporais que podem contribuir e subsidiar estudos relacionados às mudanças climáticas já que a biologia das espécies responde direta ou indiretamente ao clima.

Agradecimentos

Ao CNPq e FAPESP pelo financiamento.

Referências¹

AOKI, H.; SANTOS, J. R. **Estudos da vegetação de cerrado na área do Distrito Federal, a partir de dados orbitais**. 1980. 152p.

Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, São Paulo. Orientador: Mário Guimarães Ferri.

BARROS, M.A. Floração sincrônica e sistemas reprodutivos em quatro espécies de *Kielmeyera* Mart. (Guttiferae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 16, p. 113-122, 2002.

BARROS, M. A. G. E.; CALDAS, L. S. Acompanhamento de eventos fenológicos apresentados por cinco gêneros nativos do cerrado (Brasília, DF). **Brasil Florestal**, Brasília, v. 10, p.7-14, 1980.

BATALHA, M. A., ARAGAKI, S., MANTOVANI, W. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 11, p. 61-78, 1997.

BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 60, p. 129-145, 2000.

BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 52, p.149-161, 2004.

BENCKE, C. & MORELLATO L.P.C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, p. 269-275, 2002.

BLOOM, A. J. CHAPIN III, F. S.; MOONEY, H. A. Resource limitation in plants – an economic analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 16, p. 363-392, 1985.

BORGONOV, M.; CHIARINI, J. V. Cobertura vegetal do Estado de São Paulo. I – Levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo, em 1962. **Bragantia**, Campinas, v. 24, p. 159-172, 1965.

¹ As referências são de responsabilidade do autor

COUTINHO, L.M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 1, p. 17-23, 1978.

DIAS, B.F.S. Cerrados: Uma caracterização. In: _____ (ed.). **Alternativas de Desenvolvimento dos Cerrados: Manejo e Conservação dos Recursos Naturais Renováveis**. Brasília: FUNATURA/IBAMA. 1992. p. 15-26.

DURIGAN, G., NISHIKAWA, D. L. L., ROCHA, E., SILVEIRA, E. L., PULITANO, F. M., REGALADA, L. B., CARVALHAES, M. A., PARANAGUÁ, P. A., RANIERI, V. E. L. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 16, 2002. p. 251-262

GERLOFF, G. Plant efficiencies in the use of nitrogen, phosphorus and potassium. In: M.J. WRIGHT (ed.). **Plant adaptation to mineral stress in problem soils**. New York: Ithaca, 1976. p. 161-169.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER. I. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. **Sonderbande des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg**, Hamburg, v. 7, p. 315-352, 1983.

GOULART, M. F., LEMOS FILHO, J. P., LOVATO, M. B. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. **Annals of Botany**, Oxford, v. 96, p. 445-455, 2005.

KRONKA, F. J. N., MATSUKUMA, C. K., NALON, M. A., CALI, I. H. D, ROSSI, M., MATTOS, J. F. A., SHIN-IKE, M. S.; PONTINHA, A. A. S. **Inventário Florestal do Estado de São Paulo**. São Paulo: SMA/CINP/Instituto Florestal. 1993. 199 p.

KRONKA, F.J.N., NALON, M.A., MATSUKUMA, C.K., PAVÃO, M., GILLAUMON, J.R., CAVALLI, A.C., GIANNOTTI, E., IWANE, M.S.S., LIMA, L.M.P.R., MONTES, J., DEL CALI, I.H., HAACK, P.G. **Áreas de domínio do cerrado no Estado de São Paulo**. São Paulo: Secretaria de Estado do Meio Ambiente, Instituto Florestal. 1998. 84 p.

LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 4, p. 627-638, 2006.

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**, São Paulo, v. 11, p. 101-112, 1988.

MIRANDA, I. S. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de Alter-Chão, PA. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, vol. 18, n. 2, p. 235-240, 1995.

MORELLATO, L.P. 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, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 12, p. 85-98, 1989.

NASCIMENTO, M. T., VILLELA, D. M.; LACERDA, L. D. Foliar growth, longevity and herbivory in two "cerrado" species near Cuiabá, MT, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 13, p. 27-32, 1990.

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. **Flora**, München, v.198, p. 311-329, 2000.

OLIVEIRA, P. E.; SAZIMA, M. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. **Plant Systematics Evolution**, New York, v. 172, p. 35-49, 1990.

RAWITSCHER, F. Algumas noções sobre a transpiração e o balanço de água de plantas brasileiras. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 14, 1942. p. 7-36.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**: aspectos sociológicos e florísticos. São Paulo: EDUSP e Editora HUCITEC, v. 2. 1979. 375p.

RIZZO, J. A., CENTENO, A. J., SANTOS-LOUSA, J.; FILGUEIRAS, T. S. Levantamento de dados em áreas do cerrado e da floresta caducifólia tropical do planalto centro-oeste. In: FERRI, M.G. (coord.). **III Simpósio sobre o cerrado**. São Paulo: Edgard Blucher e EDUSP, 1971. p. 103-109.

SANTOS, D. L., TAKAKI, M. Fenologia de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, p. 625-632, 2005.

SETIZER, J. **Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo**. São Paulo: Comissão Interestadual da Bacia do Paraná – Uruguai, 1966. 186 p.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F.J. **Biometria: the principles and practice of statistics in biological research**. 3 ed. New York: W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

WALTER, H. **Vegetação e zonas climáticas**. São Paulo: E.P.U. Ltda. 1986. 325 p.

WILLIAMS R. J., MYERS B. A., MULLER W. J., DUFF G. A., EAMUS D. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. **Ecology**, Washington, v. 78, p. 2542-2558, 1997. Tabela 1. Coeficientes de Correlação de Spearman entre as fenofases estudadas e os dados de pluviosidade e temperatura médias, do mês atual e anterior ($p < 0,05^*$).

