

FERNANDA CRISTINA GIL CARDOSO

**FENOLOGIA DE ÁRVORES DA FLORESTA ATLÂNTICA NO LITORAL DO
PARANÁ: COMPARAÇÕES ENTRE CATEGORIAS SUCESSIONAIS.**

Monografia apresentada à disciplina
Estágio em Botânica como requisito
parcial à conclusão do curso de
Bacharelado em Ciências Biológicas, Setor
de Ciências Biológicas, Universidade
Federal do Paraná.

Orientadora: Márcia C. M. Marques

**CURITIBA
2006**

AGRADECIMENTOS

- À minha orientadora, Márcia Cristina Mendes Marques, com a qual tive a oportunidade e o prazer de aprender.
- À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental, que tornou possível a realização deste trabalho. Aos funcionários da SPVS e funcionários da Reserva Natural do Rio Cachoeira por todo suporte e ajuda durante as fases de campo.
- À todos meus colegas de laboratório e de turma pela amizade e companheirismo, especialmente à Flora H. M. Leitão, Dieter Liebsh, Marília Ceccon, e Carolina Scultori pela ajuda em campo.
- À Victor P. Zwiener pela grande ajuda em todas as etapas do trabalho, pela compreensão e incentivo.
- À toda minha família, pela presença, compreensão e apoio em todas as horas que precisei.
- À Universidade Federal do Paraná, que, através dos programas UFPR/TN e PIBIC/CNPq, concedeu bolsas de iniciação científica durante os dois anos do estudo.
- Ao Simepar, por permitirem acesso aos dados climáticos.

SUMÁRIO

LISTA DE ILUSTRAÇÕES.....	iv
RESUMO.....	v
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	5
2.1 Área de estudo.....	5
2.2 Fenologia.....	7
2.3 Análises.....	7
3 RESULTADOS.....	8
4 DISCUSSÃO.....	15
5 CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	18
REFERÊNCIAS	19
ANEXO	23

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1 -	MAPA DO BRASIL, LOCALIZANDO O ESTADO DO PARANÁ (a) E DESTACANDO A ÁREA DE PROTEÇÃO AMBIENTAL DE GUARAQUEÇABA NO ESTADO (b); MUNICÍPIOS DO LITORAL, DESTACANDO A RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA(c).....	4
FIGURA 2 -	VALORES MÉDIOS DE PRECIPITAÇÃO E TEMPERATURA (MÉDIA, MÁXIMA E MÍNIMA), PARA O PERÍODO DE 1948 - 1993 (a) E COMPRIMENTO DO DIA (b), PARA A REGIÃO DE PARANAGUÁ - PR.....	6
FIGURA 3 -	TEMPERATURAS MÉDIA, MÍNIMA E MÁXIMA (a) E PRECIPITAÇÃO (b) PARA O PERÍODO DE JULHO DE 2004 A JUNHO DE 2006 PARA A REGIÃO DE ANTONINA, PR.....	6
FIGURA 4 -	MUDANÇA FOLIAR (a), FLORAÇÃO (b) E FRUTIFICAÇÃO (c) (28 ESPÉCIES) NA RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA EM ANTONINA, PR, BRASIL.....	9
TABELA 1 -	COMPORTAMENTO FENOLÓGICO (SEGUNDO NEWSTROM <i>ET. AL.</i> 1994) DAS ESPÉCIES DAS TRÊS CATEGORIAS SUCESSIONAIS (PIONEIRAS, SECUNDÁRIAS INICIAIS E SECUNDÁRIAS TARDIAS) NA RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA, PARANÁ, BRASIL. CON = CONTÍNUO; ANU = ANUAL; SUB = SUB-ANUAL; SUP= SUPRA ANUAL.....	10
TABELA 2 -	CORRELAÇÃO DE SPEARMAN (r_s) ENTRE AS FENOFASES E AS VARIÁVEIS CLIMÁTICAS DO PERÍODO DE ESTUDO PARA AS ESPÉCIES PIONEIRAS (PIO), SECUNDÁRIAS INICIAIS (SI) E SECUNDÁRIAS TARDIAS (ST) NA RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA, ANTONINA, PR, BRASIL. $P < 0,05$. NÚMERO ENTRE PARÊNTESES (X) = NÚMERO DE MESES DESLOCADOS EM QUE A CORRELAÇÃO FOI MAIS SIGNIFICATIVA, - = CORRELAÇÕES NÃO SIGNIFICATIVAS.....	12
FIGURA 5 -	BROTAÇÃO (a) E QUEDA FOLIAR (b) EM ESPÉCIES PIONEIRAS (n=8), SECUNDÁRIAS INICIAIS (n=12) E SECUNDÁRIAS TARDIAS (n=8) NA RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA EM ANTONINA, PR, BRASIL.....	13
FIGURA 6 -	BOTÕES FLORAIS (a), FLORES ABERTAS (b) FRUTOS IMATUROS (c) E FRUTOS MADUROS (d) EM ESPÉCIES PIONEIRAS (n=8), SECUNDÁRIAS INICIAIS (n=12) E SECUNDÁRIAS TARDIAS (n=8) NA RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA EM ANTONINA, PR, BRASIL.....	14
ANEXO 1 -	COMPORTAMENTO FENOLÓGICO E MODO DE DISPERSÃO (MD) DAS ESPÉCIES DAS TRÊS CATEGORIAS SUCESSIONAIS (CS) NA RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA, PARANÁ, BRASIL. P=PIONEIRA, SI=SECUNDÁRIA INICIAL, ST=SECUNDÁRIA TARDIA; ZO=ZOOCÓRICA, AN= ANEMOCÓRICA E AU=AUTOCÓRICA.....	23

RESUMO

Os eventos do ciclo de vida das plantas, os quais são mediados primariamente pelo clima, são importantes para a manutenção das interações tróficas nas florestas tropicais. A Floresta Atlântica no sul do Brasil encontra-se fragmentada e seus remanescentes apresentam-se, em geral, alterados de suas condições originais, devido ao desenvolvimento de uma sucessão secundária nas comunidades vegetais. Para avaliar as possíveis mudanças fenológicas na Floresta Atlântica em função das alterações sucessionais, avaliaram-se os padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos (queda foliar, brotação, floração e frutificação) de espécies de três categorias sucessionais em uma área no litoral do Paraná. Oito espécies pioneiras, doze secundárias iniciais e oito secundárias tardias foram escolhidas para acompanhamento fenológico mensal, pelo período de dois anos. Para as espécies no total, verificou-se que a queda foliar ocorreu durante o ano todo, mas com mais intensidade no mês de setembro. A brotação também ocorreu de forma contínua, mas com pico em novembro. A produção de botões e flores ocorreu durante o ano todo, mas principalmente em dezembro. A produção de frutos imaturos e maduros também ocorreu de forma contínua, mas apresentou um pico de março a maio. As espécies das diferentes categorias sucessionais, em geral, apresentaram padrões fenológicos semelhantes, mas a floração nas espécies pioneiras foi restrita aos meses de setembro a abril; padrão diferente ao que ocorreu nas secundárias iniciais e tardias, onde a floração foi um evento quase contínuo. Espécies pioneiras frutificaram um pouco antes (janeiro a maio) que as secundárias tardias (março a maio) e as secundárias iniciais tiveram um padrão de frutificação mais contínuo ao longo do ano. A queda foliar ocorreu durante todo o ano nas três categorias sucessionais, mas ocorreu com menor intensidade nas espécies secundárias tardias. Em relação ao clima do período de estudo, todas as fenofases mostraram-se correlacionadas com a temperatura média. A floração foi a única fenofase correlacionada com a precipitação e o comprimento do dia foi correlacionado com a brotação e com a produção de botões florais. Esses resultados demonstram uma tendência de mudanças nos padrões fenológicos em comunidades ao longo do processo sucessional.

Palavras-chave: sucessão, floração, frutificação, queda foliar, brotação, comprimento do dia, temperatura, precipitação.

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa) é um dos biomas mais ameaçados do planeta, pois se encontra extremamente fragmentado, restando apenas 5% da sua cobertura original. Devido à alta riqueza de espécies e endemismo, é atualmente um dos *hot spots* para conservação da biodiversidade (Myers *et. al.* 2000). Os principais remanescentes concentram-se nas regiões Sul e Sudeste do Brasil, recobrando parte da Serra do Mar e da Serra da Mantiqueira, onde o processo de ocupação foi dificultado pelo relevo acidentado e pouca infra-estrutura de transporte (Capobianco 2001).

O estado do Paraná conserva em seu litoral alguns dos principais remanescentes da Floresta Atlântica, com aproximadamente 500 mil ha, sendo representado por florestas de encosta (Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana, Montana e Sub-Montana) e de planície (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Aluvial), juntamente com os ecossistemas associados como manguezais, restingas, campos de altitude, enclaves de campos e cerrados (Câmara 2005). As florestas são caracterizadas pela riqueza de espécies arbóreas perenifólias organizadas em estratos definidos, associadas a outras formas biológicas, igualmente diversas (Roderjan & Kuniyoshi 1988, Ravazzani *et. al.* 1995).

Desde o início do século XVII, a planície litorânea e o início das encostas no estado do Paraná tiveram a sua paisagem muito alterada devido à colonização e garimpo, e mais recentemente pelo cultivo da banana e da mandioca, extração de palmito e criação de búfalo asiático (Cigolini 2001; Ipardes 2001).

