

# UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



**Rafael Carvalho da Costa**

**Distribuição espacial e relações alométricas de espécies de  
Vochysiaceae em fragmentos de cerrado no município de Itirapina,  
São Paulo.**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
Rafael Carvalho da Costa  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese a ser apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual de  
Campinas como parte dos requisitos  
para obtenção do Título de Mestre em  
Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

**Campinas  
2006**

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

C823d	<p>Costa, Rafael Carvalho da Distribuição espacial e relações alométricas de espécies de Vochysiaceae em fragmentos de cerrado no município de Itirapina, São Paulo / Rafael Carvalho da Costa. – Campinas, SP: [s.n.], 2006.</p> <p>Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1.Alometria. 2.Cerrado. 3.Padrão espacial. I. Santos, Flavio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p> <p>Amr/ib</p>
-------	---

**Título em inglês:** Spatial pattern and allometry of Vochysiaceae species on fragments of cerrado vegetation, Itirapina, São Paulo, Brazil

**Palavras-chave em inglês:** Allometry, Savanna, Spatial pattern, Vochysiaceae

**Área de concentração:** Ecologia.

**Titulação:** Mestre em Ecologia

**Banca examinadora:** Flavio Antonio Maës dos Santos, Kikyo Yamamoto, Tereza Cristina Souza Spósito

**Data da defesa:** 21/12/2006.

**Programa de Pós-Graduação:** Biologia Vegetal

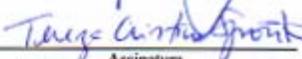
Local e data da defesa: Campinas, 21 de dezembro de 2006

**BANCA EXAMINADORA**

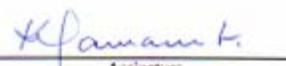
Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (Orientador)

  
Assinatura

Dra. Tereza Cristina Souza Spósito

  
Assinatura

Profa. Dra . Kikyo Yamamoto

  
Assinatura

Dra. Luciana Ferreira Alves (suplente)

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Prof. Dr. Joao Semir (suplente)

\_\_\_\_\_  
Assinatura

## Agradecimentos

À Aninha, minha querida companheira, que esteve presente em todas as fases dessa jornada, me apoiando com amor e disposição de forma fundamental.

Aos meus pais, Ivan e Marli , e minhas irmãs, Gabí e Dani, que mesmo à distância, me dão força e apoio sempre.

Ao Prof. Flávio A.M. Santos pela orientação sempre atenciosa, valiosos ensinamentos e pela oportunidade de estudar e aprender numa universidade como a UNICAMP.

Às doutoras Kikyo Yamamoto e Tereza Cristina Souza Spósito pela gentileza em participar da banca de defesa com valiosas sugestões e comentários sobre a tese.

Aos professores do departamento de botânica da UNICAMP pelos importantes ensinamentos tanto nas disciplinas ministradas, quanto em conversas informais.

Ao CNPq e CAPES pelas bolsas concedidas.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino Pesquisa e Extensão da Universidade Estadual de Campinas – FAEPEX pelo auxílio-pesquisa concedido.

Ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo pela autorização para realização dos trabalhos de campo na Estação Ecológica e Experimental de Itirapina.

Aos proprietários e responsáveis pelas áreas particulares onde foram efetuadas coletas de dados.

Aos ajudantes que deram uma força fundamental para a realização dos trabalhos de campo: Aninha, Geoge Leandro (Porcão), Poliana.

Aos amigos que cederam caronas durante os trabalhos de campo em Itirapina: Alexander, Jane e Sylene.

À comunidade cearense em Campinas, especialmente os amigos Porcão, Dani, Mário, Aninha, Cris e Ita pela cumplicidade que nos faz sentir um pouco menos distantes de casa!

À todos os amigos do departamento de botânica, principalmente do laboratório de Ecologia, pela amizade, companheirismo e pelos papos sempre enriquecedores.

À todos os funcionários do departamento de botânica e da secretaria de pós-graduação do IB pela atenção e apoio sempre que necessários.

Por fim, à todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização desse trabalho.

## Índice

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução Geral .....	3
Referências Bibliográficas .....	4
Capítulo 1: Relações alométricas entre altura e diâmetro de espécies arbóreas em fragmentos de cerrado, Itirapina, São Paulo.	
Resumo .....	6
Introdução .....	7
Material e métodos .....	9
Resultados .....	12
Discussão .....	14
Referências Bibliográficas .....	17
Capítulo 2: Distribuição espacial de duas espécies de Vochysiaceae em fragmentos de cerrado, no município de Itirapina, São Paulo.	
Resumo .....	28
Introdução .....	29
Material e métodos .....	32
Resultados .....	34
Discussão .....	36
Referências Bibliográficas .....	40
Considerações Finais .....	52

**Resumo.** O domínio dos cerrados compreende uma grande variação de tipos vegetacionais, com fisionomias indo de campestres a florestais. Estas diferenças estão relacionadas a vários fatores ecológicos que podem ter influência em aspectos de populações vegetais como relações alométricas e padrão espacial. Comparações desses aspectos entre espécies são importantes na distinção entre diferentes estratégias de espécies do cerrado que as permitam ocupar tipos diferentes de habitats. Nesse sentido, este estudo analisou variações em 1) relações alométricas entre altura e diâmetro e 2) padrão espacial de espécies de Vochysiaceae, em fragmentos de cerrado de diferentes fisionomias. As espécies comparadas entre fragmentos, *Qualea grandiflora* Mart. e *Vochysia tucanorum* Mart, diferiram em plasticidade da relação entre altura e diâmetro entre fragmentos: *Q. grandiflora* apresentou diferenças de forma e *V. tucanorum* diferenças de tamanho. A variação de *Q. grandiflora* parece não ser resposta ao estresse causado pelo vento, pois as diferenças encontradas não corresponderam às ocorrências dos indivíduos em fisionomias abertas ou fechadas. As variações de *V. tucanorum* sugerem um efeito do estresse causado pelo vento, mas não foram possíveis comparações independentes dos fatores fogo e vento entre fragmentos. Comparações de espécies de Vochysiaceae com uma espécie externa ao grupo, no mesmo fragmento, indicam tendência filogenética da variação de forma no nível genérico (*Qualea* x *Vochysia*). Por outro lado, semelhanças entre *Q. grandiflora* e *Eriotheca gracilipes* (K.Schum.) A.Robyns indicam convergência relacionada à ação de fatores ecológicos, como distúrbios, por exemplo. Quanto aos padrões espaciais, *Q. grandiflora* e *V. tucanorum* diferiram nas escalas estudadas: entre e no interior de fragmentos. Na escala ampla, os padrões parecem consistentes com informações da literatura sobre o habitat preferencial das espécies. Na escala restrita, os padrões de classes de tamanho sugerem diferenças entre as espécies nos processos determinantes dos padrões espaciais. *Q. grandiflora*, cujos padrões foram aleatórios na menor classe de tamanho e passaram a agregados nas demais, teria padrões determinados por condições específicas ao estabelecimento de indivíduos em classes de tamanho maiores. Tais condições estariam estruturadas no espaço. *V.tucanorum* teve uma diminuição de agregação nas classes maiores indicando a ação de algum fator de mortalidade dependente de densidade. Os resultados indicam diferenças importantes entre as espécies de cerrado estudadas no que diz respeito à plasticidade de forma e padrão espacial, tais resultados podem representar tendências para espécies arbóreas do cerrado de uma maneira geral. No entanto, estudos com um número maior de espécies incluindo um número maior de fisionomias são necessários para propor generalizações mais seguras.

**Abstract.** The Brazilian savannas, known as cerrado, comprises a wide range of physiognomies, from grasslands to forests. This physiognomic variation is probably related to changes in a number of ecological factors that can influence features of plant populations as plant form and spatial pattern. Comparisons among species are important to identify distinct strategies that enable cerrado plants to occupy different kinds of habitats. Following this approach, this study compared height x diameter allometric relationship and spatial pattern among populations of cerrado tree species of Vochysiaceae in fragments of different physiognomies. The relationship between height and diameter of two studied species was compared among fragments. *Qualea grandiflora* Mart. and *Vochysia tucanorum* Mart. shown different trends, the first had variable allometric coefficients and the second had differences only in allometric constants. For *Q. grandiflora*, variation of allometric coefficients does not seem to be related to wind stress since the estimated parameters do not correspond to differences between closed and open physiognomies. Variation of allometric constants for *V. tucanorum* suggests differences related to wind stress but we weren't able to make independent comparisons of open x closed and fire x protected fragments for this species. We compared the allometries of close and distant related sympatric species searching evidence for a phylogenetic effect. We found differences among *Vochysia* x *Qualea* as evidence for such effect. However, we have not found statistical differences among *Q. grandiflora* and *Eriotheca gracilipes* (K.Schum.) A.Robyns, a species used as a taxonomic control. This finding evinces form convergence among cerrado tree species, probably due to ecological factors like disturbance. *Q. grandiflora* and *V. tucanorum* also differed when compared in a two-scale spatial pattern study considering four cerrado fragments with different physiognomies. The species' differences in large scale (considering density patterns among fragments) were consistent with literature information on preferential habitat of each one. *V. tucanorum* was more aggregated than *Q. grandiflora* being restricted to a fire protected fragment of closed physiognomy. In local scale (spatial patterns of five soil level diameter classes-SLD in plots of 50 x 200 m), differences among species were they co-occurred suggest distinct process acting upon different stages of plant development structuring their populations. The first size class (SLD < 5cm) of *Q. grandiflora* had a change from random spatial pattern to aggregated in larger SLD classes. A space-structured factor can be responsible for higher recruitment chances only in certain places promoting the observed change from random to aggregated pattern in larger SLD classes of *Q. grandiflora*. *V. tucanorum* had a change from aggregated to random pattern with SLD class what can be a consequence of density dependent process related to competition or natural enemies. Our findings points out to the importance of differences among cerrado tree species concerning plant form and spatial pattern. However, studies including more species and cerrado physiognomies are required to make generalizations concerning the trends found here.

## **Introdução Geral**

O Cerrado brasileiro ocupa uma área de cerca de 2000000 Km<sup>2</sup>, o que corresponde a 23 % do território nacional, sendo o segundo maior bioma em extensão do país (Ratter et al 1997). Nesse domínio há o predomínio de vegetação savânica, que caracteriza o bioma de maneira geral (Ribeiro & Walter 1998). No entanto, existe uma grande variação fisionômica, caracterizada pela ocorrência de um amplo espectro de formações vegetais, indo de campestres até florestais, cada uma incluindo vários tipos fisionômicos (Ribeiro & Walter 1998). A ocorrência de diferentes fisionomias tem sido associada a uma série de fatores incluindo clima, ocorrência de distúrbios (principalmente fogo), níveis de umidade, nutrientes e elementos tóxicos no solo (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

Para lidar com as variações desses fatores as espécies de plantas do cerrado apresentam uma série de adaptações morfológicas e fisiológicas (Rizzini 1979). Conforme o ambiente onde estejam presentes, espécies possuidoras de conjuntos distintos de adaptações podem responder diferencialmente às variações nos fatores citados acima (Hoffman 1996, Gignoux et al 1997). Como resultado, podem haver variações em aspectos populacionais conforme as características do ambiente e as espécies em questão. Tais variações podem ser exploradas através de estudos comparativos de espécies em diferentes ambientes, o que pode ser um passo inicial indicando diferenças em termos de história de vida entre espécies. Nesse contexto, o estudo de variações nas relações alométricas e nos padrões espaciais são ferramentas importantes. Variações em relações alométricas entre medidas de tamanho podem indicar tanto plasticidade de espécies diante de variações ambientais (Holbrook & Putz 1989) quanto diferenças entre espécies na forma de lidar com tais variações (Niklas 1992). Diferenças no padrão espacial podem indicar formas distintas nas quais populações de cada espécie são influenciadas pelo ambiente onde está presente (Harper 1977). Essa distinção entre padrões espaciais pode ser notada tanto em escalas amplas, implicando em variações de abundância e distribuição geográfica das espécies (Bullock et al 2000, Simon & Hay 2003); quanto em diferenças entre os padrões espaciais de populações co-habitantes (Sternner et al 1986, Hubbel & Foster 1986, Skarpe 1991, He et al 1997) sendo importante comparar padrões em escalas diferentes para se conhecer o quanto processos atuando em determinada escala influenciam outras (Levin 1992).

Conhecer as respostas das espécies às variações nos fatores mencionados acima tem importância no entendimento de processos populacionais e variações de diversidade. Considerando a importância de sua biodiversidade e o alto nível de ameaça do bioma Cerrado

num contexto mundial (Myers et al 2000), tal conhecimento é fundamental considerando a necessidade de informações para ações de conservação e recuperação. Alguns dados demonstram a necessidade desse tipo de ação. No Brasil a expansão das atividades agrícolas, principalmente da cultura da soja, da pecuária e da produção de carvão, tem sido responsável pela remoção da cobertura vegetal original, estimando-se que hoje já tenha alcançado mais de 35 % da cobertura original do Bioma (Ratter et al 1997). No estado de São Paulo, atualmente restam apenas cerca de um por cento da área inicial ocupada pelo cerrado (Secretaria de Estado do Meio Ambiente - São Paulo, 2002).

Neste estudo, são analisadas variações de relações alométricas e estrutura espacial de populações de espécies lenhosas dentro e entre fragmentos de cerrado com diferentes fisionomias. Escolhemos estudar espécies da família Vochysiaceae, que apesar de não estar entre as mais ricas do bioma é indicada como elemento florístico importante, principalmente pela abundância de suas espécies em várias fisionomias do Cerrado (Barbosa 1999, Oliveira-Filho & Ratter 2002). Os temas são abordados em capítulos distintos: 1) Relações alométricas entre altura e diâmetro de espécies arbóreas em fragmentos de cerrado, Itirapina, São Paulo e 2) Distribuição espacial de duas espécies de Vochysiaceae em fragmentos de cerrado, no município de Itirapina, São Paulo. Cada um busca responder questões específicas e contribuem para o conhecimento de como populações de espécies arbóreas do cerrado respondem às variações ambientais e de como essas respostas podem ser diferentes entre espécies.