Preservação do potencial genético da floresta tropical face às mudanças climáticas

Klaus G. Hering

Resumo

O conceito de fenologia pode ser estendido ao processo de regeneração natural da floresta tropical primária, ou seja, a um sistema com dezenas de espécies florestais com indivíduos em todas as fases de desenvolvimento. Estudando-se tal sistema sob o duplo enfoque de (1) da preservação das várias espécies e (2) de seu manejo para obtenção de produtos madeireiros, chega-se a algumas constatações fáticas que possibilitam a conciliação desses dois pontos de vista, essenciais para um manejo preservacionista da biodiversidade. A principal observação consiste na possibilidade de classificação da massa foliar das copas dos indivíduos de cada população em quatro classes difusas (exuberantes, normais, fracas, mortas), inter-relacionadas com as variáveis fenológicas como crescimento diamétrico, produção de flores e sementes e mortalidade. Como as fracas não mais têm papel relevante no processo regenerativa da população e têm baixo incremento diamétrico, são candidatas naturais ao corte seletivo tanto do ponto de vista ecológico como do econômico. Por conveniência estatística e prática, áreas com cerca de 600 árvores com DAP > 10 cm situadas em aproximadamente 1 hectare, revelam a estrutura diferenciada de cada mosaico da floresta tropical, permitindo um adequado tratamento estatístico e simulação algorítmica de sua dinâmica, assim como um eficiente manejo e seu monitoramento por parte da empresa florestal e dos órgãos ambientais. Sugere-se que algumas dessas constatações podem ser úteis para o manejo das florestas secundárias.

¹ klausgh@terra.com.br

Abstract

The concept of phenology may be extended to the process of natural regeneration of a pristine tropical forest, i. e., to a system of tens of forest species with individuals in all stages of development. Analyzing such a system simultaneously from the two points of view of (1) the preservation of the several tree populations and (2) the logging of the forest, some factual observations are obtained assuring the possibility of a conciliation of those two standpoints, a necessary condition for a biodiversity preserving management. The main observation is the possibility of classifying the crown biomass of the trees belonging to the same population in four fuzzy classes (exceptional, normal, weak and dead), interrelated to phenological variables like diametric growth, flower and seed production and mortality. Once the weak-crowned trees do not have a relevant role in the regeneration process of a population and also present low diametric growth rates, they are the natural candidates in selective logging from both ecologic and economic standpoints. For convenience of statistics and praxis, plots about 1 ha with some 600 trees with DBH \leq 10 cm disclose the specific structure of every mosaic of the tropical forest, allowing an adequate statistic treatment and algorithmic simulation of its dynamics, as well as an efficient management and monitoring of the activity by the enterprise and the environmental agencies. It is suggested that some of these observations may be useful to the management of non-pristine tropical forests.

Introdução

São três, ao menos, as alternativas de preservação da potencialidade genética da floresta tropical nativa. Uma, a implantação de áreas de conservação de proteção integral de domínio público como definidas pela Lei 9.985, de 28.07.2000, e melhor exemplificadas pelos Parques Nacionais. Não impedem, como historicamente comprovado, agressões antrópicas danosas à biodiversidade, como a caça predatória e, no caso da Floresta Atlântica, a exaustão de uma espécie-chave como a *Euterpe edulis* Mart., com efeitos nocivos às populações de polinizadores e dispersores das populações arbóreas.

Uma segunda alternativa são as áreas de conservação de uso sustentável que perseguem o duplo objetivo (1) de preservação da biodiversidade e (2) de utilização econômica do recurso renovável, exemplificadas pelas Áreas de Proteção Ambiental (APAs), abrangendo propriedades privadas. Com uma estrutura tripartite de seu conselho deliberativo (órgãos públicos, proprietários e sociedade civil organizada), conforme previsto pela citada Lei 99.985, e em especial as APAs municipais, possibilita-se um ambiente de negociação entre os participantes para um processo de manejo florestal atendendo aos nem sempre conflitantes objetivos estratégicos de natureza ecológica e econômica.

Finalmente, uma terceira alternativa seriam proprietários florestais “esclarecidos” ou, então, uma legislação adequada à implantação de uma política florestal capaz de estimular a preservação genética dentro do modelo neoliberal de nossa economia.

Mas essas duas últimas alternativas (e talvez outras, como a concessão de exploração das Florestas Nacionais) dependem da existência de uma técnica de produção madeireira capaz de preservar a sucessão natural e a variabilidade genética das espécies florestais com seu potencial de adaptação às aceleradas mudanças climáticas que estão a acontecer com o acúmulo de CO₂ e outros gases com efeito estufa. E não só o domínio da técnica, como a garantia de monitoramento eficaz da exploração florestal pelos órgãos ambientais.

Constatações fenológicas na dinâmica da floresta tropical

Estrutura e dinâmica da floresta

Se entendermos por fenologia o estudo do ciclo biológico das plantas que compreende o acompanhamento de fases como a floração, frutificação e mudança foliar², pode-se aplicar este conceito ao estudo das fases de desenvolvimento das diferentes populações arbóreas de uma floresta. Denominemos de *árvore* o

² Glossário do Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro

vegetal arbóreo com mais de 10 cm de DAP. E de *parcela* uma área de aproximadamente 1 hectare comportando 600 árvores. É sabido que a floresta tropical é formada por um mosaico de parcelas devido à sua heterogeneidade edáfica, e uma parcela com 600 árvores abriga a grande maioria das espécies florestais de um ecossistema. Além de ser suficientemente extensa do ponto de vista da fitossociologia, sua dimensão possibilita um planejamento e monitoramento eficientes do manejo, como se argumentará mais adiante.

Denominemos de “manejo natural” uma intervenção florestal que consegue realizar os referidos dois objetivos estratégicos. Em uma publicação de 2003 ³, procurou-se mostrar que, na busca de um manejo natural da floresta tropical primária, como a Atlântica, em observações orientadas não somente pelos olhares unilaterais, seja do puro ambientalista, seja do madeireiro que vive no curto prazo, algumas constatações fenológicas são obtidas.