Nos remanescentes da Floresta Atlântica, encontram-se áreas florestais com diferentes níveis de interferência, muitas vezes intercaladas por pastagens abandonadas, que estão num processo de regeneração natural e em diferentes estágios sucessionais, constituindo um mosaico ambiental. Há uma série de fatores que influenciam a regeneração de uma floresta determinando a capacidade e a velocidade do seu retorno ao estado original. A vegetação que se estabelece após um distúrbio ou abandono de áreas perturbadas é bastante variada e depende de tais fatores, como a intensidade e o tipo do distúrbio, o tempo em que a área foi perturbada, o tamanho da clareira e a disponibilidade de matriz de recolonização (Swaine & Whitmore 1988; SPVS/TNC 2000; Gunderson 2000).

Geralmente, as áreas em regeneração natural em estádios iniciais da sucessão secundária são primeiramente colonizadas por espécies herbáceas pioneiras e espécies arbóreas de ciclo vital reduzido e crescimento rápido, que posteriormente irão fornecer melhores condições para o surgimento de espécies secundárias iniciais e mais tarde, secundárias tardias, que se estabelecem em ambiente sombreado e crescem quando as condições de luz são propícias. O estágio avançado de sucessão é caracterizado pela ocorrência de espécies arbóreas secundárias (Brokaw 1985, Swaine & Whitmore 1988), representadas, no local de estudo, principalmente pelas famílias Myrtaceae, Lauraceae e Euphorbiaceae (SPVS/TNC 2000). A diversidade de espécies é maior se comparada aos estádios anteriores, formando uma floresta similar à original, mas com riqueza específica menor.

Swaine & Whitmore (1988) propõem dois grupos sucessionais distintos. Em um deles, estão as espécies pioneiras cujas sementes são normalmente dispersas por animais ou pelo vento, germinam apenas em clareiras sob incidência direta de sol e precisam de muita luz solar para seu estabelecimento e crescimento. O segundo grupo é constituído pelas espécies climáticas ou não-pioneiras cujas sementes não precisam da luz direta para germinar e as plântulas se estabelecem e sobrevivem na sombra. São espécies de crescimento mais lento e possuem madeira escura, pesada e silicosa. Brokaw (1985) também propõe dois grupos: espécies primárias, que germinam embaixo de dossel e sub-bosque densos e permanecem como juvenis até a formação de uma clareira, possuem dispersão limitada, resultando em agregados de plântulas. As espécies pioneiras colonizam clareiras através de sementes, que são pequenas, numerosas, com capacidade de dormência e principalmente dispersas por aves e morcegos. Os juvenis são encontrados somente em clareiras e possuem crescimento contínuo e forma estrutural simples. Budowski (1965) propõe quatro grupos sucessionais. As espécies pioneiras e secundárias iniciais possuem madeira leve, sementes pequenas e numerosas e não são encontradas em florestas fechadas e sem distúrbios. As secundárias tardias são tolerantes a sombra, podem ser decíduas e possuem madeira média a dura. Por fim, as climáticas estão presentes em comunidades com mais de 100 anos, possuem crescimento lento, tolerância à sombra, sementes de germinação rápida e madeira dura e pesada.

Espécies arbóreas pioneiras geralmente apresentam um crescimento contínuo ao longo de todo o ano, mas a taxa de crescimento dos ramos vai diminuindo com a idade, enquanto que espécies mais tolerantes ao sombreamento aumentam sua taxa de crescimento com a idade (Longman & Jeník 1987).

A fenologia é a ocorrência de eventos biológicos vegetativos e reprodutivos repetitivos e as causas de sua ocorrência. No caso das plantas, a época em que esses eventos ocorrem é determinante para o sucesso da população, pois assegura a sobrevivência e o estabelecimento de indivíduos jovens. A fenologia é regulada pelas características intrínsecas das espécies associadas às variações do clima, que a influencia regulando a época, a intensidade, a duração e a periodicidade dos eventos (Rathcke & Lacey 1985, Ferraz *et. al.* 1999) e também por outros fatores abióticos e por fatores bióticos.

As florestas tropicais demonstram uma grande variação de padrões fenológicos vegetativos e reprodutivos e geralmente têm ciclos fenológicos periódicos (Chapman *et. al.* 1999, Frankie *et. al.* 1974). Em locais com climas sazonais com uma pronunciada estação seca, esta determina a fenologia, limitando o crescimento e a reprodução das plantas (Reich & Borchert 1984). As fenofases brotação e queda de folhas tendem a ocorrer em períodos opostos (Fournier 1976). A queda de folhas, nas espécies decíduas, tem uma tendência a ocorrer no período mais seco (Frankie *et. al.* 1974) e é mínima na estação chuvosa e a brotação normalmente ocorre na transição entre as estações seca e úmida (Fournier 1976; Morellato & Leitão-Filho 1990, 1992). A floração geralmente está relacionada com a frutificação (Fournier 1976) e ocorre na transição entre as estações seca e úmida (Morellato & Leitão-

Filho 1990, 1992). A época de frutificação, porém, está relacionada ao tipo de fruto, à síndrome de dispersão e ao estrato ocupado pelos indivíduos adultos (Smythe 1970; Wheelwright 1985; Morellato & Leitão-Filho 1990, 1992). Os frutos anemocóricos geralmente frutificam na estação mais seca e os frutos zoocóricos amadurecem ao longo de todo o ano ou na estação mais úmida (Morellato *et. al.* 1989) quando os níveis de umidade são suficientes para a maturação de frutos carnosos (Lieberman 1982). O grupo ecológico no qual a espécie pertence (pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e climáticas) é também importante, pois determina sua estratégia reprodutiva (Ferraz *et. al.* 1999). Espécies climáticas, por exemplo, apresentam um único pico principal de floração por ano, geralmente sempre na mesma época do ano, enquanto que espécies pioneiras têm a floração contínua ao longo de todo o ano ou apresentam vários eventos reprodutivos por ano (Whitmore 1990 *apud* Ferraz *et. al.* 1999).

A relação entre clima e fenologia ainda é ambígua para árvores crescendo sob condições climáticas não sazonais. Alguns estudos fenológicos foram realizados em florestas com estas condições, como Morellato *et. al.* (2000) em Floresta Atlântica, Marques & Oliveira (2004) em Floresta de Restinga, Bencke & Morellato (2002) em Floresta de Restinga e Floresta Atlântica, Marques *et. al.* (2004) em Floresta Subtropical, Borchert *et. al.* (2005) em Floresta Tropical e sugeriram que mesmo em regiões com baixa sazonalidade climática, as plantas apresentam periodicidade na ocorrência das fenofases, concentrando grande parte dos processos envolvidos no crescimento nos períodos com maior umidade.

Há uma grande variedade de ecossistemas no Brasil e uma grande variação das condições ambientais de cada um. A fenologia das comunidades ainda não é totalmente compreendida (Marques 2002), alguns trabalhos já foram feitos em Floresta Atlântica abordando Florestas de Restinga (Bencke & Morellato 2002; Marques & Oliveira 2004), Floresta Pluvial Atlântica (Morellato *et. al.* 2000), Floresta Montana (Jackson 1978; Costa *et. al.* 1997), Floresta de Planície Litorânea (Talora & Morellato 2000), mas poucos compararam os padrões em diferentes estádios sucessionais (Ferraz *et. al.* 1999, em um fragmento de floresta em São Paulo e Andreis *et. al.* 2005 em Floresta Estacional decidual no Rio Grande do Sul).

A Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba está inserida no bioma Floresta Atlântica e representa um dos seus principais remanescentes. Está localizada nos municípios de Guaraqueçaba, Morretes e Antonina, no litoral do estado do Paraná, com uma área de 313 mil ha de florestas, estuários, baías, ilhas, mangues e planícies (Figura 1).

Este trabalho foi realizado nesta área e visa compreender a fenologia de espécies arbóreas de diferentes categorias sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) representantes da Floresta Atlântica, localizadas mais especificamente na Reserva Natural do Rio Cachoeira (RNC), Antonina, Paraná e responder às seguintes perguntas:

- (1) Qual o comportamento fenológico das diferentes espécies?

- (2) A fenologia relaciona-se com as variáveis climáticas?
- (3) Existem diferenças no comportamento fenológico de espécies de diferentes categorias sucessionais?
- (4) Os padrões fenológicos do primeiro ano de estudo foram iguais aos do segundo ano de estudo?