### **Referências Bibliográficas**

- Barbosa, A.R. 1999. As espécies do gênero *Vochysia* Aubl. (Vochysiaceae) no estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Bullock, J.M., Edwards, R.J., Carey, P.D. & Rose, R.J. 2000. Geographical separation of two *Ulex* species at three spatial scales: does competition limit species' ranges? *Ecography* 23: 257-271.
- Gignoux, J., Clobert, J. & Menaut, J.C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110: 576-583.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London.
- He, FL; Legendre, P; LaFrankie, JV. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.

- Hoffmann, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- Holbrook, N.M. & Putz, F.E. 1989. Influence of neighbors on tree form - effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany* 76: 1740-1749.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B., 1986, Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tree conservation. In: M. E. Soulé (ed.), *Conservation biology, the science of scarcity and diversity*, Sinauer Press, Massachusetts, pp. 205-231.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Niklas KJ. 1992. *Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press.
- Oliveira Filho, A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis, (eds.). *The cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- Ratter, J.A., J.F. Ribeiro & S. Bridgewater. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In S.M. Sano, S.P. Almeida. Eds. *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina.
- Rizzini, C. T., 1979. *Tratado de fitogeografia do Brasil. Aspectos sociológicos e florísticos. II*. HUCITEC/EDUSP. São Paulo. 374 p.
- Secretaria de Estado do Meio Ambiente - São Paulo. 2002. *Agenda 21 em São Paulo 1992-2002*. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo.
- Simon, M.F. & Hay, J.D. 2003. Comparison of a common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315-326.
- Skarpe, C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2: 565-572.
- Sterner, R.W., Ribic, C.A. & Schatz, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.

## CAPÍTULO 1: RELAÇÕES ALOMÉTRICAS ENTRE ALTURA E DIÂMETRO DE ESPÉCIES ÁRBÓREAS EM FRAGMENTOS DE CERRADO, ITIRAPINA, SÃO PAULO.

**Resumo.** Relações alométricas de árvores são pouco estudadas em ambientes tropicais não florestais. Neste estudo, avaliaram-se as relações altura x diâmetro de espécies arbóreas do cerrado buscando responder questões relacionadas à plasticidade e convergência relacionada à filogenia. Foram estudadas duas espécies de Vochysiaceae (*Qualea grandiflora*, *Vochysia tucanorum*) em diferentes fisionomias de cerrado com o objetivo de verificar a plasticidade nas relações alométricas. Para verificar possíveis convergências relacionadas à filogenia, foram estudadas três espécies de Vochysiaceae (*Q. grandiflora*, *V. tucanorum* e *V. cinnamomea*) e uma espécie sem parentesco próximo, (*Eriotheca gracilipes*) na mesma fisionomia. Os coeficientes alométricos (**b**) de todas as espécies em todos os fragmentos foram em geral baixos (0,8662–1,3412), correspondendo a formas de troncos mais susceptíveis ao tombamento. Entretanto, os maiores indivíduos mantiveram margens de segurança altas em relação ao limite de tombamento elástico. As duas espécies de Vochysiaceae diferiram em plasticidade entre fragmentos, sendo que *Q. grandiflora* apresentou diferenças de forma (valores de **b**'s variáveis) e *V. tucanorum* diferenças de tamanho (variações nas constantes, **a**). *Q. grandiflora* parece não responder ao estresse causado pelo vento com variações em **b**, pois as diferenças encontradas não corresponderam às ocorrências dos indivíduos em fisionomias abertas ou fechadas. Variações em **a** para *V. tucanorum* sugerem um efeito do estresse causado pelo vento, mas as fisionomias estudadas não permitem comparações independentes de fogo e vento. Em adição às diferenças de plasticidade, comparações no mesmo fragmento indicam tendência filogenética de variação de **b** no nível genérico (*Qualea* x *Vochysia*). Por outro lado, semelhanças entre *Q. grandiflora* e *E. gracilipes* indicam convergência relacionada à ação de fatores ecológicos, possivelmente o fogo.

**Palavras-chave:** Alometria, cerrado, savanas, Vochysiaceae.

## Introdução

As formas de troncos exibidas por plantas de hábito arbóreo podem ser entendidas como soluções para lidar com as necessidades conflitantes de elevar os órgãos reprodutivos e fotossintetizantes e resistir ao estresse causado pelo próprio peso e pelo vento (Niklas 1992). Dentre vários aspectos relacionados à forma de troncos, a relação alométrica entre altura e diâmetro é uma das mais estudadas. Essas relações têm sido avaliadas com base em três modelos que estabelecem relações de proporcionalidade prevendo expoentes que correspondem à inclinação, ou coeficiente alométrico, de linhas de regressão da altura x diâmetro: similaridade elástica ( $h \propto D^{2/3}$ ), de estresse ( $h \propto D^{1/2}$ ) e geométrica ( $h \propto D^1$ ) (MacMahon 1973, 1975, MacMahon & Kronauer 1976). Os dois primeiros são derivados de fórmulas de engenharia e prevêm a forma de uma coluna (relação entre altura e diâmetro) suficiente para evitar sua quebra ou tombamento devido ao estresse causado pelo próprio peso (similaridade elástica) ou pelo vento (similaridade de estresse). O terceiro é derivado simplesmente da relação dimensional entre altura e diâmetro (MacMahon & Kronauer 1976, Niklas 1994). A similaridade geométrica prevê maiores aumentos proporcionais de alturas em relação a aumentos de diâmetros do que a similaridade elástica, que prevê o mesmo em relação à similaridade de estresse. MacMahon (1973) propôs, com base em dados de 576 espécies, que a manutenção de uma margem de segurança constante em relação ao limite de tombamento elástico seria o princípio por trás da construção da maioria, senão de todas as árvores. Desse modo, as relações entre altura e diâmetro seguiriam a relação:  $h \propto D^{2/3}$ . No entanto, Niklas (1993) reavaliou estatisticamente um subconjunto de 480 espécies a partir da mesma fonte utilizada por MacMahon e encontrou que nenhum dos modelos descreveu a relação entre diâmetro e altura de todo o conjunto de dados. Desse modo, os modelos podem ser encarados apenas como referenciais indicando variações na forma de troncos adequadas a diferentes tipos de estresse.

De fato, além de não seguirem um único modelo, as relações entre altura e diâmetro podem variar tanto em nível inter quanto intra-específico, sendo o estudo dessas variações importante no entendimento de questões relacionadas à biomecânica, ecologia e evolução (Niklas et al 2006). No nível intra-específico, as relações alométricas podem variar conforme respostas fisiológicas de indivíduos a diferentes condições ecológicas, conferindo plasticidade a uma dada espécie (Holbrook & Putz 1989). No nível interespecífico, existem duas tendências de variação na relação alométrica entre altura e diâmetro. Na primeira, pressupõe-

se que efeitos filogenéticos tenham importância nas variações de relações alométricas entre altura e diâmetro. Assim, as diferenças seriam maiores entre espécies sem parentesco próximo (Niklas 1993, 1994). Por outro lado, é possível que diferenças ou semelhanças nas relações alométricas sejam resultado de divergência ou convergência adaptativa de espécies com diferentes níveis de afinidade filogenética (Thomas 1996, Yamada et al 2000, 2006).

Em ambientes tropicais, as relações alométricas entre altura e diâmetro têm sido estudadas principalmente em florestas. Nesses casos, existem evidências de que as semelhanças entre espécies são determinadas principalmente por convergência adaptativa resultando em grupos de espécies similares em termos de estágio sucessional (Claussen & Maycock 1995) e estatura (O'Brien et al 1995, Bohlman & O'Brien 2006), o que indica haver pouca restrição filogenética às variações nas relações alométricas entre espécies. Alguns estudos indicam que mesmo espécies co-habitantes de mesmos gêneros e famílias diferem em relações alométricas (Thomas 1996, Yamada et al 2000, 2006). Comparações de populações de uma mesma espécie em diferentes ambientes são mais incomuns em florestas tropicais. Coomes & Grubb (1998), estudando 12 espécies tropicais em ambientes de clareira e interior da floresta, encontraram pouca dependência das relações entre diâmetro e altura às condições de luminosidade. É possível que estudos com mais espécies de florestas tropicais revelem padrões de plasticidade nas formas de troncos. Espécies de florestas temperadas podem ter plasticidade conforme as condições do ambiente (Dean & Long 1986, Holbrook & Putz 1989), e não há razão *a priori* indicando que o mesmo não aconteça em florestas tropicais.

Ao se considerar ambientes não florestais, um número menor de estudos aborda variações nas relações alométricas entre altura e diâmetro e fatores relacionados a essas variações. Em savanas, tem sido demonstrado que histórias de vida representando diferentes estratégias de resistência ao fogo podem corresponder a variações nas formas de tronco entre espécies (Gignoux et al 1997). Além disso, é possível que uma determinada espécie tenha plasticidade conforme fatores como fogo e atividade de herbívoros (Archibald & Bond 2003), implicando em troncos com formas diferentes em ambientes onde haja variação desses fatores. Assim, um número maior de estudos é necessário para esclarecer questões relacionadas à plasticidade de espécies em relação às formas de troncos e a importância de restrições filogenéticas versus convergência adaptativa nas variações de relações alométricas entre espécies de ambientes tropicais não florestais.

Neste estudo, esses níveis de variação são explorados no contexto do cerrado. São avaliadas as relações alométricas entre altura e diâmetro de árvores considerando tanto

variações de uma dada espécie entre ambientes diferentes, quanto variações entre espécies em um mesmo ambiente. Busca-se responder questões relacionadas à plasticidade nas relações entre altura e diâmetro de espécies em diferentes fisionomias de cerrado e possíveis semelhanças entre espécies, dada a proximidade filogenética. Baseando-se nos referenciais estabelecidos pelos modelos de relações entre altura e diâmetro, e caso as espécies estudadas tenham plasticidade nessas relações, espera-se que em áreas de fisionomias abertas haja um maior estresse causado pelo vento e como resposta, os coeficientes alométricos se aproximariam ao previsto pelo modelo de similaridade de estresse. Entre espécies, caso haja relações entre os coeficientes alométricos e a filogenia, espera-se que em um mesmo ambiente, espécies mais próximas filogeneticamente (de uma mesma família) tenham coeficientes mais semelhantes entre si do que quando comparadas a espécies de parentesco distante. Mais especificamente, procura-se responder as seguintes questões:

- 1) Diferentes populações de uma mesma espécie apresentam diferentes relações alométricas relacionadas a diferentes características do ambiente?
- 2) Espécies de uma mesma família apresentam variações nas relações alométricas semelhantes entre ambientes?
- 3) Em um mesmo ambiente, espécies de uma mesma família tendem a ter relações entre altura e diâmetro mais semelhantes em comparação a espécies de parentesco distante?

## **Material e métodos**

Área de estudo. O estudo foi realizado no município de Itirapina, São Paulo (22° 15' S e 47° 48' W). A altitude no município varia em torno de 760m. O clima é do tipo Cwa de Köppen, tropical de altitude com inverno seco e verão quente e chuvoso, com precipitação média anual de 1450,1mm e temperatura média de 21°C (CEPAGRI/UNICAMP 2006). De acordo com a nomenclatura do sistema brasileiro de classificação de solos (EMBRAPA 1999), os solos ocorrentes na área podem ser classificados como Neossolos Quartzarênicos e Latossolos. Os fragmentos de vegetação natural no município variam de formações florestais a savânicas (Giannotti 1988). A coleta de dados foi realizada em fragmentos localizados em áreas da Estação Ecológica e Experimental do Instituto Florestal do estado de São Paulo, e áreas particulares próximas, ao longo do ano de 2005 (tabela 1). De acordo com a classificação proposta por Ribeiro e Walter (1998), os fragmentos estudados podem ser considerados como mata de galeria e cerrado sentido restrito. No último caso, os fragmentos estudados podem ser

subdivididos em cerrado ralo, cerrado típico, cerrado denso. A seqüência corresponde a fisionomias de vegetação variando de abertas a florestais. Os fragmentos foram escolhidos buscando estabelecer um gradiente de fisionomias onde houvessem diferenças no estresse causado pelo vento.

Espécies estudadas. Buscando responder as questões relativas à plasticidade de relações alométricas entre fragmentos e possíveis semelhanças entre espécies dada a proximidade filogenética, foi escolhido um grupo que incluiu espécies de uma mesma família cujas características morfológicas permitissem o reconhecimento de indivíduos jovens em estado vegetativo. Além disso, procurou-se escolher espécies que ocorressem tanto em fragmentos abertos quanto em fragmentos florestais. As espécies escolhidas pertencem à família Vochysiaceae (ordem Myrtales) e a dois gêneros (*Qualea grandiflora* Mart., *Vochysia tucanorum* Mart. e *Vochysia cinnamomea* Pohl.). Incluiu-se ainda uma espécie pertencente à ordem Malvales, *Eriotheca gracilipes* (K.Schum.) A.Robyns. (Malvaceae), como grupo externo para comparação. Com base no APG II (2003), essa espécie foi escolhida por pertencer a uma ordem com relação filogenética distante de Myrtales.

Coleta de dados. A localização e as características dos fragmentos onde os indivíduos das diferentes espécies foram medidos encontram-se na tabela 1. Diferenças nas relações alométricas entre fragmentos foram avaliadas para *Q. grandiflora* e *V. tucanorum*. Nem sempre as duas espécies foram encontradas no mesmo fragmento (tabela 1). As relações alométricas entre espécies (*Q. grandiflora*, *V. tucanorum*, *V. cinnamomea*, *E. gracilipes*) foram avaliadas em um dos fragmentos de cerrado ralo (Estação Ecológica –EE), único onde foram encontrados indivíduos de todas as espécies em quantidade adequada (por volta de 30 indivíduos). Indivíduos infestados por lianas ou que tiveram algum sinal de rebrota proporcionada por danos causados à copa (queda de árvores, influência de lianas, etc.) foram desconsiderados.