Do ponto de vista da distribuição diamétrica, a *estrutura* de uma parcela é expressa por matriz bidimensional formada por classes diamétricas, em um eixo, e pelas populações arbóreas, em outro. Uma célula desta matriz revela, pois, o número de indivíduos de uma determinada população em uma determinada classe diamétrica. É notório que as árvores de uma parcela de floresta tropical, como um todo, têm uma distribuição de densidade que se aproxima de uma função exponencial decrescente, para intervalos de classe constantes em termos aritméticos. Por razões estatísticas, é conveniente usar classes diamétricas logarítmicas, com o que a função exponencial se transforma em uma função linear. Para cálculo de sete intervalos de classe logarítmicos, divide-se o número total de árvores (600) por sete e coloca-se este número de árvores com os maiores DAPs no sétimo intervalo. O menor DAP desta sétima classe é o

³ Hering, K. G. 2003. A scientific formulation of tropical forest management. *Ecological Modelling* 166 (2003) 211-238. Elsevier. Publicação transcrita no Anexo I da tese de doutorado “*Formulação Axiomática de uma Política Florestal: Preservação das Espécies Arbóreas Tropicais e Desenvolvimento Econômico*” acessível em <http://teses.eps.ufsc.br/defesa/pdf/3719.pdf>.

limite superior da sexta classe. Com o logaritmo deste DAP diminuído do logaritmo de 10 (o diâmetro inferior da primeira classe), dividido por 6, obtém-se a constante logarítmica dos seis primeiros intervalos de classe. Com este procedimento, torna-se visível a estruturação das populações em cinco grandes categorias: (1) as populações que tem representantes nas sete classe diamétricas, que podem ser denominadas de *longidiamétricas*, (2) as que não possuem representantes na(s) classe(s) superior(es), chamadas *mesodiamétricas*, (3) as com representantes predominantemente em classes superiores, as *senis*⁴, (4) as que têm no máximo duas classes preenchidas, as *esparsas* e, finalmente, (5) espécies que se regeneram também vegetativamente, as *gemuladas*⁵.

Assim, se o crescimento médio anual das árvores for de 0,3 cm e se o limite superior da sexta classe diamétrica for de 45 cm, uma árvore longidiamétrica levará mais de 100 anos para crescer dos 10 cm de DAP aos 45 cm. Mas não é possível prever qual árvore de uma população irá se deslocar de um intervalo de classe para outro. Contudo, a distribuição de densidade expressa a estratégia de sobrevivência de uma população, uma vez que ela é uma amostra representativa de como a população se comportou durante mais de século. Para as longidiamétricas, é possível estimar os coeficientes de sobrevivência, uma vez conhecendo-se o incremento médio anual da população. Como os intervalos superiores enfaixam maior número de anos, no ajuste de uma função de sobrevivência (ou mortalidade), os intervalos deverão ser ponderados pelos anos que uma árvore leva em seu percurso entre os limites inferior e superior. Ajustando-se os dados a uma função logística de quatro parâmetros, obtém-se a função de sobrevivência para cada longidiamétrica, necessária para a simulação da dinâmica da população. Para as demais categorias, há que se consolidar os dados para eliminar células em branco em nível populacional, procedendo-se da mesma forma como com as longidiamétricas. Assim, da estrutura da parcela, podem-se extrair as informações para a simulação da dinâmica florestal, o

⁴ Senis não significa senescentes, decrépitas.

⁵ Hering, K. G. et al. 1990. Árvores gemuladas no manejo natural. In Anais do VI Congresso Florestal Brasileiro, Campos do Jordão.

que, no caso de espaços não lineares, é feito através de algoritmos.

Forma da copa

A segunda constatação refere-se à forma das copas das árvores. As copas das árvores com mais de 20 cm de DAP para uma determinada população, do ponto de vista de sua massa foliar, são uma variável difusa que pode assumir quatro valores: exuberante, normal, fraca e morta. Isto quer dizer que vários especialistas (mateiros com bom conhecimento das cerca de uma centena de espécies arbóreas de uma floresta tropical), se defrontados com uma determinada árvore numa determinada parcela, podem, por consenso, classificar sua copa em uma das quatro categorias. Em caso de dúvida, no entanto, concordam que está na fronteira entre uma copa exuberante e uma normal, ou entre uma normal e fraca. Para fins de manejo cauteloso, como se verá abaixo, existindo incerteza se exuberante ou normal, será classificada como normal; e em caso de dúvida ou discordância entre normal e fraca, como fraca.

Inelasticidade da transformação das copas

A terceira constatação é que, em diferença às florestas setentrionais, só existe um sentido de transformação de copa, ou seja, de exuberante para normal, de normal para fraca e de fraca para morta, é muito baixa a probabilidade de se observar uma recuperação de uma fraca para uma normal e de uma normal para exuberante. Como a área basal de uma parcela tem um limite superior, dada a comunidade vegetal nela existente e as suas características edáficas, a concorrência intra e inter-espécies é acirrada, tendo que morrer uma árvore para outra(s) crescer(em) em diâmetro. Assim, a degenerescência de uma árvore é o resultado de uma disputa por luz, água e nutrientes em que ela é perdedora, podendo acontecer em qualquer classe diamétrica, sendo a mortalidade maior em classes menores. Em termos formais, tem-se, mais uma vez, uma observação estrutural que traz consigo informações sobre a dinâmica da floresta.

Árvores de copa fraca, debilitadas, são candidatas à morte natural no curto prazo florestal.

Qualidade de copa e incremento do DAP

Numa quarta constatação existe uma correlação entre qualidade de copa e incremento médio anual no DAP. Assim, Hering (1994) observou que em parcela de Mata Atlântica, o incremento médio anual foi de 0,31 cm, enquanto que as árvores de copa fraca tiveram um incremento médio de somente 0,08 cm.

Fertilidade e qualidade de copa

Em quinto lugar, observa-se que árvores de copas fracas não mais produzem sementes e, se o fazem, é em baixas quantidade e fertilidade.

O manejo natural

Confirmadas estas observações, pode-se estabelecer regras de manejo natural, ou seja, para a extração de madeira sem prejuízo do rejuvenescimento espontâneo da floresta e a manutenção de sua estrutura climássica.

A regra fundamental consiste em permitir-se o corte de árvores de copa fraca, pois:

- não desempenham papel relevante na produção de pólen, néctar e sementes férteis e, portanto, são prescindíveis para o rejuvenescimento das populações;
- do ponto de vista econômico, apresentam relativamente baixos incrementos de área basal e, uma vez eliminadas, desafogam as plantas remanescentes com as quais vinham concorrendo, fazendo com que estas mais rapidamente se aproximem de novo clímax, produzindo-se mais volume de madeira e maior absorção de carbono por unidade de tempo;

- tendo copas menos volumosas, têm alta probabilidade de não danificarem nenhuma árvore em sua circunvizinhança quando derrubadas;
- por representarem, segundo levantamentos na mata Atlântica, cerca de 22 % dos espécimes acima de 20 cm de DAP (contra 46 % de copas normais e 32 % de exuberantes), a sua retirada cautelosa provoca clareiras inferiores às resultantes de queda natural de árvores de copas fracas e mortas.