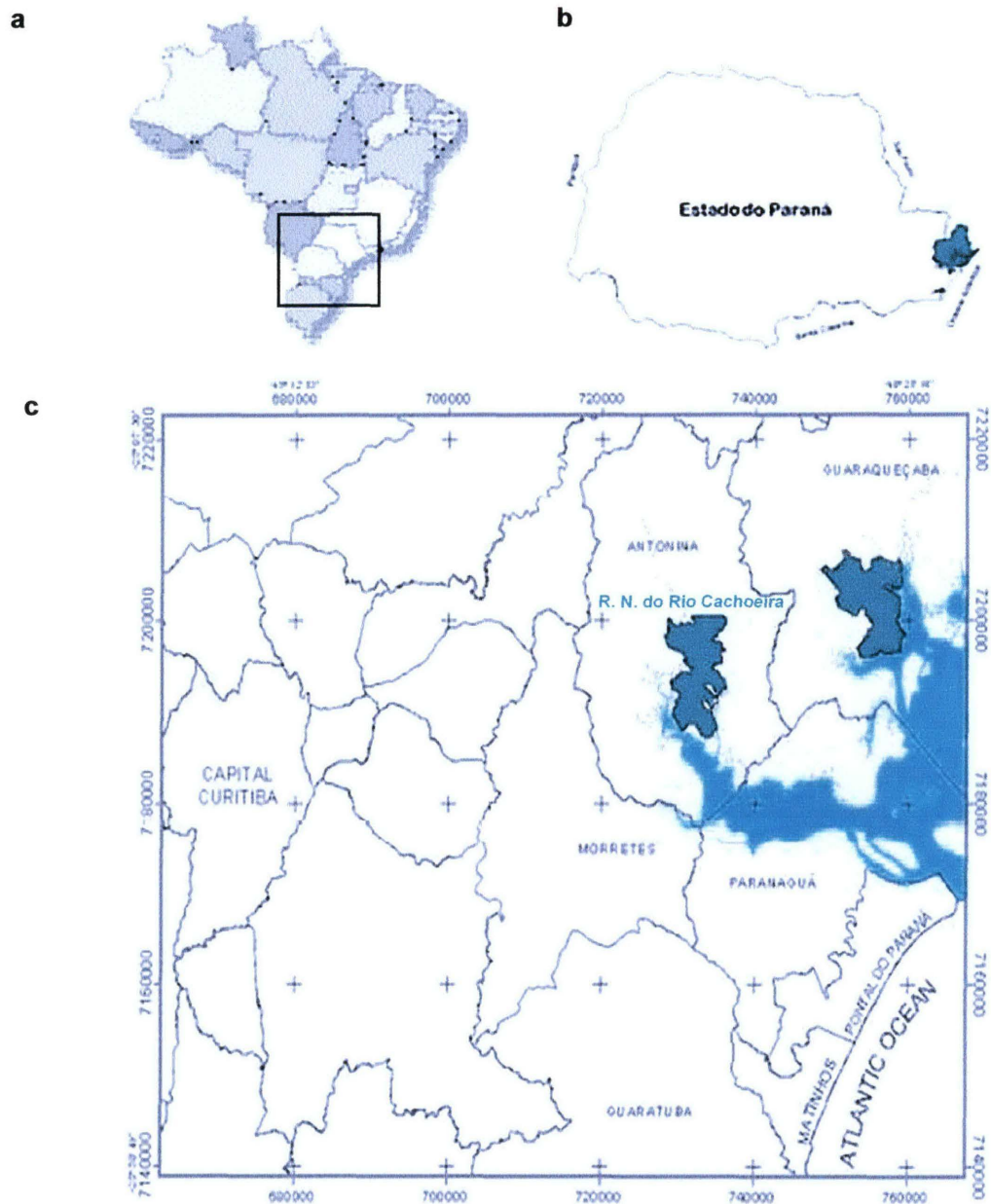


Figura 1 - Mapa do Brasil, localizando o Estado do Paraná (a) e destacando a Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba no estado (b); municípios do litoral, destacando a Reserva Natural do Rio Cachoeira (c). FONTE: www.guaracap.com, adaptado.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido na Reserva Natural do Rio Cachoeira (25°19'15" S e 45°42'24 W), uma área de 8.600 ha localizada em Antonina, litoral do Estado do Paraná, sul do Brasil, e de propriedade da organização não-governamental Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS). O clima predominante na região segundo a classificação de Köppen é o subtropical úmido mesotérmico (Cfa) sem estação seca definida e isento de geadas nas regiões serranas e chuvoso tropical sempre úmido Af(t) na planície. Os dados climáticos médios para um período de 25 anos mostram uma precipitação anual de 2218 mm e temperatura média de 21,21 °C (Figura 2a). Para o período de estudo, a temperatura média seguiu o padrão normal, mas a precipitação nos meses de verão nos dois anos foi maior que os valores históricos (Figuras 2 e 3). A altitude varia desde o nível do mar até aproximadamente 900m. Na reserva são encontradas diferentes tipologias vegetacionais, de acordo com a classificação de Veloso *et. al.* (1991): Floresta Ombrófila Densa nas sub-formações Submontana, de Terras Baixas e Aluvial, Formações Pioneiras de Influência Fluvial. Em cada uma dessas tipologias, têm-se ainda diferentes seres sucessionais, em função do histórico de ocupação da área (SPVS/TNC 2000).

A região apresentava principalmente pastagens com criação de búfalos e áreas de uso agrícola entre os remanescentes de floresta, porém com o aumento da criação de áreas de preservação na região, alguns desses locais de uso intenso foram abandonados e encontram-se em um processo de regeneração natural (SPVS/TNC 2000), resultando em locais com vegetação em diferentes estádios sucessionais.

Dentro da sub-formação Submontana, espécies representativas de três categorias sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) foram escolhidas e são objetos do presente estudo fenológico.

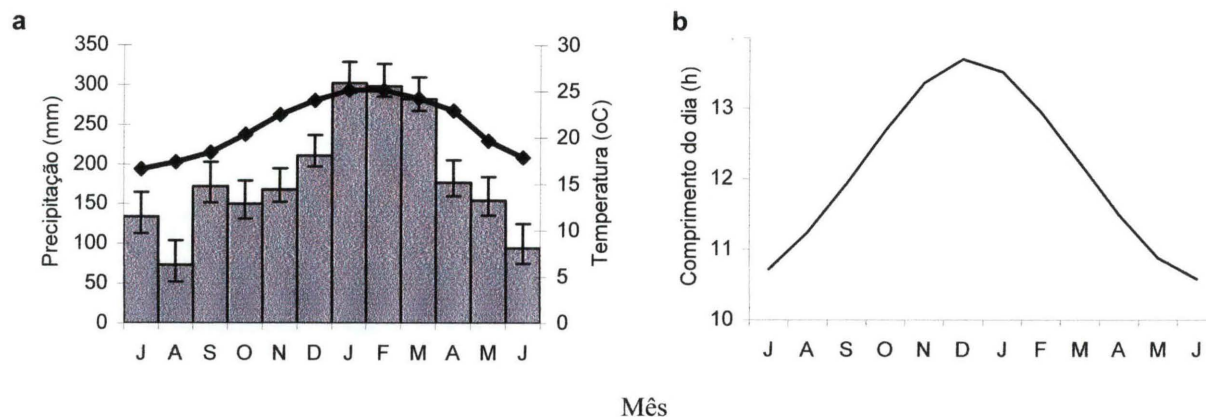


Figura 2 - Valores médios de precipitação e temperatura (média, máxima e mínima), para o período de 1948 - 1993 (a) e comprimento do dia (b), para a região de Paranaguá - PR. FONTE: a) Brites 1994; b) medida astronômica padrão para a latitude (www.saunalahti.fi/~jjlammi/sun.php3/).

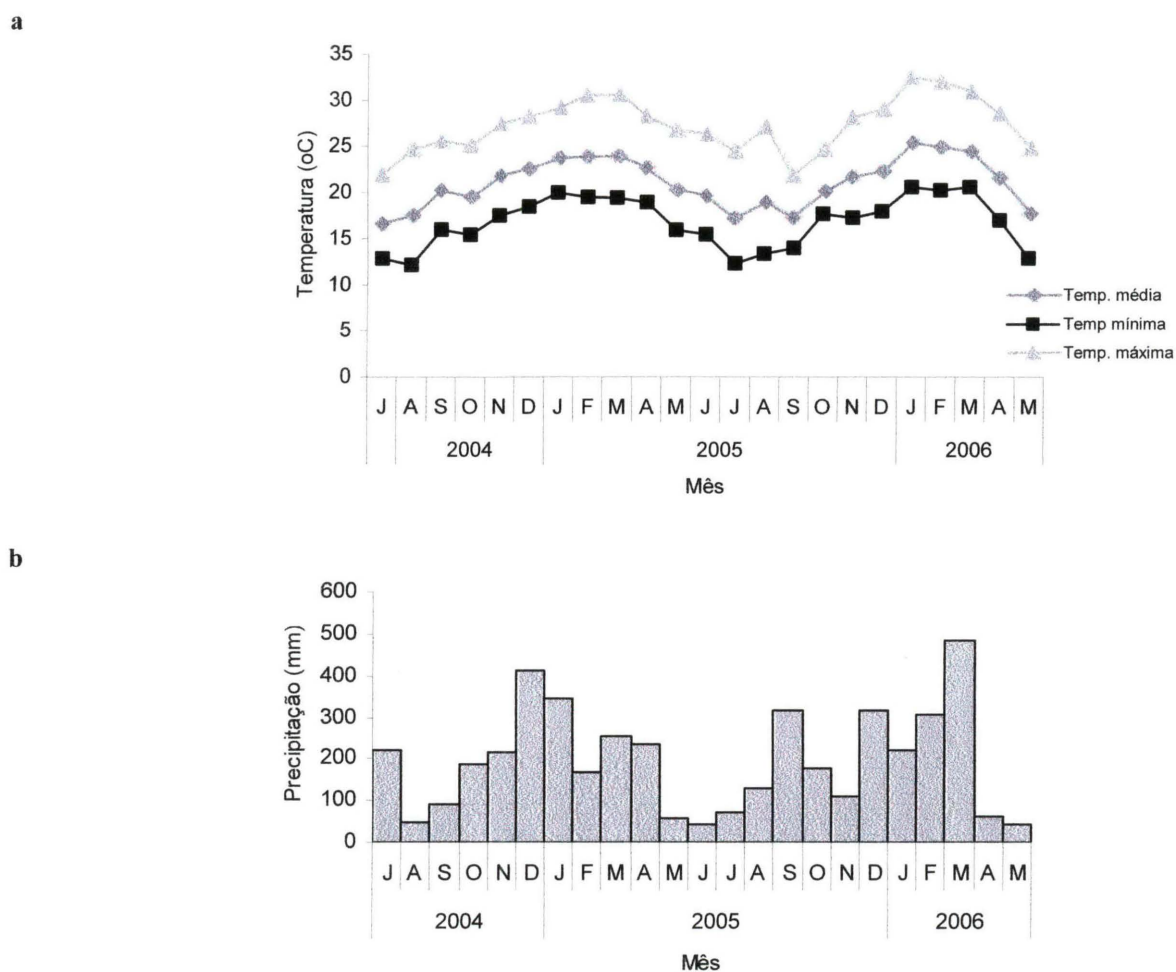


Figura 3 - Temperaturas média, mínima e máxima (a) e precipitação (b) para o período de julho de 2004 a junho de 2006 para a região de Antonina, PR. Precipitação média durante os dois anos de estudo: 2290mm, temperatura média: 21,1°C.