Foram tomadas medidas de diâmetro no nível do solo (D) em centímetros e altura total (h) em metros. Em geral, estudos de relações alométricas em árvores de florestas tropicais utilizam medidas de diâmetro tomadas a uma determinada altura do solo. Isso evita medidas imprecisas no ponto de expansão do sistema radicular, principalmente em espécies que apresentam raízes-escora (King 1981, Dean & Long 1986). Optamos por medir o diâmetro no nível do solo, em virtude da observação de que as espécies de cerrado apresentam muitos indivíduos com ramificações em pontos próximos ao solo, abaixo da altura comumente usada para medidas em florestas tropicais (1,3 m). Além disso, a medida no nível do solo é a

dimensão considerada nos modelos de estabilidade mecânica derivados de formulas de engenharia (MacMahon 1973, 1975, MacMahon & Kronauer 1976). Tal medida é levada em conta nesses modelos, pois representa o ponto de atuação da força peso e dos momentos gerados por forças laterais sobre o sistema aéreo como um todo (Niklas 2006). As alturas totais foram definidas como a distância do ponto de enraizamento da planta no solo até a extremidade do seu ramo mais alto. As medidas de altura foram tomadas de forma direta, utilizando fita métrica, em indivíduos até dois metros de altura, e estimadas com clinômetro para os indivíduos maiores.

Análise de dados. As relações alométricas entre as variáveis aqui estudadas foram descritas ajustando linhas de regressão modelo I ou de quadrados mínimos (“least squares” ou LS) entre as variáveis altura (h) e diâmetro (D) transformadas através de logaritmo na base dez com alturas consideradas como abscissas e diâmetros como ordenadas. O ajuste das linhas e estimativa dos parâmetros **b** – coeficiente alométrico (inclinação) e **a** – constante alométrica (intercepto) foi feito utilizando-se o programa SYSTAT versão 10.2. O uso do modelo I não é considerado adequado para ajustar linhas de regressão a duas variáveis sujeitas a variação natural e erros de medida (Sokal & Rohlf 1981, Niklas 1994), como é o caso aqui. No entanto, utilizamos esse modelo devido à disponibilidade de testes para comparações entre linhas (Sokal & Rohlf 1981) e devido aos altos valores do coeficiente de determinação, que fazem com que haja uma convergência entre os resultados usando o modelo I e o modelo II de regressão.

Com a variável diâmetro atribuída ao eixo das ordenadas, os coeficientes alométricos correspondentes aos modelos de relações entre altura e diâmetro assumem os valores:  $b=1$  geométrico,  $b=1,5$  similaridade elástica e  $b=2$  similaridade de estresse. Os coeficientes alométricos obtidos empiricamente foram comparados aos modelos através de teste t (Zar 1999). A significância das linhas de regressão foi testada através de análise de variância (ANOVA) sob a hipótese nula de que o coeficiente alométrico é zero (Sokal & Rohlf 1981). A qualidade do ajuste das retas de regressão foi expressa através do coeficiente de determinação ( $r^2$ ) que indica, numa escala de zero a um, quanto da variável dependente é explicada pela variável independente de acordo com o modelo linear (Vieira 2003).

Foram calculados também os limites teóricos de tombamento previstos pelo modelo de similaridade elástica, com base na fórmula de Greenhill (MacMahon 1973):

$$L_{\text{crit}} = C(E/\rho)^{1/3} D^{2/3},$$

onde  $L_{crit}$  é a altura crítica para o tombamento,  $C$  é uma constante de proporcionalidade,  $E$  é o módulo de elasticidade de Young,  $\rho$  é a densidade da madeira e  $D$  o diâmetro. As medidas de  $E$  e  $\rho$  não foram obtidas, pois envolvem métodos destrutivos inadequados de serem empregados, considerando que os dados foram coletados em unidades de conservação. De acordo com Niklas (1993),  $E/\rho \approx$  constante para madeiras de gimnospermas e dicotiledôneas arbóreas. Assim, a razão entre  $E$  e  $\rho$  foi tida como semelhante entre espécies. Utilizamos os valores de  $C$ ,  $E$  e  $\rho$  utilizados por MacMahon (1973) e os cálculos foram efetuados em termos de diâmetro crítico para o tombamento:

$$D_{crit} = 0,109h^{1,5},$$

com alturas expressas em metros e diâmetros em centímetros. Tais limites foram representados graficamente junto a cada reta ajustada. Foi calculado para cada altura o fator de segurança, que se constitui na razão entre a altura crítica ( $h_{max}$ ) e a altura observada ( $h$ ). A altura crítica corresponde ao comprimento crítico ( $L_{crit}$ ) obtido pela fórmula representada acima. O fator de segurança foi representado graficamente em função do diâmetro observado ( $D$ ) em gráficos de dispersão.

As linhas de regressão de espécies entre fragmentos e entre espécies num mesmo fragmento foram comparadas através de análise de covariância de acordo com o esquema proposto por Zar (1999), utilizando o programa ANCOVA 3.3 de autoria de Flavio A.M. Santos (Departamento de Botânica, UNICAMP). Primeiramente, foi testada a hipótese de homogeneidade entre os coeficientes alométricos ( $P > 0,05$ ). Rejeitar tal hipótese indica que pelo menos um par de coeficientes é diferente. Nesse caso, utilizou-se o teste de comparações múltiplas de Scheffé para verificar diferenças entre pares de inclinações (Zar 1999). No caso de coeficientes iguais, calculou-se um valor comum e testaram-se diferenças entre as constantes alométricas. Sempre que a hipótese de igualdade foi refutada, utilizou-se o teste de comparações de Scheffé para verificar diferenças entre pares de constantes alométricas.

## Resultados

Todas as linhas de regressão (figuras 1 e 2, tabela 2) foram altamente significativas (ANOVA,  $P < 0,01$ ) e os coeficientes de determinação indicaram um bom ajuste das retas, variando de 0,702 para *V. tucanorum* no fragmento de mata de galeria (MG) a 0,935 para *Q. grandiflora* em uma das áreas de campo cerrado (ES) (tabela 2).

Em nove das quatorze linhas ajustadas, os coeficientes alométricos não diferiram daquele previsto pelo modelo de similaridade geométrica (Figura 3). Em um dos casos, o coeficiente também não diferiu do previsto pelo modelo de similaridade elástica. Nos outros casos, todos os coeficientes alométricos obtidos foram significativamente diferentes dos previstos pelos três modelos (teste t,  $P < 0,05$ ), se aproximando do modelo de similaridade geométrica, com exceção de *Q. grandiflora* numa das áreas de cerrado ralo (ES), que se aproximou da similaridade elástica.

Para todas as espécies em todas as áreas, os indivíduos maiores estiveram mais próximos do limite de tombamento (figuras 1 e 2). Tal tendência pode ser observada pela variação do fator de segurança para *Q. grandiflora* e *V. tucanorum* ( $h_{max}/h$ ) em diferentes diâmetros (figuras 4 e 5). O padrão observado, independente das fisionomias, foi a diminuição da diferença entre a altura dos indivíduos e a altura crítica ( $h_{max}$ ) até diâmetros por volta de cinco cm. Em diâmetros maiores, essa diferença permaneceu mais ou menos constante, de modo que mesmo as árvores maiores mantiveram uma boa margem de segurança em relação à altura crítica para o tombamento.

As espécies diferiram em termos de plasticidade nas formas de tronco entre fragmentos de cerrado com diferentes fisionomias. *Q. grandiflora* apresentou variações nos coeficientes alométricos entre fragmentos (ANCOVA;  $F_{6,616} = 11,852$ ;  $P < 0,001$ ). Esperava-se que essa variação correspondesse a uma tendência de coeficientes aproximados ao modelo de similaridade de estresse em áreas abertas (cerrado ralo). Diferentemente do esperado, os coeficientes não variaram conforme a fisionomia geral dos fragmentos estudados. Houve semelhanças entre fisionomias abertas e florestais como cerrado ralo x denso (EE x V1 e V3 – tabela 2) e diferenças entre fisionomias semelhantes (cerrado ralo EE x ES - tabela 2). *V. tucanorum*, por outro lado, não apresentou variações nos coeficientes alométricos entre fragmentos (ANCOVA;  $F_{s(4,255)} = 1,116$ ;  $P > 0,05$ ) tendo um b comum calculado de 1,0586, próximo ao modelo geométrico. As constantes alométricas diferiram (ANCOVA  $F_{4,460} = 6,156$ ;  $P < 0,001$ ), com uma tendência de valores maiores na seqüência mata de galeria (MG) – cerrado denso (V1,V2,V3) – cerrado ralo (EE), não sendo possível identificar quais pares diferiram pelo teste de Scheffé (tabela 2).

As espécies comparadas no mesmo fragmento (Estação Ecológica - cerrado ralo) apresentaram coeficientes alométricos das relações entre diâmetro e altura diferentes (ANCOVA;  $F_{3,170} = 2,948$ ;  $P = 0,034$ ). No entanto, o teste de Scheffé não foi sensível para identificar as diferenças. Verificando as diferenças entre pares de coeficientes calculadas pelo

teste de Scheffé, observa-se que as espécies de Vochysiaceae estudadas não são descritas por um único coeficiente alométrico (tabela 3). Parece haver alguma tendência de semelhança em nível de gênero na mesma família, sendo que as maiores diferenças entre pares de espécies ocorreram entre espécies de gêneros diferentes, *Qualea* x *Vochysia*, e as menores diferenças ocorreram entre espécies de *Vochysia*. Por outro lado *Q. grandiflora* teve coeficientes mais próximos de *E. gracilipes* do que das demais espécies da mesma família (tabela 3).

## Discussão

A variação dos coeficientes alométricos entre espécies e entre ambientes estudados restringiu-se, em geral, a valores baixos. O modelo geométrico descreveu ou forneceu uma boa aproximação para grande parte das espécies nas diferentes fisionomias estudadas. Em florestas tropicais, a aproximação ao modelo geométrico tem sido associada a taxas altas de crescimento em altura para evitar o sombreamento, aumentando a probabilidade de tombamento (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Claussen & Maycock 1995, Sposito & Santos 2001).

No cerrado, a luz não deve ser um fator limitante, considerando o predomínio de fisionomias savânicas onde há pouca cobertura de copas. Além disso, alguns estudos indicam que as árvores do cerrado têm baixas taxas de crescimento da parte aérea em comparação a espécies florestais (Poggiani 1971, Henriques & Ray 2002, Hoffmann & Franco 2003). As espécies lenhosas do cerrado podem ter menores probabilidades de quebra e tombamento devido também à existência de sistemas subterrâneos bem desenvolvidos e profundos (Rawitscher 1948, Goodland 1971), que atuariam contra-balançando forças de tombamento induzidas pelo atrito do vento com o tronco e copa (Niklas & Spatz 2006). De fato, essa não parece ser uma causa de morte comum para espécies do cerrado. Por exemplo, Hay & Barreto (1988) estudando a mortalidade de *Vochysia tyrsoides* Pohl por quatro anos numa área de cerrado protegido do fogo, observaram que a maioria das árvores permaneceu de pé após a morte, sendo que o tombamento causado pelo vento foi responsável por apenas 15 % das mortes. Assim, para árvores do cerrado, troncos com similaridade geométrica não estariam relacionados à intolerância à sombra, rápido crescimento em altura, e nem a maiores probabilidades de tombamento como para árvores de florestas tropicais.

Um possibilidade para explicar os baixos coeficientes alométricos observados poderia estar relacionada à existência de sistemas subterrâneos profundos e bem desenvolvidos em espécies de cerrado. Em comparação às árvores de florestas, aquelas de cerrado iniciariam o

desenvolvimento do tronco com uma base maior no nível do solo, estabelecida por um sistema subterrâneo comparativamente mais desenvolvido. Ao começar o crescimento aéreo com diâmetros maiores, as árvores de cerrado manteriam margens de segurança altas em relação ao tombamento, mesmo nos maiores tamanhos se comparadas às árvores de florestas. Por conta disso, não haveria uma pressão de seleção para formas de tronco com aumentos desproporcionais de diâmetro em relação à altura, como ocorre em florestas. Isso explicaria os baixos coeficientes alométricos encontrados aqui. Entretanto, estudos com um número maior de espécies são necessários para verificar se os baixos coeficientes alométricos na relação entre altura e diâmetro podem ser ou não uma generalização para espécies de cerrado.

As variações de formas de troncos das espécies estudadas aqui não parecem estar relacionadas a respostas em termos de estabilidade, já que todas apresentaram margens de segurança relativamente altas em relação ao limite de tombamento elástico e não apresentaram variações dos coeficientes alométricos correspondendo à densidade geral das fisionomias estudadas. A expectativa de que em áreas abertas as relações entre diâmetro e altura se aproximassem do modelo de similaridade de estresse não se confirmou. Medidas das intensidades de forças laterais causadas pelos ventos, atuando sobre os troncos nas diferentes fisionomias, seriam necessárias para reforçar essa afirmação. Mas é possível que outros fatores determinem variações de forma para as espécies estudadas assim como em savanas de uma maneira geral. Alguns estudos indicam que distúrbios como o fogo e a influência de herbívoros podem proporcionar variações de forma permitindo que plantas de savanas lidem com esses distúrbios (Gignoux et al 1997, Archibald & Bond 2003).