Esta regra se aplica a todas as categorias, inclusive às numerosas populações esparsas. Estas últimas não são populações raras no ecossistema, mas possuem indivíduos esparsos: o fluxo genético é tão somente feito a maior distância. Tendo copas fracas, também não mais realizam o papel de propagação de suas populações.

Nas populações gemuladas, quando a árvore começa a se debilitar, desponta uma gêmula em sua base. Assim que o broto se torna mais forte, a árvore-mãe começa a se inclinar, abrindo espaço para o crescimento de sua sucessora. Estando a sucessora devidamente robusta e estabelecida, a árvore-mãe pode ser retirada, sem prejuízo de diversidade genética da população. As gemuladas conseguem enfrentar novos desafios climáticos com a produção adicional de sementes.

Outra regra restringe o corte de árvores de copa fraca às que, em sua queda, não danificam qualquer outra árvore em sua circunvizinhança, o que um bom moto-serrista pode prever.

Também não pode ser eliminada qualquer árvore cuja espécie não seja precisamente identificada pois, sem conhecimento da mesma, não se pode avaliar a qualidade da copa.

Finalmente, todas as árvores precisam ser numeradas, seja por plaquetas ou por GPS de boa precisão, além de medidos seus DAPs e estimados a qualidade de suas copas, a altura útil dos troncos e o aproveitamento dos mesmos na serraria, seja para determinação do corte, seja para um eficiente e fácil monitoramento por parte dos responsáveis pelo manejo e dos órgãos ambientais.

Com essas regras, estão criadas as condições para se otimizar a produção madeireira em ciclos de cerca de 20 anos, preservando-se a estrutura climássica da floresta primária e, conseqüentemente, a diversidade não só da vegetação arbórea como de toda a vida que ela alberga.

Algumas idéias sobre o manejo da floresta secundária

Uma mata secundária é formada por menos espécies vegetais que uma primária. O seu manejo pode ser voltado para o enriquecimento de espécies arbóreas de maior interesse econômico. O corte seletivo pode alcançar também árvores de copas normais para fomentar o crescimento das espécies consideradas importantes. Mas com relação às ombrófilas que aos poucos vão despontando numa parcela, os critérios de corte deveriam ser os mesmos que para as parcelas climássicas.

Conclusões e sugestões de pesquisa

Há que se realizar pesquisas para corroborar as constatações fenológicas acima, principalmente na Amazônia. Mas se os resultados de mais de 40 anos de observação e manejo da floresta Atlântica em clímax se confirmarem, estão criadas as condições para um manejo natural da floresta tropical, isto é, harmonizando a demanda por produtos madeireiros e a preservação da biodiversidade, com um importante subproduto, o seqüestro de carbono contido nas toras de madeira e a manutenção da serrapilheira e da capacidade de absorção da água.

Para a proteção da floresta contra caçadores e outros agressores, propõe-se a criação de Áreas de Proteção Ambiental municipais para aglutinar os proprietários florestais a interesses ecológicos dentro de conselhos deliberativos tripartites. Assim, estes proprietários se transformam em protetores das riquezas naturais, sem custos para os cofres públicos.

O censo completo das parcelas manejadas possibilita a captação de créditos de carbono requeridos para os maiores custos do manejo natural quando comparados com a exploração predatória da biodiversidade.

Fenologia de espécies arbóreas e arbustivas na Restinga de Maricá, RJ

Ana Tereza Araujo Rodarte¹
Heloisa Alves de Lima¹
Cristine Rodrigues Benevides¹

INTRODUÇÃO

A fenologia é determinada pelos fatores climáticos e fisiológicos, no entanto, a floração pode ser influenciada por outros fatores como o comportamento e a disponibilidade dos polinizadores. A condução dos estudos fenológicos com espécies vegetais de florestas tropicais tem encontrado padrão de floração anual ou supra anual entre as espécies arbustivas e arbóreas (NEWSTRON *et al.*, 1993; MACHADO *et al.*, 1997). Em comunidades vegetais, o padrão fenológico é relevante no estudo de interações planta-animal, sendo de grande importância para o entendimento da reprodução das plantas e da organização espaço-temporal dos recursos disponíveis no ambiente aos animais associados (MORELLATO, 1992; TALORA & MORELLATO, 2000). Nos últimos anos, estudos fenológicos em comunidades ainda são poucos, dando enfoque para estudos de uma ou poucas espécies com ênfase na dinâmica temporal das populações, em geral nos Neotrópicos (AUGSPURGER, 1981; PORRAS, 1991) e no Brasil (ALENCAR *et al.*, 1979; MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1990; BENCKE & MORELLATO, 2002)

O objetivo geral deste trabalho foi delimitar e caracterizar o comportamento fenológico de 48 espécies ocorrentes numa área de restinga, a fim de verificar padrões sazonais e avaliar a disponibilidade de recursos para polinizadores e dispersores ao longo do ano.

¹ Depto de Botânica, Museu Nacional / UFRJ - arodarte@terra.com.br

Material e Métodos

A área de estudo está situada no Estado do Rio de Janeiro, entre os distritos de Barra de Maricá e Itaipuaçu, na Área de Proteção Ambiental (APA) de Maricá, entre as coordenadas $22^{\circ}57'45''\text{W}$ a $42^{\circ}53'33''\text{S}$ e $22^{\circ}57'52''\text{W}$ a $42^{\circ}53'48''\text{S}$ (Figura 1). O clima da região é classificado como AW tropical chuvoso, apresentando chuvas concentradas no verão e reduzidas no inverno (KÖPPEN, 1948), com precipitação anual de 1.306,20 mm (2004), 1.435,80 mm (2005) e 1.235,90 mm (2006). A temperatura média dos três anos variou entre $28,1^{\circ}\text{C}$ (janeiro) a $22,5^{\circ}\text{C}$ (outubro), no verão, e entre $19,9^{\circ}\text{C}$ (julho) e $26,3^{\circ}\text{C}$ (abril), no inverno (Figura 2).