2.2 FENOLOGIA

Foram escolhidas para o acompanhamento fenológico espécies representativas de cada categoria sucessional, sendo 8 pioneiras, 12 secundárias iniciais e 8 secundárias tardias. Procurou-se marcar em média cinco indivíduos de cada espécie (como sugerido por Fournier & Charpantier, 1975, Tabela 1) seguindo a disposição dos mesmos em trilhas já estabelecidas na Reserva Natural do Rio Cachoeira.

As plantas foram observadas a cada 30 dias, por um período de 24 meses (julho de 2004 a junho de 2006), a olho nu ou com auxílio de um binóculo, com relação à presença ou ausência de brotação, queda foliar, floração e frutificação. Para a fenofase floração foi registrada a presença de botões florais e flores abertas. A produção de frutos foi diferenciada em frutos em desenvolvimento (imaturos) e frutos maduros (frutos prontos para a dispersão). Para o registro do brotamento foi verificada a presença de folhas de tamanho inferior ao normal, de coloração mais clara e/ou consistência membranácea e o desenvolvimento de gemas foliares e para a fenofase queda de folhas foram consideradas as falhas na copa das árvores e a quantidade de folhas caídas embaixo da planta (Morellato *et. al.* 2000; Marques 2002).

2.3 ANÁLISES

Para a comparação entre a fenologia e os dados climáticos (temperatura média, precipitação e comprimento do dia), foram feitas correlações de Spearman (Zar 1999) utilizando-se a porcentagem de espécies em uma determinada fenofase, por mês. Essa análise foi feita utilizando 23 meses de dados, pois os dados climáticos para o último mês de ainda não se encontram disponíveis. Para comparar o comportamento fenológico entre as três categorias sucessionais e para comparação do primeiro ano de estudo com o segundo ano foi utilizado o mesmo teste.

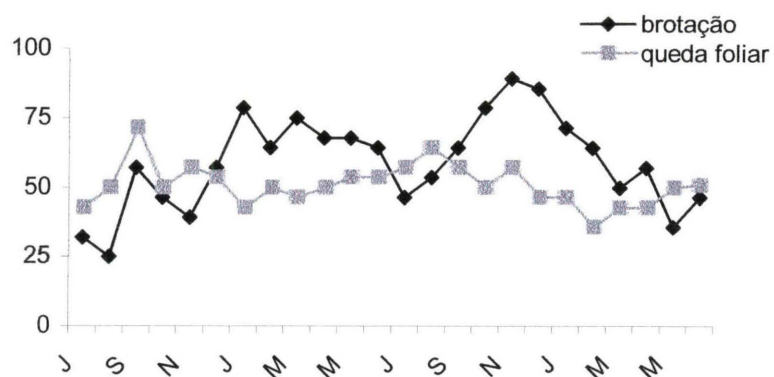
3 RESULTADOS

Ao longo do ano, as fenofases observadas (brotação, queda de folhas, floração e frutificação) transcorreram de forma diferenciada entre as espécies (Tabela 1). As fenofases relacionadas à mudança foliar (brotação e queda de folhas) foram as mais frequentes no decorrer do ano. Ambas ocorreram ao longo de todo o período de observações, com um pico no mês de setembro de 2004 para queda foliar, quando mais de 70% das espécies estavam nesta fenofase e no mês de novembro de 2005 para brotação, quando cerca de 90% das espécies apresentavam folhas jovens (Figura 4a). O período com menor porcentagem de espécies com queda de folhas (35,7%) foi fevereiro de 2006, durante a estação mais úmida. O mês com menor porcentagem de espécies com produção de folhas foi agosto de 2004, com apenas 25% das espécies apresentando esta fenofase (Figura 4a). Sete espécies (*Cecropia glaziouvii*, *Pourouma guianenses*, *Pera glabrata*, *Hyeronima alchorneoides*, *Calycorectes australis*, *Chrysophyllum inornatum*, *Vochysia bifalcata* e *Inga edulis*) apresentaram brotação contínua ao longo de todo o ano. A queda de folhas também foi um evento contínuo para as seguintes espécies: *Tapirira guianensis*, *Cecropia glaziouvii*, *Senna multijuga*, *Inga edulis*, *Calycorectes australis*, *Chrysophyllum inornatum*, *Nectandra mollis*, *Pourouma guianensis*, *Vochysia bifalcata*, *Calycorectes australis* e *Syagrus rommanzoffiana* (Tabela 1).

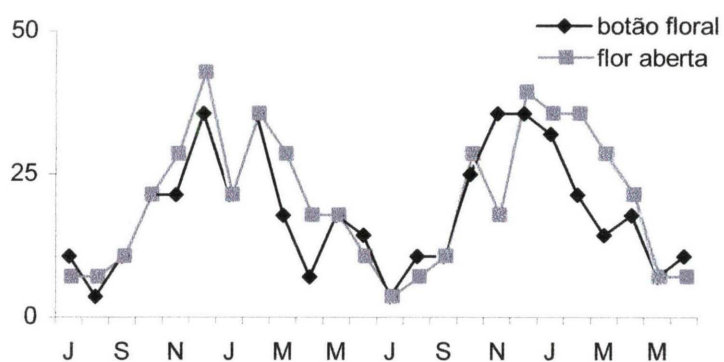
A floração foi observada ao longo de todo o ano com picos nos meses de dezembro em ambos os anos, onde 42,8% e 39,3% das espécies apresentaram flores em antese, respectivamente (Figura 4b). Botões florais e flores abertas ocorreram simultaneamente na maioria das espécies (Figura 4b). *Psidium cattleianum* não floresceu durante o período de estudo (Anexo 1).

A produção de frutos imaturos ocorreu logo após a floração na maioria das espécies (pico em março para ambos os anos, 35,7% e 32,1% das espécies, respectivamente) e o amadurecimento dos frutos ocorreu nos meses subsequentes com pico no período de abril e maio de 2005 (42,8%) e março de 2006 (39,3%) (Figura 4c). No restante do ano, a frutificação também ocorreu, porém com menor frequência, sendo que o mês de julho teve a menor porcentagem de frutos maduros nos dois anos (Figura 4c). A fenofase frutificação não foi observada em duas espécies, a saber, *Psidium cattleianum* e *Vochysia bifalcata* (Anexo 1).

a



b



c

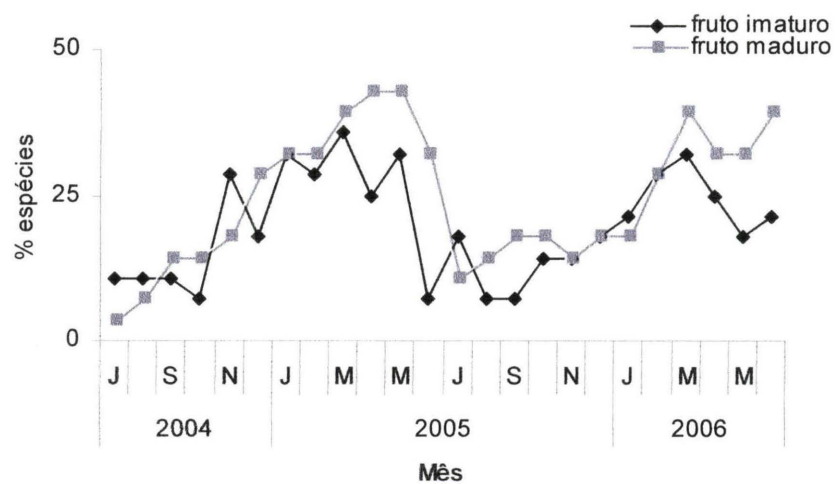


Figura 4 - Mudança foliar (a), floração (b) e frutificação (c) (28 espécies) na Reserva Natural do Rio Cachoeira em Antonina, PR, Brasil.

Tabela 1 - Comportamento fenológico (segundo Newstrom *et. al.* 1994) das espécies das três categorias sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) na Reserva Natural do Rio Cachoeira, Paraná, Brasil. CON = contínuo; ANU = anual; SUB = sub-anual; SUP= supra anual.