No caso de *Q. grandiflora*, a proteção dos fragmentos a distúrbios não parece influenciar as variações nos coeficientes alométricos: tanto as áreas protegidas quanto desprotegidas apresentaram coeficientes alométricos altos e baixos. Apesar disso, não dispomos de dados precisos informando a frequência e intensidade de distúrbios nas áreas desprotegidas. Assim, estudos onde os distúrbios fossem medidos com maior precisão permitirão conclusões mais firmes quanto ao papel de distúrbios na determinação de variações de forma de troncos para *Q. grandiflora*.

Apesar de, aparentemente, não responder a variações de forças laterais de estresse causadas pelo vento com variações na forma de troncos, *V. tucanorum* apresentou uma tendência de maiores constantes alométricas na seqüência mata de galeria – cerrado denso – cerrado ralo. Conforme pressuposto aqui, essa seqüência corresponde a um aumento da intensidade de forças de estresse mencionadas acima. Em regressões diâmetro x altura cujos

coeficientes alométricos são semelhantes, grandes margens de segurança em relação ao tombamento elástico correspondem a maiores constantes alométricas entre linhas, pois, para uma dada altura, constantes alométricas maiores representam diâmetros maiores. Isso sugere que, apesar de não variar em termos de coeficientes alométricos, a limitação da estatura (menores constantes alométricas) estaria relacionada à intensidade do vento no caso de *V. tucanorum*. Perturbações mecânicas são capazes de induzir alterações no crescimento de plantas causando variações em relações alométricas tanto em condições experimentais quanto naturais (Holbrook & Putz 1989, Niklas 1992). Por outro lado, o fogo pode ter influência nessa variação (Archibald & Bond 2003). Em áreas de cerrado onde esse distúrbio é freqüente, as plantas sofrem uma constante redução da altura rebrotando em seguida a partir de uma base já estabelecida pelo crescimento anterior (Hoffmann 1998). O resultado disso é que, para uma dada altura, há uma tendência de que maiores diâmetros sejam observados em áreas onde haja maior freqüência de fogo em relação a áreas protegidas, mesmo com coeficientes constantes, implicando em maiores constantes alométricas. No caso de *V. tucanorum*, essa relação foi observada com a maior constante registrada na única área onde há relatos de fogo (EE). Tal evidência indicaria que as diferenças entre constantes alométricas não seriam uma resposta direta às perturbações mecânicas, mas uma resposta ao fogo. No entanto, o conjunto de fragmentos estudados não permite excluir nenhuma das alternativas, tendo em vista que o fragmento de fisionomia aberta (EE) é também o único onde há relatos de eventos de fogo. Comparações de fragmentos com combinações das duas variáveis (aberto x denso, fogo x protegido) podem levantar evidências importantes para essa questão.

As espécies estudadas diferiram em termos de plasticidade das relações entre diâmetro e altura em ambientes com fisionomias diferentes, mesmo tendo uma relação filogenética próxima, pertencendo à mesma família. *Q. grandiflora* apresentou diferenças de forma, coeficientes variáveis, e *V. tucanorum*, diferenças de tamanho, constantes alométricas variáveis. Em adição às diferenças de plasticidade, comparações diretas entre os coeficientes alométricos de *Q. grandiflora* e espécies do gênero *Vochysia* co-ocorrentes indicam uma tendência filogenética em termos de gênero. Por outro lado, semelhanças entre *Q. grandiflora* e *E. gracilipes* indicam a possibilidade de convergência adaptativa entre espécies de parentesco distante. Semelhanças entre espécies de grupos filéticamente dissimilares constituem-se evidências fortes de convergência entre espécies (Niklas 1994). Os resultados aqui relatados indicam a possibilidade de que, para espécies de árvores do cerrado, convergência e restrição filogenética não se excluem, podendo haver casos onde semelhanças

entre espécies seja simplesmente consequência do parentesco próximo ou de convergência de forma de acordo com algum fator de seleção. A convergência entre espécies poderia estar relacionada a semelhanças entre espécies em termos de estratégias de resistência ao fogo. De acordo com Gignoux et al (1997), diferentes estratégias de resistência ao fogo são definidas por variações em características como: propriedades da camada de cortiça, formas de troncos e taxas de crescimento. Essas características potencialmente podem influenciar as relações entre diâmetro e altura, de modo que espécies que adotam estratégias semelhantes possuiriam relações semelhantes. No entanto, a possibilidade de restrição filogenética na variação dos coeficientes alométricos, evidenciada aqui pelas diferenças entre gêneros, indica que qualquer tentativa de se delimitar grupos funcionais semelhantes em termos de resistência ao fogo com base em características de formas de troncos deve considerar as relações filogenéticas entre espécies.

### **Agradecimentos**

Os autores gostariam de agradecer ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor (processo:130361/2005-4) e pela bolsa de produtividade em pesquisa ao segundo autor (processo 307132/2004-8), ao Fundo de Apoio ao Ensino Pesquisa e Extensão da Universidade Estadual de Campinas - FAEPEX pelo auxílio concedido (convênio 519.292 n°: 345/05), ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo pelo apoio e autorização para realização das atividades, e aos proprietários e responsáveis pelas áreas particulares onde foram efetuadas coletas de dados.

### **Referências Bibliográficas**

- Alvarez-Buylla, E.R. & Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax pioneer paradigm for tropical rain-forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- Archibald, S. & Bond, W.J. 2003. Growing tall vs. growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102: 3-14.

- Bohlman, S. & O'Brien, S. 2006. Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 22: 123–136.
- Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura-CEPAGRI/UNICAMP, 2006. Clima dos Municípios Paulistas (série histórica de 1961-1990). Disponível em <http://orion.cpa.unicamp.br/portal/modules.php?name=climasp&file=municipios>. [Acesso em 26/07/2006].
- Claussen, J.W. & Maycock, C.R. 1995. Stem allometry in a North Queensland tropical rainforest. *Biotropica* 27: 421-426.
- Coomes, DA; Grubb, PJ. 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12:426-435.
- Dean, T.J. & Long, J.N. 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58: 833-840.
- EMBRAPA. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. EMBRAPA, Brasília, DF.
- Giannotti, E. 1988. Composição florística e fitossociológica de mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Gignoux, J., Clobert, J. & Menaut, J.C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110: 576-583.
- Goodland, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In: Ferri, M.G. (ed.). III Simpósio sobre o cerrado. Editora USP, São Paulo. p. 44-60.
- Hay J.D. & Barreto, E. J. M. 1988. Natural mortality of *Vochysia thyrsoidea* in an unburnt cerrado ecosystem near Brasília. *Biotropica* 20:274-279.
- Henriques, R. P. B. & Hay, J. D. 2002. Pattern and dynamics of plant populations. In: Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York. p. 140-158.
- Hoffmann, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a Neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422-433.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91: 475–484.

- Holbrook, N.M. & Putz, F.E. 1989. Influence of neighbors on tree form - effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany* 76: 1740-1749.
- King, D. 1981. Tree dimensions - maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia* 51: 351-356.
- MacMahon, T.A. & Kronauer, R.E. 1976. Tree structures - deducing principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology* 59: 443-466.
- MacMahon, T.A. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- MacMahon, T.A. 1975. The mechanical design of trees. *Scientific American* 233: 93-102.
- Niklas K.J. 1992. *Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas, K.J. 1993. The scaling of plant height - a comparison among major plant clades and anatomical grades. *Annals of Botany*, 72: 165-172.
- Niklas, K.J. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas, J. & Spatz, H.C. 2006. Allometric theory and the mechanical stability of large trees: proof and conjecture. *American Journal of Botany* 93(6): 824-828.
- Niklas, K.J., Cobb, E.D. & Marler, T. 2006. A comparison between the record height-to-stem diameter allometries of pachycaulis and leptocaulis species. *Annals of Botany* 97: 79-83.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R., & Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926-1939.
- Poggiani, F. 1971. Estudo do crescimento e da atividade AIA-oxidásica em algumas espécies de cerrado. In: Ferri, M.G. (ed.). III Simpósio sobre o cerrado. Editora USP, São Paulo. p. 201-211.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the "Campos Cerrados" in southern Brazil. *Journal of Ecology* 36: 16-268.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In S.M. Sano, S.P. Almeida. (Eds). *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Co., New York.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88: 939-949.

- Thomas, S. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83:556–566.
- Vieira, S. 2003. *Bioestatística: Tópicos avançados*. 2ªed. Editora Campus, Rio de Janeiro.
- Yamada, T., Yamakura, T. & Lee, H.S. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preferences. *Functional Ecology* 14: 731-737.
- Yamada, T., Tan, S. & Yamakura, T. 2006. Interspecific patterns underlying variations in allometric relationship of sympatric Sterculiaceae species in a Bornean rainforest. *Trees* 20: 186–195.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th Ed., Prentice-Hall Inc., New Jersey.

Tabela 1. Localização, espécies amostradas, tipo de fisionomia e tipos de distúrbios em cada um dos fragmentos estudados no município de Itirapina, SP.

Área	Cód.	Localização	Fisionomia	Espécies	Distúrbios
Valério	V1	22°13'08"S, 47°51'06"W	Cerrado denso	<i>V. tucanorum</i> , <i>Q. grandiflora</i>	Invasão por espécies exóticas ( <i>Pinus</i> sp e <i>Eucaliptus</i> sp)
	V2	22°12'42"S, 47°51'16"W	Cerrado denso	<i>V. tucanorum</i> , <i>Q. grandiflora</i>	Invasão por espécies exóticas ( <i>Pinnus</i> sp e <i>Eucaliptus</i> sp)
	V3	22°12'56"S, 47°51'18"W	Cerrado denso	<i>V. tucanorum</i> , <i>Q. grandiflora</i>	Invasão por espécies exóticas ( <i>Pinnus</i> sp e <i>Eucaliptus</i> sp)
Broa	Br	22°10'34"S, 47°52'54"W	Cerrado típico	<i>Q. grandiflora</i>	Fogo
Estação Ecológica	EE	22°12'56"S, 47°55'27"W	Cerrado ralo	<i>V. tucanorum</i> , <i>Q. grandiflora</i> , <i>V. cinnamomea</i> , <i>E. gracilipes</i>	Fogo
Presídio	Pr	22°15'38"S, 47°48'32"W	Cerrado típico	<i>Q. grandiflora</i>	Fogo, gado, extração de madeira
Estrela	Es	22°12'02"S, 47°48'32"W	Cerrado ralo	<i>Q. grandiflora</i>	Fogo
Mata de Galeria	MG	22°12'12"S, 47°48'56"W	Mata de Galeria	<i>V. tucanorum</i>	Sem informação

Tabela 2. Parâmetros de regressão linear entre D e h ( $\log D = \log a + b \log h$ ) estimados para as espécies em diferentes fragmentos de cerrado em Itirapina, SP. Códigos para as áreas conforme a tabela 1. Todas as linhas de regressão foram significativas ( $P < 0,001$ ).  $r^2$  = coeficiente de determinação. Letras semelhantes indicam semelhanças nas comparações de parâmetros entre áreas para *Q. grandiflora* e *V. tucanorum* separadamente, - diferenças no parâmetro não testadas (teste de Scheffé,  $P < 0,05$ ).

Espécie	Local	Fisionomia	Fogo	N	b	a	$r^2$
<i>Q. grandiflora</i>	PR	Cerrado típico	sim	273	0.8662 a	0.5103 -	0.8533
	EE	Cerrado ralo	sim	38	0.9313 a,b	0.5758 -	0.8193
	V3	Cerrado denso	não	31	0.9928 a,b	0.3378 -	0.9094
	V1	Cerrado denso	não	102	1.0016 a,b	0.3409 -	0.9099
	BR	Cerrado típico	sim	52	1.0132 a,b	0.3685 -	0.8392
	V2	Cerrado denso	não	99	1.0782 b	0.2853 -	0.9204
	ES	Cerrado ralo	sim	35	1.3094 c	0.2472 -	0.9352
<i>V. tucanorum</i>	MG	Mata de galeria	não	24	1.3412 ns	0.1077 ab	0.7021
	V2	Cerrado denso	não	32	1.1028 ns	0.299 a	0.7728
	V1	Cerrado denso	não	85	1.0424 ns	0.3226 a	0.8815
	V3	Cerrado denso	não	84	1.0394 ns	0.3299 a	0.9138
	EE	Cerrado ralo	sim	40	1.1984 ns	0.3843 b	0.841
<i>V. cinnamomea</i>	EE	Cerrado ralo	sim	68	1.1622	0.3505	0.9282
<i>E. gracilipes</i>	EE	Cerrado ralo	sim	32	1.0356	0.5024	0.8375

Tabela 3. Diferenças calculadas pelo teste de Scheffé (S) entre pares de coeficientes alométricos (b) das quatro espécies estudadas numa das áreas de cerrado ralo - Estação Ecológica (EE). O teste geral (ANCOVA) indicou diferenças significativas entre b's ( $P < 0,05$ ), não detectadas pelo teste de Scheffé.