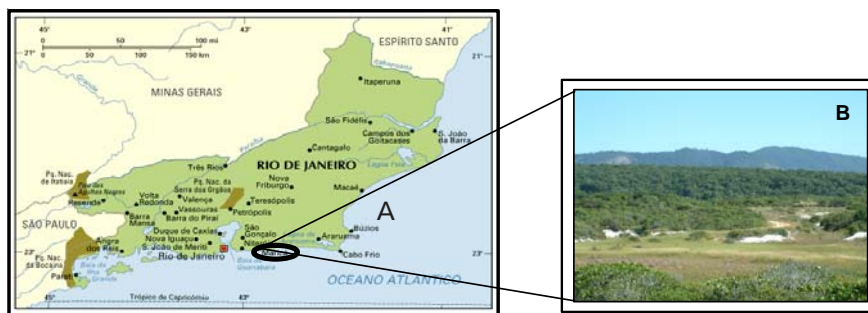


Figura 1. (A) Localização da área de estudo no Estado do Rio de Janeiro. Fonte: <http://www.cdbrasil.cnpem.embrapa.br/rj/>; (B) Fisionomia da vegetação no cordão interno arenoso da restinga de Maricá, Rio de Janeiro.

As observações foram realizadas de janeiro de 2004 a dezembro de 2006, na parte interna do segundo cordão da restinga, ao longo de um transecto com sentido leste oeste, de dimensão 500 m. Essas observações foram feitas em espécies de porte arbóreo e arbustivo, com indivíduos que variaram de 1 m a 6 m de altura; foram marcados, quando possível, 15 indivíduos de cada espécie. As fenofases foram acompanhadas semanalmente quanto à presença ou ausência: floração - botões e flores; frutificação - não foi diferenciado se os frutos estavam verdes ou maduros; emissão e queda foliar - decídua, semidecídua e perenifólia. Os eventos foram classificados quanto à frequência, em contínuo (evento contínuo ou com breves interrupções), sub-anual (mais de um ciclo por ano), anual (um ciclo por ano) e

supra-anual (menos de um, ciclo por ano); à regularidade (regular ou irregular, expressando a variação no comprimento dos ciclos e dos intervalos entre os ciclos) e à duração em curta (< 1 mês), intermediária (entre 1-5 meses) e longa (> 5 meses) (NEWSTRON *et al.*, 1994).

Para cada espécie, os recursos disponíveis aos visitantes antófilos foram identificados através de observação direta em microscópio estereoscópio e no campo, durante as visitas, com auxílio de lupa de bolso. Em alguns casos a identificação do recurso foi feita através de literatura.

Foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson (r) (já que os dados mostraram-se normalmente distribuídos (VALENTIN, 2000), segundo o teste de Kolmogorov-Smirnov) para compreender o grau de associação entre as variáveis fenológicas e as climáticas (Temperatura média e Precipitação Total), utilizando-se o Programa Statistica 6,0 (STAT-SOFT, 1991).

Resultados

Foram amostrados 427 indivíduos, de 48 espécies, distribuídos em 26 famílias. Entre as quarenta e oito espécies, 65 % são arbustivas e 35 % arbóreas; em 24 espécies (50 % do total) foram amostrados entre 10 e 15 indivíduos e nas demais (50 %) o número de indivíduos variou de 1 a 9 (Tabela 1).

Emissão e queda foliar

Entre as espécies estudadas, 27 (56,3 %) foram incluídas na categoria de semidecíduas, 07 (14,6 %) na de decíduas e 14 (29,2 %) na de perenifólias (Tabela 1). A emissão e a queda foliar ocorreram durante todo o período amostral, entretanto, observou-se que todas as espécies decíduas perderam suas folhas no inverno, período com menores temperaturas e pluviosidade, tendo sido registrada correlação negativa significativa entre queda de folhas e pluviosidade ($r = -0,40$, $p < 0,05$). Além disso, houve um pico no número de espécies emitindo folhas durante o verão, tendo sido registradas correlações positivas significativas entre emissão foliar / precipitação e temperatura ($r = 0,58$ e $0,48$, $p < 0,05$) (Figura 2).

Floração

O padrão de floração predominante foi o anual (70,8 % das espécies), seguido do sub-anual (10,4 %) e do contínuo (4,2 %). Sete espécies (14,6 %) não floresceram no período amostrado, possivelmente por serem indivíduos jovens (*Xylopia sericea* e *Coccoloba sp.*), pela intensa predação (*Myrcia multiflora* e *Schinus terebenthifolius*) ou podem vir a apresentar um padrão supra-anual. Também se verificou maior número de espécies com floração de duração intermediária (64,6 %), seguida de longa (18,7 %) (Tabela 1). Em todos os anos amostrados, o pico de floração na restinga ocorreu no verão, tendo-se verificado uma queda pronunciada no número de espécies nesta fenofase no inverno. De fato, foram observadas correlações positivas significativas entre emissão de botões / flores e pluviosidade ($r=0,67$; $r=0,62$; $p<0,05$) e entre emissão de botões / flores e temperatura ($r=0,68$; $r=0,44$; $p<0,05$) (Figura 2).

Com relação aos recursos florais, o néctar (56,2 % das espécies) e o pólen (37,5 %) foram disponibilizados para visitantes antófilos ao longo de todo o ano, tendo-se verificado um predomínio do recurso pólen nos meses de janeiro a maio e do recurso néctar de julho a dezembro. *Clusia lanceolata* foi a única espécie resinífera presente na área, tendo apresentado uma floração longa, de janeiro a outubro. Também o óleo floral foi disponibilizado apenas pelas flores de *Byrsonima sericea*, de novembro a fevereiro (Tabela 1 e Figura 3).

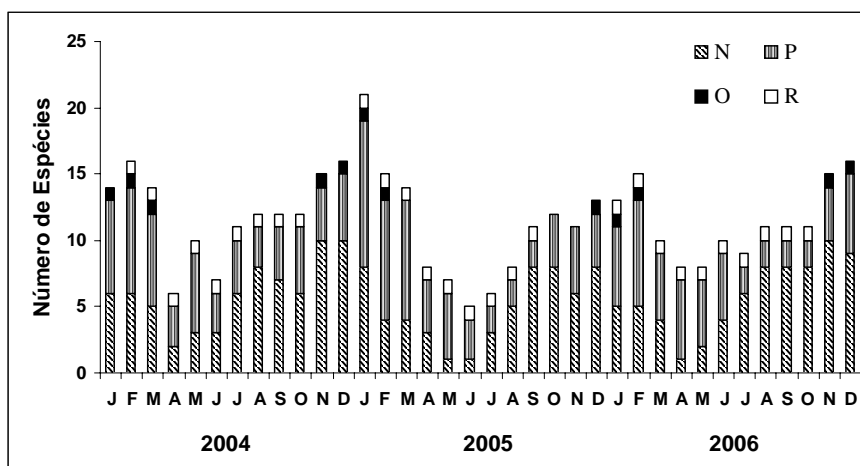


FIGURA 3. Distribuição dos recursos florais: néctar (N), pólen (P), óleo (O) e resina (R) pelas espécies arbóreas e arbustivas, ao longo dos anos de 2004 a 2006, na restinga de Maricá, RJ.