Categoria sucessional	Espécie	Brotação	Queda foliar	Floração	Frutificação
Pioneiras	<i>Cecropia glaziovii</i>	CON	CON	SUB	CON
	<i>Pourouma guianensis</i>	CON	CON	ANU	ANU
	<i>Schizolobium parahybum</i>	ANU	ANU	ANU	SUB
	<i>Senna multijuga</i>	SUB	CON	ANU	ANU
	<i>Tibouchina pulchra</i>	SUB	SUB	ANU	ANU
	<i>Psidium cattleianum</i>	ANU	SUB	SUP	SUP
	<i>Cytherexylum myrianthum</i>	SUB	ANU	SUB	SUB
	<i>Mimosa bimucronata</i>	ANU	ANU	ANU	ANU
Secundárias iniciais	<i>Tapirira guianensis</i>	ANU	CON	ANU	ANU
	<i>Xylopia brasiliensis</i>	SUB	SUB	ANU	ANU
	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	ANU	ANU	ANU	ANU
	<i>Alchornea triplinervia</i>	ANU	ANU	ANU	ANU
	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	CON	SUB	ANU	ANU
	<i>Pera glabrata</i>	CON	SUB	SUP	SUP
	<i>Nectandra mollis</i>	SUB	CON	ANU	ANU
	<i>Miconia cabucu</i>	ANU	ANU	ANU	ANU
	<i>Andira anthelmia</i>	SUB	SUB	ANU	ANU
	<i>Inga edulis</i>	CON	CON	ANU	ANU
Secundárias tardias	<i>Myrsine coriaceae</i>	SUB	SUB	SUP	SUP
	<i>Vochysia bifalcata</i>	CON	CON	SUP	SUP
	<i>Euterpe edulis</i>	CON	CON	SUB	SUB
	<i>Ficus inspida</i>	ANU	ANU	SUB	SUB
	<i>Syagrus rommanzoffiana</i>	SUB	CON	ANU	ANU
	<i>Calycorectes australis</i>	CON	ANU	ANU	ANU
	<i>Marlierea obscura</i>	SUB	SUP	ANU	ANU
	<i>Cupania oblongifolia</i>	ANU	ANU	SUB	ANU
	<i>Chrysophyllum inornatum</i>	CON	SUP	ANU	ANU
	<i>Bathysa meridionalis</i>	ANU	ANU	ANU	ANU

Em relação aos padrões fenológicos das árvores das diferentes categorias sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias), houveram algumas diferenças. A mudança foliar ocorreu durante todo o período de estudo, porém com diferentes picos nas categorias sucessionais. As espécies pioneiras apresentaram um pico de brotação no mês de outubro de 2005, enquanto que nas secundárias iniciais houve picos em janeiro de 2005 e abril de 2005. Nas espécies secundárias tardias, a brotação ocorreu principalmente nos meses de dezembro de 2004, março de 2005 e novembro de 2005 (Figura 5a). A brotação teve correlação significativa entre as categorias secundária inicial e secundária tardia ($r_s=0,75$, $p<0,05$) e entre as secundárias iniciais e as pioneiras ($r_s=0,45$, $p<0,05$). A queda foliar teve um pico nos meses de agosto e setembro de 2005 nas espécies pioneiras e em

setembro de 2004 nas secundárias iniciais. Nas espécies secundárias tardias, a queda foliar teve frequência mais baixa ao longo de todo o ano com pico nos meses de setembro a dezembro de 2004 e outubro e novembro de 2005 (Figura 5b). Esta fenofase não apresentou correlação significativa entre nenhuma das categorias.

A produção de botões florais (Figura 6a) foi correlacionada entre as espécies secundárias tardias e secundárias iniciais ($r_s=0,50$, $p<0,05$) e entre as categorias pioneiras e secundárias iniciais ($r_s=0,56$, $p<0,05$). A produção de flores abertas foi correlacionada entre as seguintes categorias: secundárias tardias e pioneiras ($r_s=0,55$, $p<0,05$); pioneiras e secundárias iniciais ($r_s=0,43$, $p<0,05$). A floração foi restrita aos meses de setembro a abril nas espécies pioneiras, com picos em novembro e dezembro de 2004 e dezembro e fevereiro de 2005. Já, nas secundárias iniciais a floração ocorreu durante todo o ano, com exceção dos meses de julho de 2004 e 2005. Apresentou picos em dezembro de 2004 e dezembro de 2005 a março de 2006. Nas secundárias tardias a produção de flores ocorreu ao longo de quase todo o ano com exceção dos meses de agosto e setembro de 2004 e maio de 2006. Nestas espécies o pico de floração ocorreu no mês de fevereiro de 2005 e dezembro de 2005 a março de 2006 (Figura 6b).

A frutificação ocorreu ao longo de quase todo o ano nas três categorias sucessionais. Nas pioneiras, houve um pico de frutos maduros entre os meses de janeiro e maio de 2005 e de março a maio de 2006. Nas secundárias iniciais, a frutificação ocorreu de uma forma mais uniforme ao longo de todo o ano, com algumas pequenas concentrações e nas secundárias tardias, uma maior produção de frutos ocorreu no período de março a maio de 2005 (Figura 6d). A produção de frutos imaturos (Figura 6c) e maduros apresentou correlação significativa entre as categorias secundárias tardias e pioneiras ($r_s=0,61$ e $r_s=0,82$, $p<0,05$).

A maioria das fenofases no primeiro ano do estudo foi correlacionada com o segundo ano do estudo. A produção de botões e de flores foi correlacionada entre os dois anos ($r_s=0,71$ e $r_s=0,87$, respectivamente, $p<0,05$). A produção de frutos maduros foi também correlacionada entre os dois anos ($r_s=0,84$, $p<0,05$), porém a produção de frutos imaturos não apresentou correlação significativa ($p>0,05$). As fenofases vegetativas (brotação e queda foliar) também não apresentaram correlação significativa entre os dois anos de estudo ($p>0,05$).

A relação entre a fenologia e as variáveis climáticas apresentou resultados diferentes dependendo da fenofase e da categoria sucessional. Na correlação com o clima dos dois anos de estudo as espécies pioneiras apresentaram correlação significativa entre as fenofases flores abertas e frutos imaturos com a precipitação atual e as quatro fenofases reprodutivas foram correlacionadas com a temperatura média (Tabela 2). Nas secundárias iniciais, a queda foliar e a produção de flores abertas foram correlacionadas com a precipitação e a brotação e produção de flores abertas foram correlacionadas com a temperatura média. Nas espécies secundárias tardias, somente a produção de

flores abertas foi correlacionada com a precipitação e todas as fenofases observadas, exceto a queda foliar foram correlacionadas com a temperatura média (Tabela 2).

O comprimento do dia foi correlacionado com todas as fenofases de todas as categorias sucessionais, com exceção de queda foliar e produção de frutos maduros das espécies secundárias iniciais. Entretanto, a maioria dessas correlações ocorreu mais fortemente quando correlacionadas com o clima deslocado de um a quatro meses. A média de deslocamento do clima para o comprimento do dia foi de 1,8 meses (Tabela 2).

As fenofases apresentaram maior número de correlações e estas foram mais fortes quando correlacionadas com os dados históricos de 45 anos da região. Neste caso, houve grande número de correlações e algumas como fruto maduro e imaturo das espécies pioneiras com temperatura média e com precipitação e queda foliar e fruto maduro das secundárias tardias com temperatura média apresentaram o resultado da correlação de Spearman bem forte. A maioria dessas correlações apresentaram valor mais forte quando correlacionadas com o clima deslocado de um a quatro meses. A média de deslocamento foi de 1,5 meses para temperatura média e 0,8 meses para precipitação (Tabela 2).

Tabela 2 - Correlação de Spearman (r_s) entre as fenofases e as variáveis climáticas do período de estudo para as espécies pioneiras (PIO), secundárias iniciais (SI) e secundárias tardias (ST) na Reserva Natural do Rio Cachoeira, Antonina, PR, Brasil. $p < 0,05$. Número entre parênteses (x) = número de meses deslocados em que a correlação foi mais significativa, - = correlações não significativas.

Fenofase	Precipitação atual	Temperatura média atual	Comprimento do dia	Precipitação média histórica	Temperatura média histórica
Brotação PIO	-	-	-0,55 (4)	-0,46 (2)	-0,52 (3)
Brotação SI	-	0,64	0,64 (2)	0,64	0,65
Brotação ST	0,48	0,61	0,61 (1)	0,56	0,57
Queda foliar PIO	-	-0,63	-0,70 (1)	-0,53	-0,68
Queda foliar SI	-0,47	-	-	-	-
Queda foliar ST	-	-	-0,81 (4)	-0,56(2)	-0,83 (3)
Botão floral PIO	-	0,54	0,79	-	-0,77(4)
Botão floral SI	-	-	0,65 (2)	-	-0,48 (4)
Botão floral ST	-	0,60	0,71 (1)	0,67	0,71
Flor aberta PIO	0,57	0,66	0,85	0,56	-0,75(4)
Flor aberta SI	0,42	0,56	0,57 (1)	0,57	0,57
Flor aberta ST	0,43	0,67	0,69 (1)	0,61	0,69
Fruto imaturo PIO	0,46	0,79	0,90 (2)	0,83 (1)	0,90 (1)
Fruto imaturo SI	-	-	0,45	-	0,42
Fruto imaturo ST	-	0,48	0,47 (2)	0,54 (2)	0,51 (1)
Fruto maduro PIO	-	0,50	0,85 (3)	0,80 (2)	0,86(2)
Fruto maduro SI	-	-	-	-	-
Fruto maduro ST	-	0,57	0,77 (3)	0,76 (2)	0,80 (2)