Espécies	b	S
<i>V. tucanorum</i> x <i>V. cinnamomea</i>	1.1984 x 1.1622	0.421
<i>Q. grandiflora</i> x <i>E. gracilipes</i>	0.9313 x 1.0356	0.961
<i>V. cinnamomea</i> x <i>E. gracilipes</i>	1.1622 x 1.0356	1.461
<i>V. tucanorum</i> x <i>E. gracilipes</i>	1.1984 x 1.0356	1.569
<i>V. tucanorum</i> x <i>Q. grandiflora</i>	1.1984 x 0.9313	2.474
<i>V. cinnamomea</i> x <i>Q. grandiflora</i>	1.1622 x 0.9313	2.519

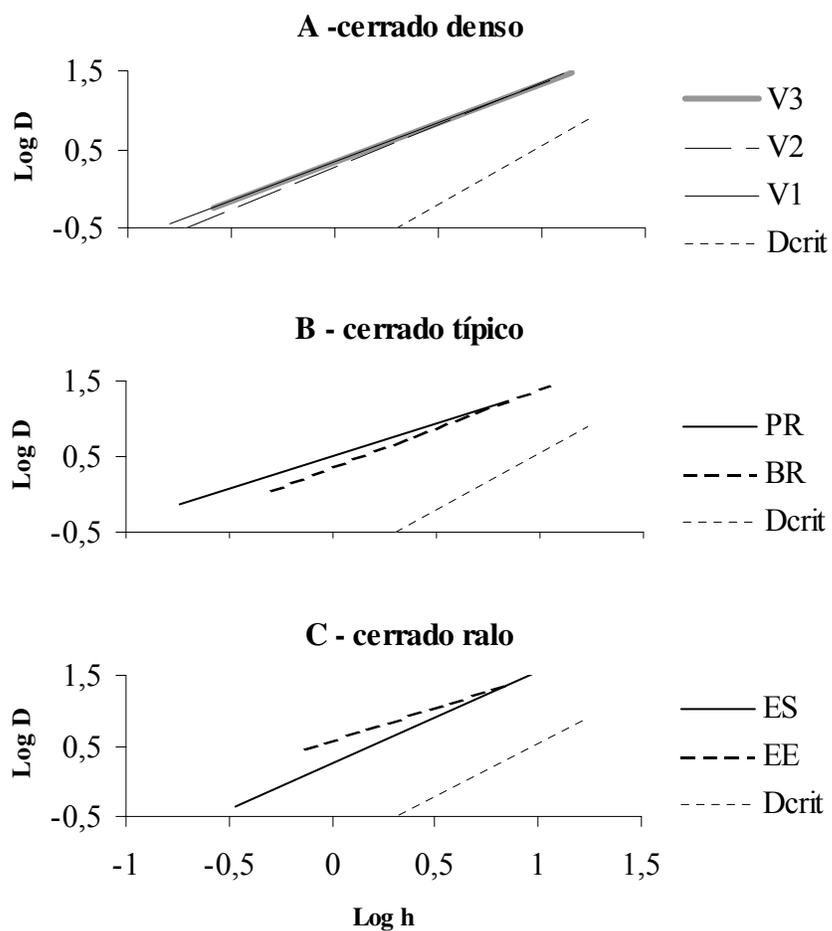


Figura 1. Linhas de regressão ( $\log D = b.\log h + \log a$ ) e diâmetro crítico para o tombamento ( $D_{\text{crit}}$ ) de acordo com MacMahon (1973) para *Q. grandiflora*. V1, V2, V3, BR, EE, PR e EE - códigos para as áreas conforme a tabela 1.

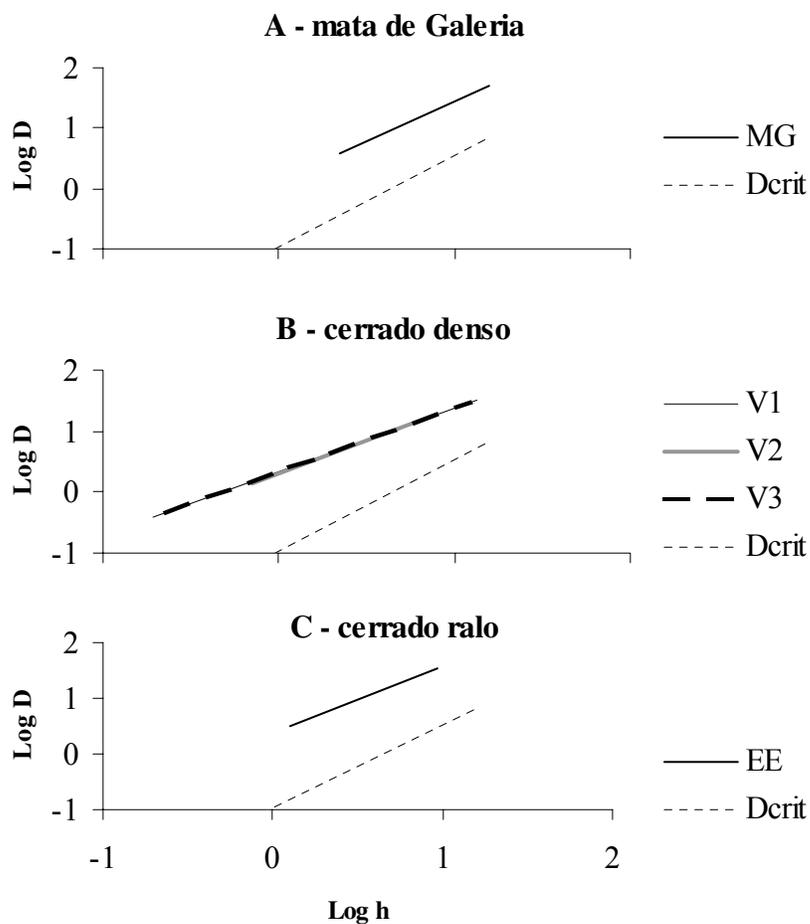


Figura 2. Linhas de regressão ( $\log D = b \cdot \log h + \log a$ ) e diâmetro crítico para o tombamento (Dcrit) de acordo com MacMahon (1973) para *V. tucanorum*. V1, V2, V3, EE e MG - códigos para as áreas conforme a tabela 1.

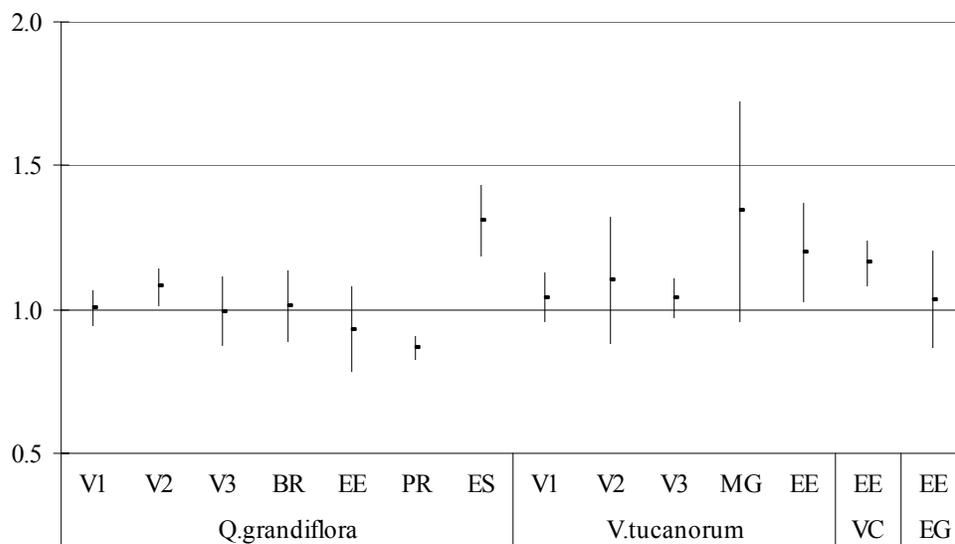


Figura 3. Coeficientes alométricos calculados pelo modelo I de regressão (“least squares”) e intervalos de confiança de 95 % para cada espécie em cada área comparados àqueles previstos pelos modelos geométrico ( $b = 1$ ), similaridade elástica ( $b=1,5$ ) e similaridade de estresse estático ( $b=2$ ). VC – *Vochysia cinnamomea* e EG – *Eriotheca gracilipes*. V1, V2, V3, BR, EE, ES, PR, MG - códigos para as áreas conforme a tabela 1.

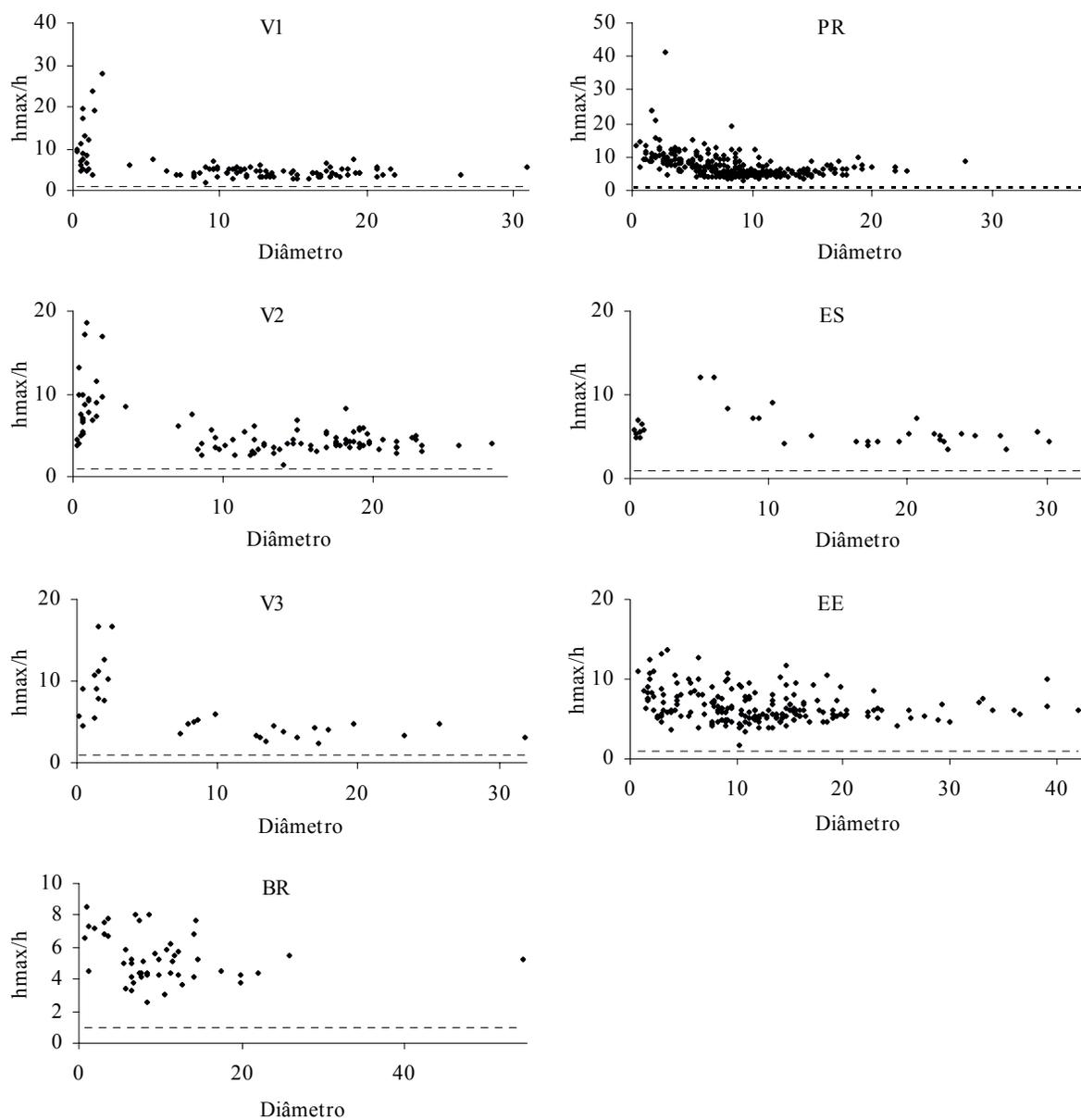


Figura 4. Fator de segurança,  $h_{max}/h$  (ordenada) em diferentes diâmetros (abscissa) para *Q. grandiflora* em cada área estudada no município de Itirapina, SP. A linha pontilhada corresponde ao limite para tombamento onde a altura medida é igual altura crítica prevista pelo modelo de similaridade elástica.

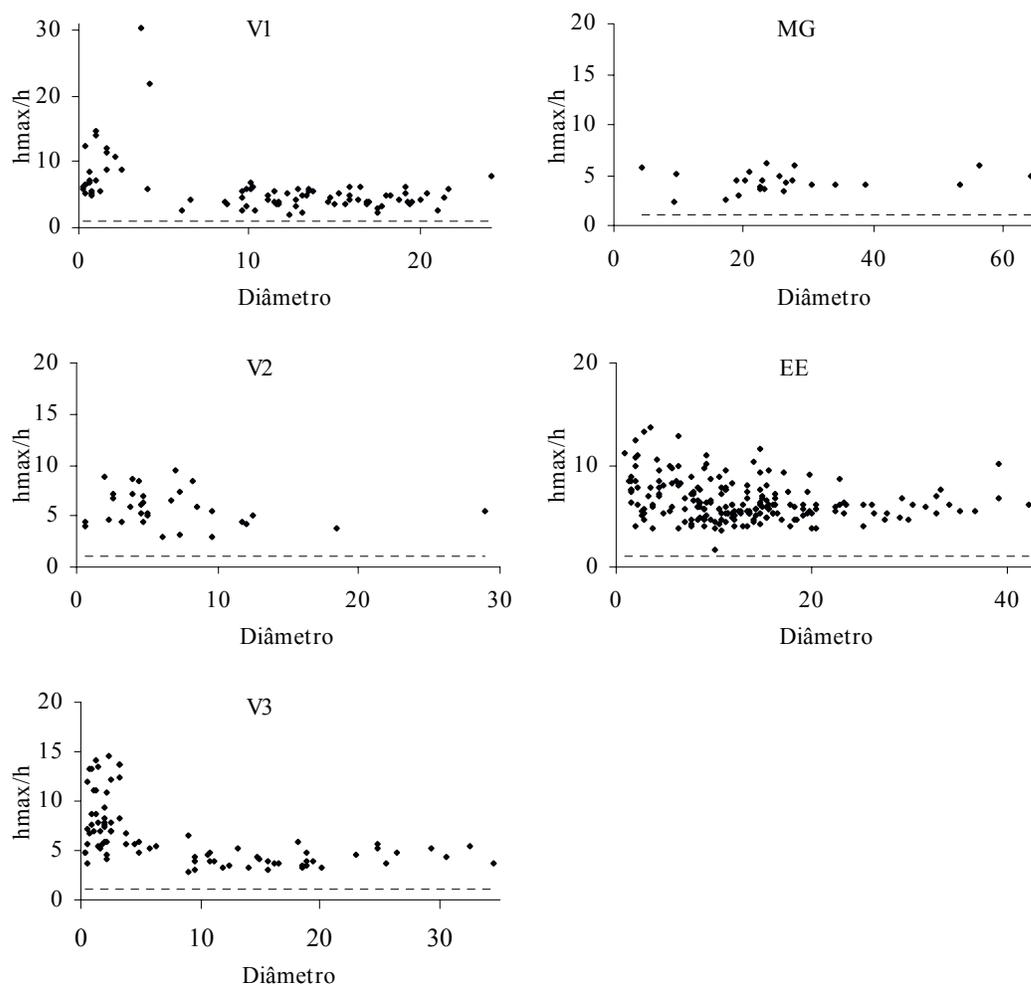


Figura 5. Fator de segurança,  $h_{max}/h$  (ordenada) em diferentes diâmetros (abscissa) para *V. tucanorum* em cada área estudada no município de Itirapina, SP. A linha pontilhada corresponde ao limite para tombamento onde a altura medida é igual altura crítica prevista pelo modelo de similaridade elástica.