Frutificação

Os períodos de frutificação na restinga, de um modo geral, têm duração intermediária (45,8 % das espécies), embora períodos longos tenham sido também observados em 31,3 % das espécies (Tabela 1). Foram registradas espécies frutificando ao longo de todo o ano, entretanto, houve pico de frutificação no verão (Tabela 1). De fato, foram observadas correlações positivas significativas entre frutificação e pluviosidade ($r=0,38$; $p<0,05$) e entre frutificação e temperatura ($r=0,72$; $p<0,05$) (Figura 2).

Discussão

O clima na restinga de Maricá foi caracterizado como apresentando chuvas concentradas no verão e reduzidas no inverno, com ausência de uma estação seca (MANTOVANI & IGLESIAS, 2001), sendo, portanto, um ambiente com baixa sazonalidade. Entretanto, as fenofases estudadas apresentaram várias correlações significativas com as variáveis climáticas - temperatura e pluviosidade - indicando que mesmo os fatores ambientais, sendo pouco sazonais na área de estudo, ainda exercem influência sobre as fenofases das espécies arbóreas e arbustivas. Os resultados mostraram que há uma clara tendência de aumento

no número de espécies em floração e frutificação nos meses de outubro a fevereiro, período no qual se observam os maiores índices pluviométricos e as maiores temperaturas, ao longo do ano. Estudos em mata atlântica (MORELLATO *et al* 2000) e em florestas semidecíduas (MORELLATO, 1991) no sudeste do Brasil mostraram que, em regiões onde o clima é mais úmido e uniforme, o pico de floração ocorre na estação úmida.

Na restinga, as espécies perderam e emitiram folhas continuamente, durante todo o ano, mas com pouca intensidade. O clima pouco sazonal, sem uma estação seca severa, parece favorecer a estratégia de perda e reposição de poucas folhas ao longo do ano (TALORA & MORELLATO, 2000). Somente as espécies decíduas apresentaram forte sazonalidade na queda foliar, em agosto/setembro, meses incluídos no período menos úmido e mais frio do ano (entre abril e setembro), na restinga de Maricá. Individualmente, a fase de ausência de folhas nestas espécies é de poucos dias, sendo seguida por um período, também muito expressivo, de emissão foliar.

A ocorrência de espécies em floração ao longo de todo o ano favorece a disponibilidade de recursos florais, principalmente néctar e pólen, para diversos polinizadores. Além desses, ressalta-se que os recursos óleo e resina, importantes para alguns grupos de abelhas, são oferecidos somente pelas flores de *Byrsonima sericea* e *Clusia lanceolata*, respectivamente. Planos de manejo e de recuperação em áreas de restinga devem atentar para a importância destas duas espécies na manutenção de populações de abelhas.

Da mesma forma, a produção de frutos durante todo o ano, embora com pico no período mais quente e úmido, garante a disponibilidade de recursos aos animais dispersores de sementes (SNOW, 1965).

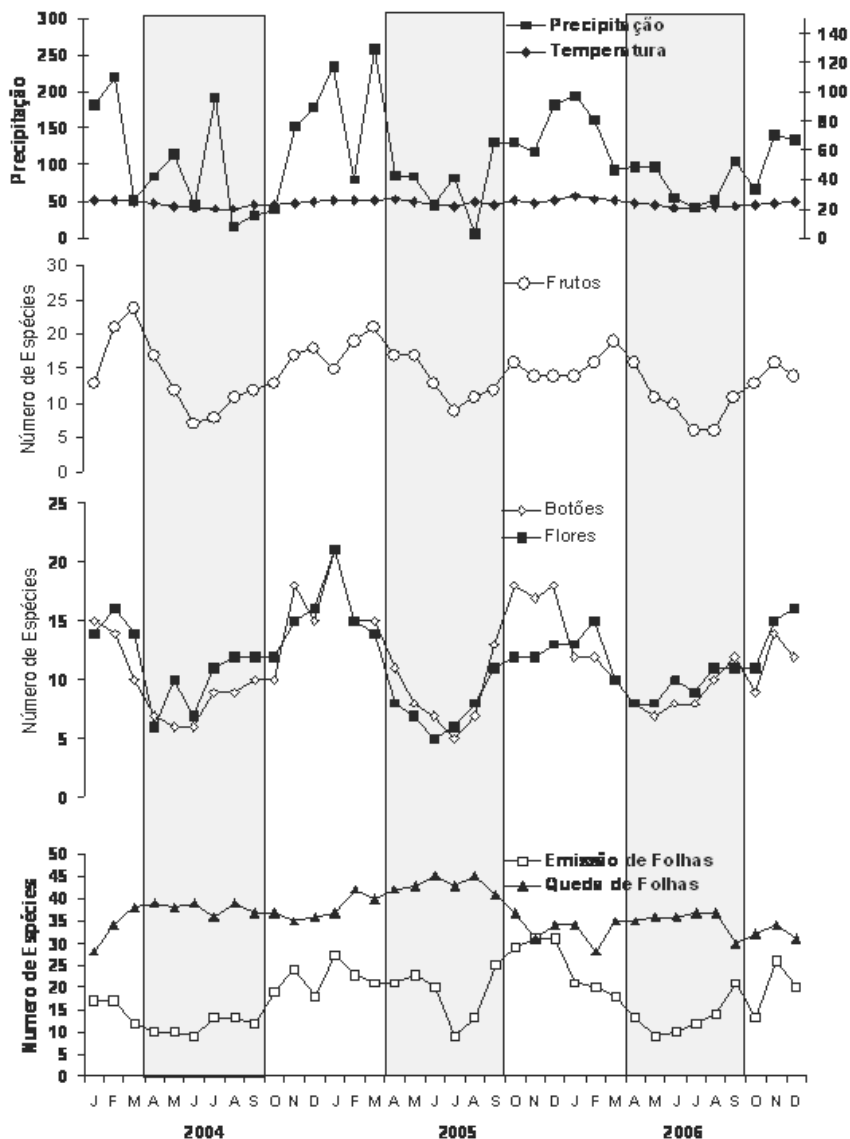


Figura 2. Representação gráfica composta por dados climáticos (Temperatura média e Pluviosidade total) dos anos de 2004 a 2006 e fenológicos das espécies arbóreas e arbustivas ($n = 48$) da restinga de Maricá, RJ. Barras cinzas = meses com menores temperaturas e índices pluviométricos; barras brancas = meses com maiores temperaturas e índices pluviométricos.