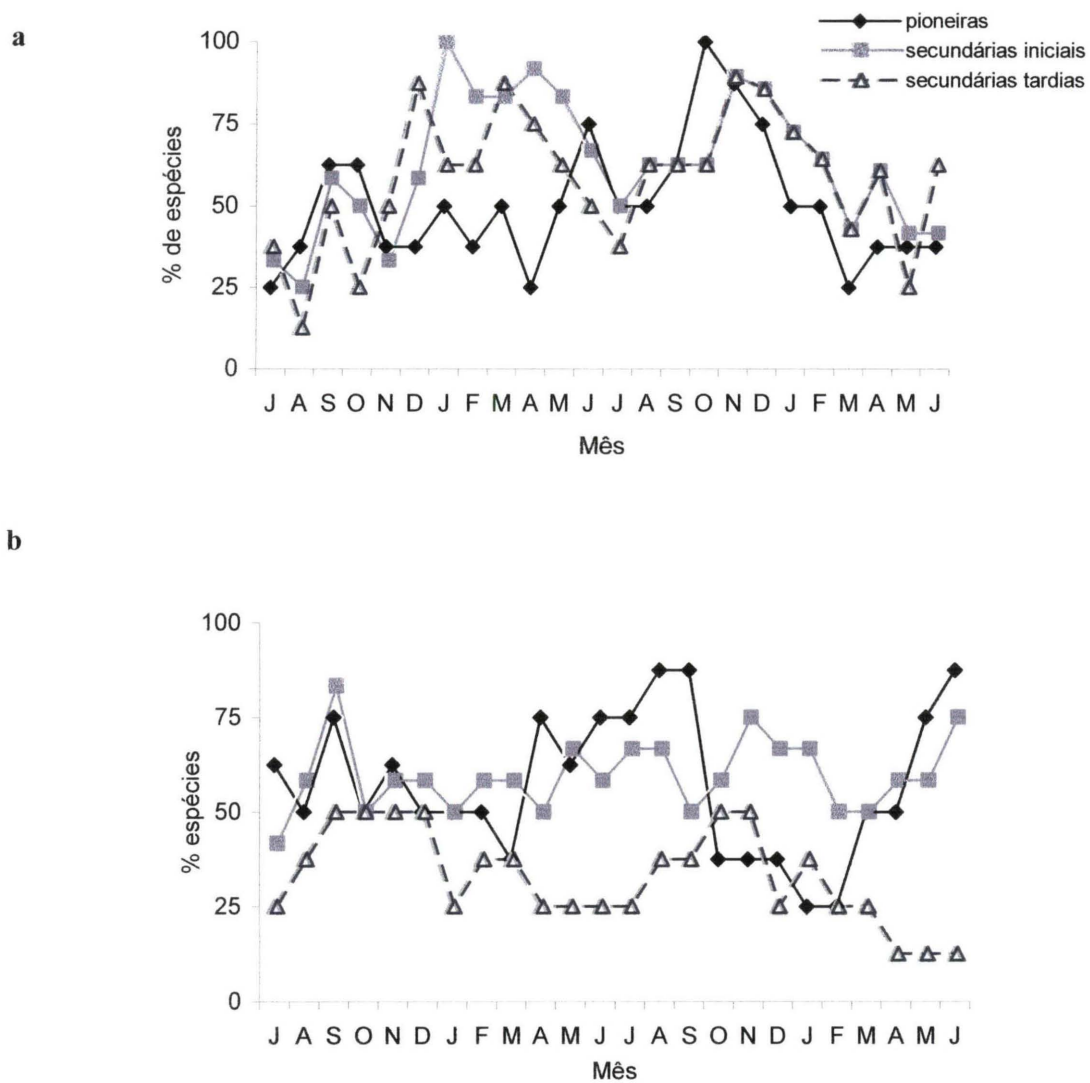


Figura 5 – Brotação (a) e queda foliar (b) em espécies pioneiras (n=8), secundárias iniciais(n=12) e secundárias tardias(n=8) na Reserva Natural do Rio Cachoeira em Antonina, PR, Brasil.

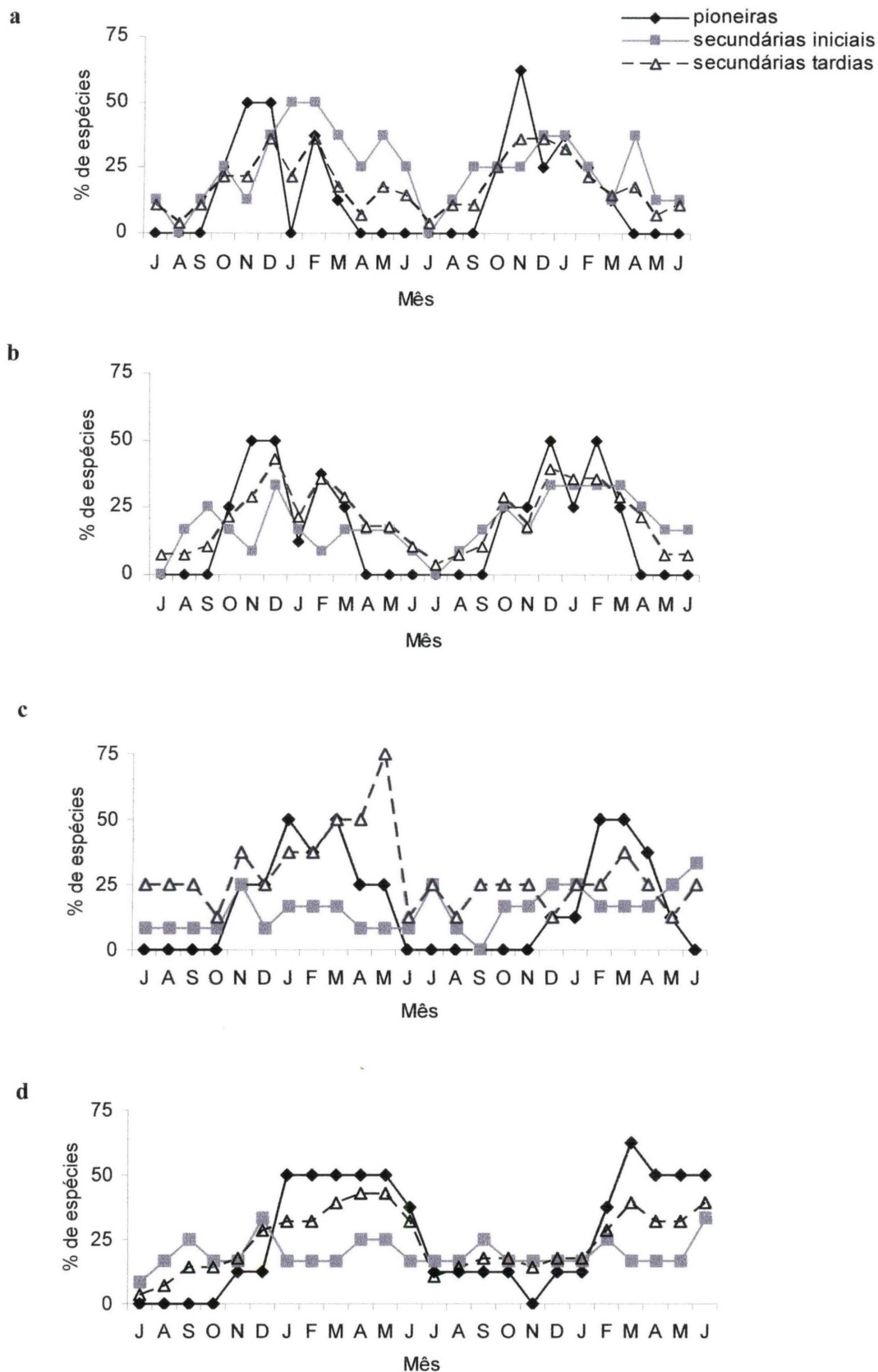


Figura 6 - Botões florais (a), flores abertas (b) frutos imaturos (c) e frutos maduros (d) em espécies pioneiras (n=8), secundárias iniciais (n=12) e secundárias tardias (n=8) na Reserva Natural do Rio Cachoeira em Antonina, PR, Brasil.

4 DISCUSSÃO

Existe sazonalidade nos padrões fenológicos gerais das espécies de Floresta Atlântica na Reserva Natural do Rio Cachoeira (RNC). Em Florestas de Restinga na Ilha do Mel, PR (Marques & Oliveira 2004) e em Floresta Atlântica (Morellato *et. al.* 2000), pode ocorrer uma forte periodicidade na ocorrência das fenofases, embora a sazonalidade climática seja pouco pronunciada, como é o caso do local do presente estudo. Talora & Morellato (2000) também obtiveram periodicidade fenológica, porém de maneira menos evidente do que florestas com clima fortemente sazonal como é mostrado nos trabalhos de Frankie *et. al.* (1974), Morellato & Leitão Filho (1992) e Wright & Van Schaik (1994).

A maioria das espécies apresentou produção e queda de folhas ao longo de todo o ano, assim como em outros estudos em Floresta Atlântica (Morellato *et. al.* 2000; Talora & Morellato 2000). O período de maior produção de folhas foi durante a estação chuvosa, concordando com Talora & Morellato (2000) e Marques & Oliveira (2004). Algumas espécies apresentaram a mudança foliar de forma contínua e, segundo Jackson (1978), em florestas com regime hídrico constante, sem estação seca severa, é comum que a queda foliar e a brotação sejam eventos contínuos, visto que é a estratégia mais vantajosa para a planta, pois permite que a folha velha seja mantida por mais tempo até que seja realizada a translocação de nutrientes e que a taxa fotossintética seja constante durante todo o ano. Bencke & Morellato (2002) também observaram uma produção de folhas contínua para *Hyeronima alchorneoides*.