## CAPÍTULO 2: DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE DUAS ESPÉCIES DE VOCHYSIACEAE EM FRAGMENTOS DE CERRADO, NO MUNICÍPIO DE ITIRAPINA, SÃO PAULO.

**Resumo.** Padrões espaciais em diferentes escalas de *Qualea grandiflora* e *Vochysia tucanorum* foram analisados e comparados em fragmentos de cerrado ralo, típico e denso. Numa escala ampla (entre fragmentos), *V. tucanorum* apresentou padrão mais agregado que *Q. grandiflora*, restringindo-se ao cerrado denso. Numa escala local (interior de fragmentos), a análise de correlogramas para diferentes classes de diâmetro indicou tendências diferentes entre espécies, consistentes em três áreas do mesmo fragmento. *V. tucanorum* teve padrão agregado para as classes de tamanho menores e aleatório para as maiores, indicando germinação e crescimento inicial restritos a locais favoráveis e mortalidade dependente de densidade posterior. *Q. grandiflora* apresentou padrão aleatório na menor classe de tamanho, mudando para agregado nas demais, indicando estruturação de locais adequados ao recrutamento para tamanhos maiores. Diferenças em escala ampla parecem consistentes com a afinidade de *V. tucanorum* por ambientes florestais e a maior amplitude de ambientes de *Q. grandiflora*. Numa escala local, padrões espaciais em áreas do mesmo fragmento indicam que os padrões de *V. tucanorum* seriam determinados pela ocorrência de locais favoráveis ao estabelecimento inicial, enquanto *Q. grandiflora* teria padrões determinados por condições específicas ao estabelecimento de indivíduos em classes de tamanho maiores.

**Palavras-chave:** Cerrado, Correlogramas, Padrão espacial, Vochysiaceae.

## Introdução

Padrões espaciais de populações de plantas são determinados por dois tipos de fatores: 1) aqueles atuando antes e 2) depois da germinação. No primeiro conjunto, a distribuição de plantas produtoras de sementes, o tipo e comportamento de agentes dispersores e a atuação de inimigos naturais são fatores que atuam gerando padrões espaciais de dispersão e deposição de propágulos no solo (Hutchings 1997). Esses padrões podem ser modificados posteriormente pela ação de inimigos naturais (herbívoros e patógenos - Janzen 1970, Augspurger 1984), distribuição de microsítios favoráveis à germinação de sementes, estabelecimento e crescimento inicial de plântulas (Marques & Joly 2000, Barot & Gignoux 2003), mortalidade dependente de densidade (Phillips & MacMahon 1981, Stoll & Bergius 2005), distribuição de locais favoráveis ao recrutamento para estádios maduros (Dovčiak et al, 2001) e ocorrência de distúrbios (Malkinson & Kadmon 2006). Cada um desses fatores pode atuar isoladamente, ou não, influenciando diferencialmente as chances de recrutamento no espaço em fases distintas do ciclo de vida das plantas (Santos 1991), resultando nos padrões espaciais exibidos por populações de plantas (Dale 1999).

Diferenças no ajuste fisiológico a condições ambientais e formas de aquisição de recursos entre espécies podem implicar em padrões espaciais distintos, indicando formas nas quais cada espécie estaria sendo influenciada pelo ambiente onde está presente (Harper 1977). Essa distinção entre padrões espaciais pode ser notada tanto em escalas amplas, implicando em variações de abundância e distribuição geográfica das espécies (Bullock et al 2000, Simon & Hay 2003); quanto em diferenças entre os padrões espaciais de populações co-habitantes (Sternner et al 1986, Hubbel & Foster 1986, Skarpe 1991, He et al 1997). Comparações entre espécies em várias escalas podem indicar até que ponto padrões resultantes de respostas relacionadas a histórias de vida distintas numa escala local podem ser extrapolados para uma escala ampla (Levin 1992). Esse conhecimento pode fornecer importantes indicações sobre fatores determinantes de diferenças na distribuição geográfica e mecanismos de coexistência de espécies de plantas (He et al 1997, Bullock et al 2000, Murrell et al 2001, Nakashizuka 2001).

Em escala local, padrões agregados podem surgir por conta da distribuição de locais com condições adequadas à germinação e recrutamento em diferentes fases do desenvolvimento (Barot & Gignoux 2003), fenômenos de facilitação (Scarano 2002) e reprodução vegetativa (Cook 1983). Por outro lado, a mortalidade dependente de densidade,

por conta de competição ou inimigos naturais (Janzen 1970, Phillips & MacMahon 1981, Fowler 1986), pode gerar padrões espaciais aleatórios e regulares. Esses fatores, isoladamente ou em conjunto, podem ter efeitos diferentes ao longo do desenvolvimento das plantas, o que resulta em padrões espaciais distintos considerando-se indivíduos de diferentes tamanhos (Dovčiak et al, 2001). Em escalas mais amplas, a heterogeneidade ambiental surge intuitivamente ao se imaginar fatores responsáveis por padrões espaciais de populações de plantas. Esses fatores resultam em padrões de distribuição geográfica e variações de abundância de populações vegetais diferentes entre espécies com requerimentos de recursos e ajuste a condições diferentes (Simon & Hay 2003). Por outro lado, interações entre indivíduos, um fator que atua principalmente em escala local, pode ser também responsável por padrões espaciais observados em escalas amplas (Bullock et al 2000).

Em savanas, vários estudos têm mostrado que fatores como distúrbios (fogo e herbivoria), distribuição de microsítios favoráveis e competição têm influência no estabelecimento de padrões espaciais de populações de plantas (Jeltsch et al 1996, Barot et al 1999, Moreira 2000, Kennedy & Potgieter 2003). Esses fatores podem determinar padrões diferentes entre classes de tamanho ou estádios de desenvolvimento numa escala local e padrões diferentes de abundância entre espécies numa escala mais ampla (Skarpe 1991). No cerrado, onde predominam fisionomias savânicas, tem sido comum a detecção de padrões espaciais de populações numa escala local. Os resultados apontam padrões agregados para várias espécies em diferentes fisionomias, desde cerrado ralo (Oliveira et al 1989 - uma espécie) e típico (Meireles & Luiz 1995 - 16 espécies, Hay et al 2000 – cinco espécies, Lima et al 2003 – seis espécies), a cerrado denso (Miranda-Melo 2004 - duas espécies), cerradão (Moreira 1987 – uma espécie) e florestas de galeria (Resende et al 2003 – uma espécie). Nesses estudos, padrões agregados têm sido encontrados pelo menos em algum estágio de desenvolvimento ou classe de tamanho e, em alguns deles, diferenças entre espécies foram encontradas numa escala local (Hay et al 2000, Miranda-Melo 2004). No entanto, pouco se sabe o quanto dessas diferenças em escala local correspondem a diferenças em escalas mais amplas.

Nesse sentido, o presente estudo tem como objetivo analisar e comparar os padrões espaciais em diferentes escalas de espécies arbóreas comuns em áreas de cerrado. As escalas de observação correspondem a padrões de abundância das espécies entre fragmentos de cerrado com diferentes fisionomias (ampla) e padrão espacial de diferentes classes de tamanho

no interior de fragmentos (local). A comparação de padrões espaciais é importante na elaboração de hipóteses relativas a processos populacionais (Dale 1999, Barot et al 1999) que podem ser testados posteriormente em estudos envolvendo a dinâmica dessas populações (Barot & Gignoux, 2003).

As duas espécies estudadas aqui, *Qualea grandiflora* Mart. e *Vochysia tucanorum* Mart., são comuns em áreas de cerrado e pertencem à família Vochysiaceae, uma família florísticamente importante no bioma (Felippe 1990, Barbosa 1999). Apesar de ocorrerem freqüentemente na mesma localidade (Costa & Araújo 2001, Weiser & Godoy 2001, Silva et al 2002, Gomes et al 2004), as espécies parecem diferir quanto ao habitat preferencial. *V. tucanorum* tem ocorrência maior em ambientes florestais ou de transição entre florestais e abertos (Barbosa et al 1999). *Q. grandiflora* alcança altos valores de importância tanto em fisionomias mais abertas de cerrado sentido restrito quanto em áreas mais florestais (Felfili & Silva Jr. 1993, Costa e Araújo 2001), não tendo, aparentemente, uma preferência entre ambientes abertos ou fechados. Dados de germinação e crescimento inicial de plântulas reforçam essa observação. *Q. grandiflora* parece não ter muitas restrições quanto ao nível de luminosidade e nutrientes no solo adequados para a germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas (Felippe 1990, Paulilo & Felippe 1995). *V. tucanorum*, por outro lado, parece ter a germinação e crescimento inicial favorecidos por condições um pouco mais específicas. Embora seja capaz de germinar em condições de solo e luz variáveis, sua germinação é aumentada pela luz e o crescimento inicial de plântulas é maior em condições de luminosidade intermediária (45% - Barbosa et al 1999). Assim, apesar da luminosidade favorecer a sua germinação, é provável que o recrutamento para a maturidade seja favorecido em ambientes florestais. Desse modo, caso os padrões espaciais das duas espécies sejam determinados pela distribuição de habitats preferenciais e pelos requerimentos de germinação e crescimento inicial, é esperado que elas tenham padrões espaciais distintos nas duas escalas estudadas aqui. Considerando uma escala ampla, com fragmentos de cerrado com fisionomias abertas e fechadas, seria esperado que *V. tucanorum* tenha distribuição mais agregada do que *Q. grandiflora*. Numa escala local, caso as diferenças entre as espécies em termos de habitat preferencial estejam relacionadas a fatores atuando diferencialmente sobre estádios de desenvolvimento distintos, espera-se que essas diferenças sejam evidentes considerando o padrão espacial de classes de tamanho, indicando diferenças de história de vida entre as espécies.

## **Material e métodos**

Área de estudo - O estudo foi realizado no município de Itirapina, SP (22° 15' S e 47° 48' W). A altitude no município varia em torno de 760m. O clima é tipo Cwa de Köppen, tropical de altitude com inverno seco e verão quente e chuvoso, precipitação média anual de 1450,1 mm e temperatura média de 21 °C (CEPAGRI/UNICAMP 2006). Os solos podem ser classificados como Neossolos Quartzarênicos e Latossolos (EMBRAPA 1999). Os fragmentos de vegetação natural no município variam de formações florestais a savânicas (Giannotti 1988). De acordo com a classificação de Ribeiro & Walter (1998), os fragmentos estudados podem ser incluídos dentre as formações savânicas do cerrado correspondendo ao tipo fisionômico cerrado sentido restrito. Para os objetivos deste trabalho, foram amostrados quatro fragmentos de cerrado com fisionomias correspondentes aos subtipos cerrado ralo, típico e denso (tabela 1, figura 1).

Coleta de dados - As populações de cada espécie foram amostradas em parcelas de 50 x 100m divididas em 200 sub-parcelas contíguas de 5 x 5m. As parcelas foram alocadas nos quatro fragmentos, sendo três parcelas no fragmento de cerrado denso (Valério 1, 2, 3), uma em cada um dos dois fragmentos de cerrado típico (Broa e Presídio) e uma no fragmento de cerrado ralo (Estrela). Para cada indivíduo em cada área foram tomadas medidas de perímetro ou diâmetro no nível do solo. A posição de cada indivíduo correspondeu à localização da sub-parcela onde estava presente. A localização de cada sub-parcela obedeceu a um sistema de coordenadas ortogonais (X,Y).

Análise de dados – Para quantificar os padrões espaciais de cada espécie numa escala ampla, entre fragmentos, calculou-se o índice de dispersão (ID), que é a razão entre variância e média de indivíduos por parcela. Foi calculado o ID para as duas espécies estudadas tanto considerando o conjunto de todas as parcelas estudadas (V1, V2, V3, BR, PR, ES), quanto dois conjunto de três parcelas dos fragmentos abertos (cerrado ralo – ES e cerrado típico - BR e PR) e do fragmento fechado (cerrado denso - V1, V2 e V3). Apesar de não testar adequadamente a aleatoriedade do padrão espacial medido, o índice de dispersão pode ser útil como medida comparativa de agregação ou dispersão dos dados, representando variações de abundância (Hurlbert 1990).