Tabela 1. Lista florística encontrada na área de estudo da APA de Maricá, RJ. Número de indivíduos (n); Hábito (Hab): arbóreo (Ab), arbustivo (Ar); Semidecídua (SD), Queda foliar (QF): decídua (DE), perenifólia (PE); Recurso floral (RF): pólen (P), néctar (N), óleo (O), resina (R); Freqüência (FREQ.): anual (A), sub-anual (SA), contínua (CO), regular (reg.), irregular (irreg.); Duração (DUR.): intermediária (INT.), longa (LON.), curta (C).

Espécies	n	Hab	QF	Flores			Frutos		
				RF	Período	FREQ.	DUR.	Período	DUR.
Anacardiaceae									
<i>Schinus terebenthifolius</i> Raddi	1	Ar	SD	N	?			?	
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	15	Ab	SD	N	Nov-Mar	A - reg.	INT.	Fev-Mai	INT.
Annonaceae									
<i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.	1	Ar	PE	P	?			?	
Apocynaceae									
<i>Aspidosperma pyricollum</i> Muell. Arg.	15	Ar	PE	N	Nov-Dez	A - reg.	INT.	?	
Bignoniaceae									
<i>Jacaranda jasminoides</i> (Thuab.) Sandw.	2	Ar	SD	N	Jan-Fev, Out	SA - Irreg.	INT.	Jan-Mar	INT.
<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Mart. ex DC.) Standl.	4	Ar	SD	N	Nov e Fev	SA - Irreg.	INT.	Fev	C
Burseraceae									
<i>Protium brasiliensis</i> (Spreng.) Engl.	10	Ar	SD	N	Jul-Set	A - reg.	INT.	Set-Fev	LON.
Celastraceae									
<i>Maytenus obtusifolia</i> Mart.	15	Ar	SD	N	Jul-Nov	A - reg.	INT.	Set-Abr	LON.
Chrysobalanaceae									
<i>Couepia ovalifolia</i> (Schott) Benth.	3	Ar	SD	N	Mai-Ago, Out-Nov	SA - Irreg.	INT.	Out-Dez, Mar	INT.
Clusiaceae									
<i>Clusia lanceolata</i> Camb.	15	Ab	PE	R	Jan-Out	A - reg.	LON.	Fev-Dez	LON.
<i>Garcinia brasiliensis</i> (Mart.) Pl.&Tr.	15	Ab	SD	N	Jun-Set	A - irreg.	INT.	Set-Nov	INT.
Ericaceae									
<i>Agarista revoluta</i> (Spr.) DC.	15	Ab	PE	N	Jul-Set	A - reg.	INT.	Ago-Nov	INT.
Erythroxylaceae									

continua

Tabela 1. Lista florística encontrada na área de estudo da APA de Maricá, RJ. Número de indivíduos (n); Hábito (Hab): arbóreo (Ab), arbustivo (Ar); Semidecídua (SD), Queda foliar (QF): decídua (DE), perenifólia (PE); Recurso floral (RF): pólen (P), néctar (N), óleo (O), resina (R); Freqüência (FREQ.): anual (A), sub-anual (SA), contínua (CO), regular (reg.), irregular (irreg.); Duração (DUR.): intermediária (INT.), longa (LON.), curta (C).

Espécies	n	Hab	QF	RF	Flores			Frutos	
					Período	FREQ.	DUR.	Período	DUR.
<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	15	Ar	DE	N	Out-Dez	A - reg.	INT.	Out-Jan	INT.
Euphorbiaceae									
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Muell. Arg.	15	Ab	PE	P	Jan-Dez	A - irreg.	LON.	Jan-Dez	LON.
Fabaceae-Caesal.									
<i>Senna australis</i> (Vell.) Irwing & Barn.	3	Ar	SD	P	Fev-Mai	A - reg.	INT.	Fev-Jun	INT.
<i>Senna pendula</i> (Willd.) Irwing & Barn.	4	Ar	PE	P	Abr-Jun	A - reg.	INT.	Mai-Jul	INT.
Fabaceae-Fab.									
<i>Andira frondosa</i> Mart. ex Benth.	8	Ab	SD	N	Out	A - reg.	C	Dez-Ago	LON.
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.	15	Ab	DE	N	Fev-Mar	A - reg.	INT.	Abr-Set	LON.
<i>Swartzia apetala</i> Raddi	9	Ar	SD	P	Dez-Mar	A - reg.	INT.	Abr-Mai	INT.
Lauraceae									
<i>Ocotea notata</i> Mez.	15	Ab	SD	N	Out-Mar	A - reg.	LON.	Fev-Ago	LON.
Malpighiaceae									
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	15	Ar	SD	O	Out-Mar	A - reg.	LON.	Nov-Abr	LON.
Melastomataceae									
<i>Tibouchina reichardtiana</i> Cogn.	15	Ar	DE	P	Nov-Mar	A - reg.	INT.	Jan-Abr	INT.
Moraceae									
<i>Brosimum guianensis</i> (Aubl.) Huber.	3	Ab	SD	P	Out-Jun	A - reg.	LON.	Abr-Jun	INT.
Myrsinaceae									
<i>Myrsine parvifolia</i> A.DC.	15	Ar	SD	P	Jan-Mai	A - reg.	INT.	Fev-Jul	LON.
Myrtaceae									
<i>Calyptranthes brasiliensis</i> Spreng.	6	AV	SD	P	Jan-Mar	A - reg.	INT.	Fev-Jul	LON.
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	2	AS	SD	P	Ago-Set / Mar-Abr	SA - Irreg.	INT.	Nov-Jan	INT.
<i>Gomidesia fenzliana</i> Berg.	15	AB	SD	P	Jan-Mar	A - reg.	INT.	Mar-Jun	INT.
<i>Gomidesia martiana</i> Berg.	12	AV	SD	P	Dez-Fev	A - reg.	INT.	Fev-Abr	INT.
<i>Myrcia acuminatissima</i> O. Berg.	2	AB	SD	P	Nov-Dez	A - reg.	INT.	?	
<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk.	3	AV	SD	P	Jan/Jun/Nov	SA - Irreg.	INT.	Fev	C
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	2	AB	SD	P	?			?	