Botões florais e flores ocorreram simultaneamente na maior parte das espécies com um pico no mês de dezembro, assim como no estudo de Marques & Oliveira (2004). O pico de floração durante os meses chuvosos também foi observado em outros estudos como Morellato *et. al.* (2000) e Ferraz *et. al.* (1999). A frutificação foi observada durante todo o período de estudo. Essa tendência pode ocorrer em ambientes com baixa sazonalidade, pois estes oferecem condições pouco restritivas para o desenvolvimento dos frutos durante o ano todo (Talora & Morellato 2000), o que pode gerar uma diminuição na competição por dispersores e ser vantajoso para a planta (Snow 1965). Algumas espécies apresentaram flores e frutos durante somente um dos anos do estudo, o que pode caracterizar um padrão de reprodução supra-anual (Newstrom *et. al.* 1994).

Não foi possível definir um padrão para a fenologia das diferentes categorias sucessionais. Talvez porque as características de algumas espécies se sobrepõem, mesmo pertencendo a categorias sucessionais distintas ou porque essa classificação de categoria sucessional não tenha muito significado ecológico ou mesmo porque todas essas espécies estão sob a mesma influência climática e algumas pequenas diferenças encontradas são características das espécies. As espécies de diferentes categorias sucessionais tendem a apresentar diferentes picos de mudança foliar. Nas espécies pioneiras, o pico ocorreu mais cedo, seguido das secundárias iniciais e das secundárias tardias. A

queda de folhas nas espécies pioneiras apresentou um padrão um pouco diferente que as duas outras categorias sucessionais, com pico no final da estação menos úmida, onde a grande maioria das espécies apresentou queda de folhas. As secundárias iniciais e tardias apresentaram um padrão de queda foliar mais uniforme e a maior porcentagem de espécies em queda foliar ocorreu mais tarde que as pioneiras, já no início da estação mais úmida. Nas espécies secundárias tardias, a porcentagem de queda foliar nunca ultrapassou os 50%, enquanto que nas outras categorias esse valor ficou acima dos 50% durante quase todo o ano. Pode ser que estas espécies sofram menos estresse devido a sua localização em locais com melhor microclima, como é o caso de estádios mais avançados de sucessão. Andreis *et. al* (2005) verificou que florestas em estádios mais avançados de sucessão tendem a perder menos folhas.

No mês de dezembro, espécies pioneiras e secundárias iniciais apresentaram picos de floração, enquanto que nas secundárias tardias o pico ocorreu mais tarde. Segundo Whitmore (1990) *apud* Ferraz *et. al.* (1999), espécies de estágios mais avançados da sucessão em florestas úmidas, possuem um evento reprodutivo principal por ano e espécies pioneiras apresentam vários eventos reprodutivos por ano, ou estes ocorrem de forma contínua. Neste trabalho, isso ocorreu com as espécies secundárias tardias, que tiveram apenas um pico. Entretanto, a floração nas espécies pioneiras também demonstrou apenas um pico e foi restrita aos meses de setembro a abril, não ocorrendo de forma contínua como foi sugerido por Whitmore (1990).

A frutificação ocorreu durante quase todo o período nas três categorias sucessionais, mesmo que com baixa frequência. A frutificação contínua sugere que, ambientes com baixa sazonalidade climática, como a região estudada, apresentam condições pouco restritivas para o desenvolvimento e amadurecimento dos frutos durante o ano inteiro (Morellato *et. al.* 2000; Talora & Morellato 2000). Além disso, a ocorrência de frutificação e floração ao longo do ano inteiro pode ter um papel importante para a manutenção de populações de animais polinizadores e dispersores, pois, em qualquer época do ano, há disponibilidade de recurso (Smythe 1970, Hilty 1980; Wheelwright 1985; Marques & Oliveira 2004). Das quatro espécies com dispersão anemocórica que fizeram parte desse estudo, três (*Schizolobium parahybum*, *Tibouchina pulchra* e *Bathysa meridionalis*) tiveram a maior parte da sua frutificação durante o período menos úmido, o que pode estar relacionado às melhores condições de dispersão pelo vento neste período (Morellato & Leitão-Filho 1992). Smythe (1970) também propõe que espécies com sementes grandes (como é o caso de *Andira anthelmia* e *Psidium cattleianum* no presente estudo) possuem uma frutificação mais sazonal do que espécies com sementes pequenas e numerosas (como *Hyeronima alchoerneiodes* e *Miconia cabucu*), que frutificam mais continuamente ao longo do ano.

A correlação da fenologia com as variáveis climáticas sugere que mesmo os fatores ambientais sendo poucos sazonais na área de estudo, estes ainda exercem influência sobre a fenologia de algumas espécies. A precipitação, por exemplo, pode ser direta ou indiretamente uma variável

importante no padrão de produção de flores de algumas espécies tropicais (Opler *et. al.* 1976). Outros estudos como Reys *et. al.* (2005), mesmo em um ambiente mais sazonal, não demonstraram nenhuma correlação significativa entre as variáveis climáticas históricas (precipitação e temperatura) e as fenofases. As correlações significativas entre comprimento do dia com a maioria das fenofases foram também encontradas, em partes, por Morellato *et. al.* (2000). Esse comportamento demonstra a influencia do comprimento do dia na fenologia de florestas úmidas (Wright & Van Schaik 1994). As diferenças entre espécies e categorias sucessionais podem ser devido às diferentes respostas de cada espécie de planta às variáveis climáticas. O maior número de correlações com os dados climáticos históricos da região, pode ser porque as plantas não respondem tão fortemente às pequenas variações anuais. As correlações mais fortes com o clima deslocado podem ser devido ao fato de que as plantas possuem um efeito atrasado na resposta de algumas fenofases (Marques *et. al.* 2004) e os valores baixos da correlação de Spearman (r) sugerem que algumas espécies não sofrem influência muito forte do clima.

O comportamento fenológico de algumas espécies estudadas não apresentou perfeita coincidência com o comportamento fenológico em outros estudos em florestas tropicais. Para Marques & Oliveira (2004), por exemplo, indivíduos de *Alchornea triplinervia*, a frutificação ocorreu entre dezembro e março e no atual estudo essa fenofase ocorreu entre agosto e setembro. Para Reyes *et. al.* (2005), indivíduos de *Cytharexylum myrianthum* floresceram e frutificaram cerca de um mês antes que no atual estudo. Bencke & Morellato (2002) verificaram que *Euterpe edulis* floresceu principalmente em novembro e dezembro em Floresta de Encosta e Floresta de Restinga. Já, no presente estudo, esta espécie apresentou flores durante quase todo o ano. Segundo Newstrom *et. al.* (1994), populações mais assíncronas podem apresentar padrões de floração quase contínuos. Cinara & Morellato (2002) encontraram mudança foliar contínua para *Euterpe edulis*. No presente estudo, a brotação ocorreu em dois eventos durante o ano, sendo o primeiro nos meses de março a maio e o outro de agosto a dezembro. A queda de folhas ocorreu de janeiro a agosto e no mês de novembro e não de uma forma contínua como proposto por Bencke & Morellato (2002). Estas diferenças podem estar relacionadas não somente a variações climáticas entre os locais de estudo, mas também à fatores endógenos das plantas (Borchert 1980), pressões seletivas bióticas (Aide 1988) e variações no microhabitat (Newstrom *et. al.* 1994).

5 CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho mostrou que o comportamento fenológico de espécies de Floresta Atlântica em Antonina, PR apresenta, de forma geral, sazonalidade.

- A produção e queda de folhas ocorreram ao longo de todo o ano, mas com pico na estação mais úmida para brotação e logo após o período menos úmido para queda foliar.
- A floração também ocorreu durante o ano todo, com maior parte das espécies apresentando flores no mês de dezembro.
- A frutificação também ocorreu continuamente, demonstrando que ambientes com baixa sazonalidade climática apresentam condições pouco restritivas para o desenvolvimento e amadurecimento dos frutos durante o ano inteiro.
- A temperatura mostrou exercer alguma influência sobre o comportamento fenológico das espécies de Floresta Atlântica deste estudo. A precipitação foi correlacionada com a floração e o comprimento do dia teve relação com a brotação e com a produção de botões florais.
- Os padrões fenológicos das diferentes categorias sucessionais foram semelhantes, mas com algumas particularidades para cada categoria sucessional.
- As comparações com outros estudos mostram que sazonalidade e diferenciação de estratégia fenológica podem ser constantes no Bioma Floresta Atlântica.

Esses resultados demonstram uma tendência de mudanças nos padrões fenológicos em comunidades ao longo do processo sucessional, sugerindo que a alteração das florestas de suas condições originais pode trazer consequências para o sucesso reprodutivo de espécies vegetais.