Na escala local, interior de fragmentos, os padrões foram descritos para os indivíduos de cada espécie agrupados em cinco classes de diâmetro:  $A \leq 5\text{cm}$ ,  $5\text{cm} < B \leq 10\text{cm}$ ,  $10\text{cm} < C \leq 15\text{cm}$ ,  $15\text{cm} < D \leq 20\text{cm}$ ,  $E > 20\text{cm}$ . Utilizamos classes de diâmetro pressupondo uma

relação entre tamanho e estádios de desenvolvimento, de modo que estádios mais maduros apresentariam, de maneira geral, tamanhos maiores. A relação entre tamanho e estágio de desenvolvimento foi verificada para outras espécies de cerrado (Miranda-Melo 2004). Assim, caso as diferenças entre as espécies em termos de habitat preferencial esteja relacionada a fatores atuando diferencialmente em estádios de desenvolvimento distintos, é razoável supor que essas diferenças sejam evidentes considerando o padrão espacial de classes de tamanho. A determinação da quantidade e amplitude das classes baseou-se na amplitude de tamanhos e abundância de indivíduos nos fragmentos. Inicialmente calculou-se o número (M) e amplitude de classes (C) de acordo com Bongers et al (1988) para as espécies em cada fragmento:

$$M = \text{INT}(5 * \log N),$$

$$C = D_{\max} - D_{\min} / M,$$

onde N é o tamanho da população,  $D_{\max}$  e  $D_{\min}$  os diâmetros máximo e mínimo. Foram considerados os menores valores obtidos na delimitação de classes que foram utilizadas em todos os fragmentos. Escolheu-se utilizar as mesmas classes para facilitar as comparações entre espécies e fragmentos. O padrão espacial dos indivíduos em cada classe de diâmetro para as duas espécies em cada parcela foi caracterizado através do índice de autocorrelação I de Moran para vinte classes de distância com amplitude de cinco metros (Legendere & Fortin 1989).

Valores de I significativos indicam relações diferentes do acaso, podendo assumir valores positivos e negativos. Valores positivos significam autocorrelação positiva, podendo denotar agregação numa determinada escala. Valores negativos, a curtas distâncias, podem indicar fenômeno de repulsão, como em casos onde há um padrão espacial regular, índices negativos a distâncias maiores, podem indicar distâncias entre agregados (Legendere & Fortin 1989). Os índices I de Moran foram expressos através de correlogramas espaciais que se constituem em gráficos onde são representados os valores do índice em diferentes classes de distância. A significância global de cada correlograma foi testada verificando se o correlograma possuía pelo menos um valor significativo no nível  $\alpha' = \alpha/v$  de significância ( $\alpha$  = nível de significância geral,  $v$  = nº de índices calculados) de acordo com a correção de Bonferroni para comparações múltiplas (Legendere & Fortin 1989). Os correlogramas de diferentes classes de tamanho foram comparados para verificar diferenças no padrão espacial dentro de uma mesma população e entre diferentes fisionomias. Os correlogramas foram

calculados utilizando suplementos estatísticos desenvolvidos para o cálculo de índices de autocorrelação espacial em planilhas eletrônicas Excel® (Doak et al 2006).

Considerando que a associação ou segregação entre indivíduos de diferentes tamanhos pode indicar processos gerando padrões espaciais em escala local (Phillips & MacMahon 1981, Fowler 1986), foi testada a associação espacial entre indivíduos em diferentes classes de tamanho em cada parcela através do teste de Mantel. O teste verifica a hipótese de que duas matrizes de distâncias (ou similaridades) entre objetos são independentes através do cálculo da correlação entre elas (Dale et al 2002). Neste estudo, cada matriz corresponde às diferenças de densidade entre todos os pares de sub-parcelas (objetos) para cada classe de tamanho de cada espécie em cada área amostrada. A significância das correlações calculadas entre pares de matrizes foi testada através de aleatorização (5000 repetições). Nesse procedimento, as posições de cada objeto nas matrizes são re-atribuídas ao acaso e, em seguida, é calculada a estatística de Mantel. A repetição desse procedimento permite obter uma distribuição de valores ao acaso da correlação de Mantel entre matrizes. Com base nessa distribuição, pode-se avaliar a probabilidade de que cada valor obtido empiricamente seja obtido ao acaso, testando a sua significância conforme um nível de probabilidade estabelecido ( $P < 0,05$  - Legendere & Fortin 1989, Dale et al 2002). O teste de Mantel foi feito utilizando-se o programa PASSAGE (Rosenberg 2001).

## Resultados

*Q. grandiflora* teve maior frequência, ocorrendo em todos os fragmentos estudados, e a maior densidade, com 319 indivíduos na parcela de um dos fragmentos de cerrado típico (Presídio – tabela 2). *V. tucanorum* apresentou distribuição espacial mais agregada do que *Q. grandiflora* em escala ampla. Nessa escala, a espécie teve um padrão espacial agregado, restringindo-se ao fragmento de fisionomia mais densa (Valério – tabela 2, ID = 165,5). É importante observar que a espécie é capaz de ocorrer em fragmentos abertos (cerrado ralo; ver capítulo 1), no entanto, com densidades aparentemente bem mais baixas do que nas áreas de cerrado denso estudadas aqui e do que *Q. grandiflora* nas áreas abertas. Mesmo entre áreas do mesmo fragmento, *V. tucanorum* apresentou grandes diferenças de densidade indicando agregação (ID = 69,9). *Q. grandiflora* ocorreu em todos os fragmentos estudados, com grande variação de densidade (ID = 111,2). As maiores densidades foram observadas nas parcelas V1 (cerrado denso) e Presídio (cerrado típico), as menores em ES (cerrado ralo) e BR (cerrado

típico). *Q. grandiflora* parece ter um padrão mais agregado em fisionomias mais abertas (cerrado ralo - ES, cerrado típico - BR e PR, ID = 216,6), principalmente em decorrência da alta densidade no fragmento Presídio, se comparado às três parcelas do fragmento mais fechado (cerrado denso - V1, V2 e V3 ID = 71,8). Nesse fragmento, *Q. grandiflora* apresentou um padrão aproximadamente tão agregado quanto *V. tucanorum*, com as maiores densidades ocorrendo na mesma área (V1). No entanto, as menores densidades de cada espécie ocorreram em áreas diferentes no mesmo fragmento, *Q. grandiflora* em V3 e *V. tucanorum* em V2.

Numa escala local, foi possível comparar as espécies apenas no fragmento mais denso (Valério), único onde as espécies co-ocorreram nas áreas amostradas. Nesse caso, os padrões diferiram entre espécies, e foram consistentes para cada espécie nas três parcelas amostradas. Ambas as espécies apresentaram padrões agregados, diferindo nas classes de tamanho onde ocorreu ou não agregação. *V. tucanorum* apresentou uma tendência de mudança de padrões espaciais agregados em classes de tamanho menores para aleatório nas maiores (figura 2). Em cada parcela, observaram-se diferenças apenas quanto à classe onde houve mudança de agregado a aleatório: D (V1), B (V2) e E (V3). Em V2, o correlograma da classe E foi significativo, no entanto foi gerado a partir de apenas dois indivíduos (tabela 2).

Houve tendência distinta para *Q. grandiflora*, com os menores indivíduos (classe A) apresentando padrão aleatório, e ocorrendo agregação em tamanhos maiores (figura 3). Em V1, a agregação se estendeu às demais classes (B, C, D, E), enquanto que em V2 e V3 padrões aleatórios ocorreram também na maior classe de tamanho (E).

Nos demais fragmentos (cerrado ralo - ES, cerrado típico - BR e PR), os padrões espaciais entre classes de tamanho de *Q. grandiflora* apresentaram em comum com a população do fragmento denso a ocorrência de padrão aleatório na menor classe de tamanho (figura 4). Por outro lado, diferiram quanto à ocorrência ou não de padrões agregados e em quais classes esses padrões foram encontrados. Nos fragmentos ES (cerrado ralo) e BR (cerrado típico) os padrões espaciais aleatórios ocorreram em classes com baixa densidade de indivíduos por parcela (< 9). No fragmento de cerrado ralo (ES), apenas os indivíduos na maior classe de tamanho exibiram padrão de agregação; no fragmento BR não foram amostrados indivíduos na maior classe de tamanho (E), e as demais apresentaram padrão aleatório. No outro fragmento de cerrado típico (PR), indivíduos de tamanhos intermediários (classes B e C) apresentaram agregação.

Os indivíduos de *Q. grandiflora* tenderam a ocupar locais semelhantes, com várias associações positivas detectadas pelo teste de Mantel (tabela 3). Essas associações positivas são mais frequentes entre indivíduos da classe de tamanho B e classes maiores. A maioria das correlações positivas foi encontrada nas parcelas de maior densidade (V1, V2, V3, PR). Nas demais (ES e BR), poucos valores significativos podem ser consequência do baixo número de indivíduos amostrados. *V. tucanorum* não apresentou muitas correlações significativas, com apenas uma associação positiva entre indivíduos das classes A e E em V1 e B e D em V3, além de correlação negativa entre indivíduos das classes B e E em V1 (tabela 3).

## Discussão

Houve diferenças entre as espécies considerando a escala entre fragmentos (ampla). *V. tucanorum* apresentou padrão mais agregado, ocorrendo apenas no fragmento mais fechado, com grande concentração de abundância, indicando a afinidade da espécie a esse tipo de ambiente, o que é consistente com os dados de germinação e crescimento inicial de *V. tucanorum* obtidos por Barbosa et al (1999). Apesar disso, é difícil separar o efeito do ambiente (fechado x aberto) do efeito de distúrbios (presença x ausência) já que o fragmento onde *V. tucanorum* se concentrou é também o único protegido do fogo. Considerando a ausência de características morfológicas conferindo resistência ao fogo (como casca espessa suberosa – Barbosa 1999) é possível supor que *V. tucanorum* possa ter sua abundância restringida em fragmentos onde haja eventos de fogo. Um outro fator que pode atuar determinando os padrões espaciais de *V. tucanorum* em escala ampla é a disponibilidade de água no solo. Observações de campo indicam que a espécie tende a se desenvolver mais em locais com maior disponibilidade hídrica (Barbosa 1999).

Apesar das diferenças no padrão espacial entre espécies em escala ampla serem coerentes com expectativas baseadas em informações de ambientes e condições preferenciais de germinação e crescimento inicial, os dados indicam considerável agregação de *Q. grandiflora* no conjunto de fragmentos abertos e no fragmento de fisionomia fechada. Tal fato não parece decorrer da espécie ser pouco restritiva quanto a níveis de luminosidade e nutrientes adequados para a germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas (Felippe 1990, Paulilo & Felippe 1995). Se os padrões em escala ampla fossem relacionados apenas a essas características, as abundâncias da espécie em fragmentos diferentes deveriam ser semelhantes. As variações de densidade de *Q. grandiflora* entre fragmentos não parecem

ter relação com a fisionomia geral dos fragmentos (abertas e fechadas), grandes variações de densidade ocorreram tanto nos fragmentos abertos, como nas três áreas do fragmento fechado. Desse modo, as variações de densidade de *Q. grandiflora* podem ser proporcionadas por fatores diferentes e específicos a cada tipo de fragmento, atuando em estádios de crescimento além dos iniciais. Fatores como: tipos e intensidades de distúrbios nos fragmentos desprotegidos (Skarpe 1991, Jeltsch et al 1996, Kennedy & Potgieter 2003), variações em condições abióticas (Marques & Joly 2000) e em fenômenos de facilitação (Moreira 1987, Hoffman 1996, Scarano 2002) favorecendo o recrutamento de plantas a estádios maduros podem ser responsáveis por variações de densidade de *Q. grandiflora* na escala de fragmentos.

Numa escala mais restrita, no interior dos fragmentos, as espécies apresentaram variações nos padrões espaciais de indivíduos de diferentes classes de tamanho. Estas variações podem indicar os estádios de desenvolvimento onde as probabilidades de recrutamento são modificadas pela atuação de um dado fator (Santos 1991). No fragmento de cerrado denso, cada espécie apresentou tendências de mudança do padrão espacial entre classes de tamanho semelhantes entre as três áreas estudadas. Essas tendências foram diferentes entre as duas espécies, indicando que cada uma responde de maneira distinta ao conjunto de fatores ligados às características gerais do fragmento.

Para *Q. grandiflora* no fragmento de cerrado denso houve mudanças de padrão aleatório na primeira classe de tamanho para agregado nas demais classes. Esse parece ser um estádio crítico para a sobrevivência de indivíduos de *Q. grandiflora*. O estabelecimento de um padrão agregado pode ocorrer em função de mortalidade em classes de tamanho menores uniformemente ou aleatoriamente estruturadas, causada por um fator ambiental espacialmente estruturado (Skarpe 1991). Classes de tamanho diferentes podem ter requerimentos ambientais distintos (Dovčiak et al, 2001). Assim, a despeito da indiferença a condições de luz e nutrientes para germinação e crescimento inicial, o recrutamento a tamanhos maiores depende de condições específicas para *Q. grandiflora*. Nesse caso, locais onde essas condições fossem contempladas corresponderiam a agregados de indivíduos de maiores tamanhos. Os resultados do teste de Mantel apóiam essa idéia. Dentre as correlações significativas de *Q. grandiflora* nas três parcelas do fragmento Valério, a maioria delas corresponde a associações entre classes de tamanho acima de 10 cm de diâmetro, o que corresponde à classe de tamanho onde os padrões observados mudaram de aleatórios a agregados. Maiores chances de recrutamento em determinados locais podem ser consequência simplesmente da distribuição natural de locais

com condições abióticas favoráveis (Marques & Joly 2000) ou de fenômenos de facilitação por indivíduos da mesma ou de espécies diferentes (Moreira 1987, Hoffman 1996, Scarano 2002). Miranda-Melo (2004), estudando *Xylopia aromática* (Lam.) Mart. e *Roupala Montana* Aubl. no mesmo fragmento, encontrou associações entre a abundância de indivíduos maiores e localidades de menor cobertura vegetal nas amostras, sugerindo que o recrutamento para estádios de desenvolvimento superiores é, pelo menos em parte, determinado pela distribuição de locais onde haja menos sombreamento. O mesmo poderia acontecer para *Q. grandiflora*.