continua

Tabela 1. Lista florística encontrada na área de estudo da APA de Maricá, RJ. Número de indivíduos (n); Hábito (Hab): arbóreo (Ab), arbustivo (Ar);. Semidecídua (SD), Queda foliar (QF): decídua (DE), perenifolia (PE); Recurso floral (RF): pólen (P), néctar (N), óleo (O), resina (R); Frequência (FREQ.): anual (A), sub-anual (SA), contínua (CO), regular (reg.), irregular (irreg.); Duração (DUR.): intermediária (INT.), longa (LON.), curta (C).

Espécies	n	Hab	QF	Flores			Frutos		
				RF	Período	FREQ.	DUR.	Período	DUR.
<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	15	Ar	DE	N	Out-Dez	A - reg.	INT.	Out-Jan	INT.
Euphorbiaceae									
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Muell. Arg.	15	Ab	PE	P	Jan-Dez	A - irreg.	LON.	Jan-Dez	LON.
Fabaceae-Caesal.									
<i>Senna australis</i> (Vell.) Irwing & Barn.	3	Ar	SD	P	Fev-Mai	A - reg.	INT.	Fev-Jun	INT.
<i>Senna pendula</i> (Willd.) Irwing & Barn.	4	Ar	PE	P	Abr-Jun	A - reg.	INT.	Mai-Jul	INT.
Fabaceae-Fab.									
<i>Andira frondosa</i> Mart. ex Benth.	8	Ab	SD	N	Out	A - reg.	C	Dez-Ago	LON.
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.	15	Ab	DE	N	Fev-Mar	A - reg.	INT.	Abr-Set	LON.
<i>Swartzia apetala</i> Raddi	9	Ar	SD	P	Dez-Mar	A - reg.	INT.	Abr-Mai	INT.
Lauraceae									
<i>Ocotea notata</i> Mez.	15	Ab	SD	N	Out-Mar	A - reg.	LON.	Fev-Ago	LON.
Malpighiaceae									
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	15	Ar	SD	O	Out-Mar	A - reg.	LON.	Nov-Abr	LON.
Melastomataceae									
<i>Tibouchina reichardtiana</i> Cogn.	15	Ar	DE	P	Nov-Mar	A - reg.	INT.	Jan-Abr	INT.
Moraceae									
<i>Brosimum guianensis</i> (Aubl.) Huber.	3	Ab	SD	P	Out-Jun	A - reg.	LON.	Abr-Jun	INT.
Myrsinaceae									
<i>Myrsine parvifolia</i> A.DC.	15	Ar	SD	P	Jan-Mai	A - reg.	INT.	Fev-Jul	LON.
Myrtaceae									
<i>Calypttranthes brasiliensis</i> Spreng.	6	AV	SD	P	Jan-Mar	A - reg.	INT.	Fev-Jul	LON.
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	2	AS	SD	P	Ago-Set / Mar-Abr	SA - Irreg.	INT.	Nov-Jan	INT.
<i>Gomidesia feniziana</i> Berg.	15	AB	SD	P	Jan-Mar	A - reg.	INT.	Mar-Jun	INT.
<i>Gomidesia martiana</i> Berg.	12	AV	SD	P	Dez-Fev	A - reg.	INT.	Fev-Abr	INT.
<i>Myrcia acuminatissima</i> O. Berg.	2	AB	SD	P	Nov-Dez	A - reg.	INT.	?	
<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk.	3	AV	SD	P	Jan/Jun/Nov	SA - Irreg.	INT.	Fev	C
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	2	AB	SD	P	?			?	

Referências⁶

ALENCAR, J.C.; ALMEIDA, R.A.; FERNANDES, N.P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia central. **Acta Amazônica**, v.9, p.163-198. 1979.

AUGSPURGER, C.K. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). **Ecology**, v.62, p.775-788. 1981.

BENCKE, C.S.C.; MORELLATO, L.P.C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.25, n.2, p.237-248. 2002.

KÖPPEN, W. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica, México. 1948.

MACHADO, I.C.; BARROS, L.M.; SAMPAIO, E.V.S.B. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v.29, p.57-66. 1997.

MANTOVANI, A. & IGLESIAS, R.R. Bromélias terrestres na restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro: influência sobre o microclima, o solo e a estocagem de nutrientes em ambientes de borda de moitas. **Leandra**, v.16, p.17-37, 2001.

MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO-FILHO, H.F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v.50, p.163-173. 1990.

MORELLATO, L.P.C. **Fenologia de árvores, arbustos e lianas em floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de doutorado, Universidade de Campinas, Campinas, 1992.

MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C.S.C.; ROMERA, E.C.; ZIPARRO, V. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v.32, p.811-823. 2000.

NEWSTROM, L.E.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. Diversity of long-term flowering patterns. In: L.A. McDade; Bawa, H.A. Hespeneheide; G.S. Hartshorn. **La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest**. 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.26, n.2, p.141-159. 1994.

⁶ As Referências são de responsabilidade do autor

PORRAS, R.C. Fenologia de *Quercus seemanii* Lieb. (Fagaceae), em Cartago, Costa Rica. **Revista de Biologia Tropical**, v.39, p.243-248. 1991.

SNOW, D.W. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos**, v.15, p.274-281. 1965.

STATSOFT- STATISTICA Tulsa: Statsoft, Software version 6.0, 1991.

TALORA, D.C.; MORELLATO, L.P.C., Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, p.13-26. 2000.

VALENTIN, J.L. **Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos**. Rio de Janeiro. Editora Interciência Ltda. 2000. 117 p.