REFERÊNCIAS

- AIDE, T. M. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. **Nature**, v.336, p. 574-575. 1988.
- ANDREIS, C.; LONGHI, S. J.; BRUN, E. J. WOJCIECHOWSKI, J. C.; MACHADO, A. A.; VACARO, S.; CASSAL, C. Z. Estudo fenológico em três fases sucessionais de uma Floresta Estacional Decidual no município de Santa Tereza, RS, Brasil. **Revista Árvore**, v. 29, n. 1, p. 55-63. 2005.
- 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.
- BORCHERT, R. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. **Ecology**, v. 61, p. 1065-1074. 1980.
- BORCHERT, R.; ROBERTSON, K.; SCHWARTZ, M. D.; WILLIAMS-LINERA, G. Phenology of temperate trees in tropical climates. **International Journal of Biometeorology**, v. 50, p. 57-65. 2005.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v. 15, p. 40-42. 1965.
- BRITTEZ, R. M. **Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR**. Curitiba, 1994. 240 f. Dissertação (Mestrado em Ciências do solo) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná.
- BROKAW, N. V. L. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: PICKETT, S. T. A. WHITE, P. S (Eds.). **The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics**. New York: Academic Press, 1985. p. 53-59.
- CÂMARA, I. G. Breve história da conservação da Mata Atlântica. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. (Ed.). **Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica. Belo Horizonte: Conservação Internacional, 2005. p. 31-42.
- CAPOBIANCO, J. P. R. (Org.). **Dossiê Mata Atlântica 2001**. Brasília: RMA, ISA, SNE, 2001. 407p.
- CIGOLINI, A.; MELLO, L.; LOPES, N. **Paraná: quadro natural, transformações territoriais e economia**. 2 ed. São Paulo: Saraiva. 128 p, 2001.
- CHAPMAN, C. A.; WRANGHAM, R. W.; CHAPMAN, L. J.; KENNARD, D. K.; ZANNE, A. E. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 189-211. 1999.
- COSTA, M. L. M. N., ANDRADE, A. C. S.; PEREIRA, T. S. Fenologia de espécies arbóreas em Floresta Montana na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: LIMA, H. C.; GUEDES-BRUNI, R. R. (Eds.). **Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 1997. p.169-186.
- FERRAZ, D. K.; ARTES, R.; MANTOVANI, W.; MAGALHÃES, L. M. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59 n. 2, p. 305-317. 1999.

- 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.
- FOURNIER, L. A. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de pré-montano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. **Turrialba**, v. 26, p. 54-59. 1976.
- 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.
- GUNDERSON, L. H. Ecological resilience – In theory and application. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.31, p. 425-439. 2000.
- HILTY, S. L. Flowering and fruting periodicity in a premontane rain forest in pacific Colombia. **Biotropica**, v. 12, p. 292-306. 1980.
- IPARDES – Instituto Paranaense de Desenvolvimento Social. **Zoneamento da Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba**. Curitiba: IPARDES, 2001. 150 p.
- JACKSON, J. F. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian Subtropical Lower Montane Moist Forest. **Biotropica**, v. 10, p. 38-42. 1978.
- LIEBERMAN, D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 70, p. 791-806. 1982.
- LONGMAN, K. A.; JENÍK, J. **Tropical forest and its environment**. 2 ed. London: Longman Scientific and Technical, 1987. 347p.
- MARQUES, M. C. M. **Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR**. Campinas, 2002. 145p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas, área de Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- 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, n. 2, p. 191-201. 2004.
- 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, n. 4, p. 713-723. 2004.
- 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**, v. 12, p. 85-98. 1989.
- 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, n. 1, p. 163-173. 1990.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: L. P. C. Morellato (Org.). **História Natural da Serra do Japi**. Ecologia e preservação de uma área de floresta no sudeste do Brasil. Campinas: Unicamp/Fapesp, 1992. p. 112-140.

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, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858. 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. 142-159. 1994.

OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Rainfall as a factor of release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography**, v. 3, p. 231-236. 1976.

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

RAVAZANNI, C.; FAGNANI, J. P.; KOCH, Z. **Mata Atlântica – Atlantic rain forest**. Curitiba: Brasil Natureza, 1995. 109 p.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 72, p. 61-74. 1984.

REYS, P.; GALETTI, M.; MORELLATO, L. P. C.; SABINO, J. Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no rio Formoso, Mato Grosso do Sul. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 01-06. 2005

RODERJAN, C. V.; KUNIYOSHI, Y. Macrozoneamento florístico da Área de Proteção Ambiental - APA - Guaraqueçaba. **FUPEF. Série Técnica nº 15**, 1988. 53p.

SMYTHE, N. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. **The American Naturalist**, v. 104, n. 935, p. 25-35. 1970.

SPVS/TNC (Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental / The Nature Conservancy). **Projeto de Restauração da Floresta Atlântica**. Curitiba, 2000. 17p.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86. 1988.

SNOW, D. W. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos**, v. 15, p. 274-281. 1965.

TALORA, D. C.; MORELLATO, 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.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, L.; LIMA, J. L. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais do Rio de Janeiro, 1991.

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

WHEELWRIGHT, N. T. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos*, v. 44, p. 465-477. 1985.

ZAR, J. H. **Bioestatistical analysis**. New Jersey: Prentice – Hall, 1999. 663p.

ANEXO I - Comportamento fenológico e modo de dispersão (MD) das espécies das três categorias sucessionais (CS) na Reserva Natural do Rio Cachoeira, Paraná, Brasil. P=pioneira, SI=secundária inicial, ST=secundária tardia; ZO=zoocórica, AN= anemocórica e AU=autocórica.

FAMÍLIA / <i>Espécie</i>	n	CS	SD	Mudança foliar		Floração		Frutificação	
				Brotação	Queda	Botões	Flores	Imaturos	Maduros
ANACARDIACEAE									
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	5	SI	ZO	ago-jun	contínuo	ago-out	ago-out	out-jan	dez-jan
ANNONACEAE									
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	5	SI	ZO	set-jan; abr	mai; jul- nov	fev	fev-abr	abr-jul	mai-ago
ARECACEAE									
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	5	SI	ZO	set-maio	ago-jul	dez-jan	dez-abr	mar-mai	abr-dez
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	5	ST	ZO	mar-mai, ago-dez	jan-ago; nov	fev-mai; set-nov	fev-jun, out-dez	set-fev, mai	nov-jun
<i>Syagrus rommanzoffiana</i> Cham.	5	ST	ZO	nov-jun; ago-set	contínuo	jun-set; nov-dez	ago-dez	jul-mai	set-jun
CECROPIACEAE									
<i>Cecropia glaziouvi</i> Snethl.	7	P	ZO	contínuo	contínuo	out-fev	out-dez, fev	nov-mai	contínuo
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	5	P	ZO	contínuo	contínuo	out-dez-	out-dez	nov, jan- mar	jan-mar
CAESALPINIACEAE									
<i>Schizolobium parahybum</i> Blake	6	P	AN	set-jan	mar-set	out-nov	out-nov	fev	abr, jun
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	5	P	AU	ago-fév, mai	contínuo	jan-mar	jan-mar	mar-abr	abr-jun
EUPHORBIACEAE									
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	4	SI	ZO	ago-jun	mar-jan	mai-jun	mai-jun	jun-ago; dez	ago-nov; jan-fev
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	5	SI	ZO	contínuo	mai; jul- jan	nov-jan	dez-jan	jan-mar	fev-mai
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	5	SI	ZO	contínuo	jun, out	out-fev	out-mar	dez-mar	mar-abr
FABACEAE									
<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J.F. Macbr.	5	SI	ZO	dez-abr; set	jun, ago- set, nov- jan	set	set	nov	dez-abr
LAURACEAE									
<i>Nectandra mollis</i> (Kunth) Nees	5	SI	ZO	jan-mai; ago	contínuo	fev-abr	mar-mai	mai	mai-jun
MELASTOMATACEAE									
<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	10	SI	ZO	set-jul	nov-ago	jun-ago	ago-out	ago-jan	set-fev
<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	5	P	AN	mar, jun- jul; set-out	jun, ago- abr	nov-dez	nov-jan	jan-abr	jan-jun
MIMOSACEAE									
<i>Inga edulis</i> Mart.	5	SI	AU	contínuo	contínuo	out-jan	nov-fev	jun-jul	jun, set
<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze	5	P	AU	ago-fev	jun-set	fev-mar	fev-mar	mar-mai	mar-jun
MORACEAE									
<i>Ficus inspida</i> Willd.	5	ST	ZO	nov-jun	set-mar	jan-fev, abr-mai	jan-fev, abr-mai	jan; mar- mai	mar-abr; jun
MYRSINACEAE									
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw) R. Br. ex Roem & Schult.	5	SI	ZO	jan-set, nov	dez-jun, ago	abr-mai, dez	abr-mai	mai-jun	jun
MYRTACEAE									
<i>Calycorectes australis</i> Legrand	6	ST	ZO	contínuo	set-nov	dez-mar	dez-abr	fev- jun	mar-jun
<i>Marlierea obscura</i> Berg	8	ST	ZO	nov-jan; abr, set	-	jan	fev-mar	mai-jul	jun-jul
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	5	P	ZO	out-jul	abr-jun, ago-set	-	-	-	-

Tabela 1. Continuação

FAMÍLIA / Espécie	n	CS	SD	Mudança foliar		Floração		Frutificação	
				Brotação	Queda	Botões	Flores	Imaturos	Maduros
<i>Bathysa meridionalis</i> Smith & Downs	6	ST	AN	set-mar	ago-mar	out, dez- fev; abr	out-abr	nov, jan- mar, mai- jun	dez-jun
SAPINDACEAE									
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	6	ST	ZO	out-ago	jul-dez	abr-jul, out	abr-jul; out	jul-set	ago-nov
SAPOTACEAE									
<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	4	ST	ZO	contínuo	-	dez-mar	dez-mar	fev-mai	mar-mai
VERBENACEAE									
<i>Cytharexylum myrianthum</i> Cham.	5	P	ZO	set - dez; mar	abr-nov	nov-jan	nov-dez; fev	dez-jan	dez-abr, jun
VOCHYSIACEAE									
<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	5	SI	AN	contínuo	contínuo	dez	dez	-	-