Ao contrário, *V. tucanorum* apresentou mudança de padrão agregado para aleatório com o aumento da classe de tamanho nas três áreas amostradas no fragmento Valério. Tem sido sugerido que a diminuição da agregação em tamanhos maiores e a correlação negativa entre indivíduos de classes de tamanho maiores e menores resultam de mortalidade dependente de densidade, o que pode ser tomado como evidência de competição entre indivíduos da mesma espécie (Phillips & MacMahon 1981, Fowler 1986). Para *V. tucanorum*, houve diminuição de agregação em tamanhos maiores. Por outro lado, apenas uma correlação negativa significativa entre classes de tamanho (B x E, V1) foi encontrada. Nas demais parcelas (V2, V3), tal evidência não foi encontrada. É possível que o efeito competitivo mencionado acima só ocorra a partir de uma determinada densidade. Em V1, a espécie ocorreu em maior densidade, sendo esse valor um limiar a partir do qual as plantas de *V. tucanorum* começariam a influenciar a disponibilidade de recursos de vizinhos co-específicos. Outros fatores dependentes de densidade, como mortalidade causada por herbivoria ou patógenos (Janzen 1970, Augspurger 1984) podem atuar isoladamente ou em conjunto com a competição gerando uma diminuição de agregação com tendência à regularidade em classes maiores. Nos fragmentos onde o limiar de densidade para competição citado acima não fosse alcançado, os padrões espaciais de *V. tucanorum* poderiam ser uma consequência da herbivoria e/ou influência de patógenos. É importante salientar também, que não obtivemos dados relativos à densidade de possíveis competidores inter-específicos, o que pode aumentar a mortalidade de indivíduos de classes de tamanho menores implicando em diminuição da agregação de plantas maiores.

A agregação de indivíduos nas classes de tamanho menores de *V. tucanorum* sugere a atuação de fatores relacionados à dispersão e/ou estruturação espacial de locais adequados para germinação e crescimento inicial influenciando a formação de agregados. Uma outra possibilidade seria a ocorrência de reprodução vegetativa, comum para espécies de plantas do

cerrado (Rizzini & Heringer 1962). Nesse caso, seria esperada uma tendência de que indivíduos das classes de tamanho menores ocorressem nas mesmas localidades das demais. Considerando o baixo número de correlações significativas entre as distribuições espaciais de classes de tamanho de *V. tucanorum*, indicadas pelo teste de Mantel, parece que pelo menos no fragmento estudado, a reprodução vegetativa não seja responsável pela agregação de indivíduos em classes de tamanho menores. Uma outra possibilidade para o baixo número de correlações significativas pode ser de que o padrão espacial de locais adequados para o estabelecimento de agregados de indivíduos em classes de tamanho menores seja determinado por fatores estocásticos do ambiente ou por fatores espacialmente distribuídos que se alteram muito no tempo.

Para *Q. grandiflora* nos fragmentos mais abertos (ES, BR, PR), a única tendência comum foi a aleatoriedade na menor classe de tamanho, como nas áreas do fragmento fechado. A distribuição aleatória de indivíduos pequenos parece ser uma tendência geral para *Q. grandiflora*, podendo ser gerada por uma distribuição aleatória de propágulos durante a dispersão. Considerando a capacidade da espécie germinar e crescer inicialmente em várias condições de luz e nutrientes, é razoável admitir que os padrões de classes de tamanho menores seja puramente consequência da dispersão de sementes. Comparativamente a *V. tucanorum*, *Q. grandiflora* produz uma maior quantidade de sementes por fruto e suas sementes são em geral mais pesadas (Felippe 1990, Lorenzi 1992, Barbosa 1999). Como as duas espécies têm síndrome de dispersão anemocórica, seria razoável admitir que os padrões espaciais de deposição de sementes fossem mais agregados para *Q. grandiflora*, o que implicaria em padrões agregados nas menores classes de tamanho, contrastando com o que foi observado neste estudo. No entanto, apesar de produzir muitas sementes por fruto, *Q. grandiflora* possui uma baixa proporção de sementes viáveis (< 20%), com taxas de germinação baixas (Felippe 1990), o que tenderia a reduzir a diferença numérica de sementes produzidas entre as espécies. Além disso, diferente de *V. tucanorum*, *Q. grandiflora* é uma espécie quase que totalmente decídua durante a estação seca, o que implica em maior exposição de seus frutos e sementes à dispersão pelo vento. A maior exposição ao vento promoveria um padrão aleatório de deposição de sementes no solo, gerando padrões aleatórios, como os encontrados para os indivíduos menores de *Q. grandiflora*.

Nas demais classes de tamanho, foram observadas tendências distintas em cada fragmento. Foram observados padrões agregados em classes de tamanhos diferentes conforme

o fragmento (ES, PR) ou padrões aleatórios para todas as classes de tamanho (BR). Considerando que todos esses fragmentos estão sujeitos a distúrbios, é possível que, assim como os padrões gerais de abundância, os padrões para as classes de tamanho de *Q. grandiflora* sejam bem variáveis conforme o tipo e a frequência de distúrbios a que cada fragmento está submetido. O fogo e a herbivoria são distúrbios comuns em savanas que podem atuar alterando os padrões espaciais de plantas (Menaut et al 1990, Jeltsch et al 1996, Kennedy & Potgieter 2003). Infelizmente, não temos disponíveis informações sobre frequência e intensidade de distúrbios nas áreas desprotegidas que permitam explorar mais profundamente as diferenças de padrão entre classes de tamanho em tais áreas.

Aparentemente, as diferenças entre as espécies no que diz respeito ao habitat preferencial parecem ter influência nos padrões espaciais nas duas escalas estudadas. Diferenças em escala ampla parecem consistentes com a afinidade de *V. tucanorum* por ambientes florestais e a amplitude maior de ambientes de *Q. grandiflora*. Numa escala restrita, os padrões espaciais em áreas do mesmo fragmento indicam respostas diferentes ao mesmo conjunto de fatores relacionado às características gerais do fragmento.

### **Agradecimentos**

Os autores gostariam de agradecer ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor (processo:130361/2005-4) e pela bolsa de produtividade em pesquisa ao segundo autor (processo 307132/2004-8), ao Fundo de Apoio ao Ensino Pesquisa e Extensão da Universidade Estadual de Campinas - FAEPEX pelo auxílio concedido (convênio 519.292 n°: 345/05), ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo pelo apoio e autorização para realização das atividades, e aos proprietários e responsáveis pelas áreas particulares onde foram efetuadas coletas de dados.

### **Referências bibliográficas**

- Augspurger, C. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Barbosa, A.R. 1999. As espécies do gênero *Vochysia* Aubl. (Vochysiaceae) no estado de São Paulo. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- Barbosa, A.R., Yamamoto, K. & Valio, I.F.M. 1999. Effect of light and temperature on germination and early growth of *Vochysia tucanorum* Mart., Vochysiaceae, in cerrado and forest soil under different radiation levels. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 275-280.
- Barot, S. & Gignoux, J. 2003. Neighborhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. *Journal of Vegetation Science* 14: 79-88.
- Barot, S., Gignoux, J. & Menaut, J. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- Bongers, F., J. Pompa, J. Meave Del Castillo & J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Bullock, J.M., Edwards, R.J., Carey, P.D. & Rose, R.J. 2000. Geographical separation of two *Ulex* species at three spatial scales: does competition limit species' ranges? *Ecography* 23: 257-271.
- Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura-CEPAGRI/UNICAMP, 2006. Clima dos Municípios Paulistas (série histórica de 1961-1990). Disponível em <http://orion.cpa.unicamp.br/portal/modules.php?name=climasp&file=municipios>. [Acesso em 26/07/2006].
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. *American Scientist* 71: 244-253.
- Costa, A.A. & Araújo, G.M. 2001, comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica* 15: 63-72.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dale, M.R.T., Dixon, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Myers, D. E. & Rosenberg, M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25: 558-577.
- Doak, D., Pollock, J., Rose, A., Knowlton, J., Booth, M. & Parker, I. 2006. Statistical / modeling tools for design and analysis of conservation monitoring data. Disponível em <<http://bio.research.ucsc.edu/people/doaklab/natconserv/index.html>>. [Acesso em 06/2006]
- Dovčiak, M., Frelich, L.E. & Reich, P.B. 2001. Discordance in spatial patterns of white pine (*Pinus strobus*) size-classes in a patchy near-boreal forest. *Journal of Ecology* 89: 280-291.
- EMBRAPA. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. EMBRAPA, Brasília, DF.

- Felfili, J. M. & Silva Jr., M. C. 1993. A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 3: 277-289.
- Felippe, G.M. 1990. *Qualea grandiflora*: the seed and its germination. *Revista Brasileira de Botânica* 13:33-37.
- Fowler, N. 1986. The role of competition in plant-communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 89-110.
- Giannotti, E. 1988. Composição florística e fitossociológica de mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Gomes, B.Z., Martins, F.R., & Tamashiro, J.Y. 2004. Estrutura do cerradão e da transição entre cerradão e floresta paludícola num fragmento da International Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 249-262.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London.
- Hay, J.D., Bizeril, M.X., Calouro, A.M., Costa, M.N., Ferreira, A.A., Gastal, M.L.A., Goes-Junior, C.D., Manzan, D.J., Martins, C.R., Monteiro, J.M.G., Oliveira, A.S., Rodrigues, M.C.M., Seyffarth, J.A.S. & Walter, B.M.T. 2000. Comparação do padrão espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 341-347.
- He, FL; Legendre, P; LaFrankie, JV. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- Hoffmann, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B., 1986, Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tree conservation. In: M. E. Soulé (ed.), *Conservation biology, the science of scarcity and diversity*, Sinauer Press, Massachusetts, pp. 205-231.
- Hurlbert, S.H. 1990. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (Ed.). *Plant Ecology*. 2<sup>nd</sup>. ed. Blackwell Science. Oxford. Pp. 325-358.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jeltsch F., Milton, S.J., Dean, W. R. J. & VanRooyen, N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84: 583-595.

- Kennedy, A.D. & Potgieter, A.L.F. 2003. Fire season affects size and architecture of *Colophospermum mopane* in southern African savannas. *Plant Ecology* 167: 179-192.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Lima, E. S., Felfili, J.M., Marimon, B.S. & Scariot, A. 2003. Diversidade, estrutura e distribuição espacial de palmeiras em um cerrado sensu stricto no Brasil Central - DF. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 361-370.
- Malkinson, D. & Kadmon, R. 2006. The effects of inter-plant interactions and density-dependent disturbances on vegetation pattern formation. *Landscape Ecology* 21: 259-270.
- Marques, M.C.M. & Joly, C.A. 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 107-112.
- Meirelles, M.L. & Luiz, A.J.B. 1995. Padrões espaciais de árvores de um cerrado em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 18: 185-189.
- Menaut, J.C., Gignoux, J., Prado, C. & Clobert, J. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Côte-d'Ivoire: modeling the effects of fire and competition with grass and neighbors. *Journal of Biogeography* 17: 471-481.
- Miranda-Melo, A.A. 2004. Estrutura espacial de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e *Roupala montana* Aubl. em quatro fragmentos de cerrado. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Moreira, A.G. 1987. Aspectos demográficos de *Emmotum nitens* (Benth.) Miers (Icacinaceae) em um cerradão distrófico no Distrito Federal. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Moreira, A.G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography* 27: 1021-1029.
- Murrell, D.J., Purves, D.W. & Law, R. 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 529-530.
- Nakashizuka, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 205-210.
- Oliveira, P.E.A.M., Ribeiro, J.F. & Gonzales, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 39-47.

- Paulilo, M.T.S. & Felipe, G.M. 1995. Respostas de plântulas de *Qualea grandiflora* Mart. uma espécie arbórea do cerrado, à adição de nutrientes minerais. *Revista Brasileira de Botânica* 18: 109-112.
- Phillips, D.L. & MacMahon, J. A. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. *Journal of Ecology* 69: 97-115.
- Resende, J.C.F., Klink, C.A. & Schiavini, I. 2003. Spatial heterogeneity and its influence on *Copaifera langsdorfii* Desf. (Caesalpiniaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46: 405-414.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. *In* S.M. Sano, S.P. Almeida. Eds. Cerrado: ambiente e flora. EMBRAPA-CPAC, Planaltina.
- Rizzini, C. T. & Heringer, E. P. 1962. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 34: 235-47.
- Rosenberg, M.S. 2001. PASSAGE. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona. State University, Tempe. AZ.
- Santos, F.A.M. 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no estado de São Paulo. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Silva, L.O., Costa, D.A., Santo-Filho, K.E.S., Ferreira, H.D. & Brandão, D. 2002. Levantamento florístico e fitossociológico em duas áreas de cerrado sensu stricto no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. *Acta Botanica Brasilica* 16: 43-53.
- Simon, M.F. & Hay, J.D. 2003. Comparison of a common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315-326.
- Skarpe, C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2: 565-572.
- Sterner, R.W., Ribic, C.A. & Schatz, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- Stoll, P. & Bergius, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93: 395-403.

Weiser, V.L. & Godoy, S.A.P. 2001. Florística em um hectare de cerrado stricto sensu na ARIE -Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botanica Brasilica* 15: 201-212.

Tabela 1. Localização, tipo de fisionomia e tipos de distúrbios em cada um dos fragmentos de cerrado estudados no município de Itirapina, SP.

Área	Cód.	Fisionomia	Coordenadas	Distúrbios
Valério 1	V1	Cerrado denso	22°13'08"S, 47°51'06"W	Invasão por espécies exóticas ( <i>Pinnus</i> sp. e <i>Eucaliptus</i> sp.)
Valério 2	V2	Cerrado denso	22°12'42"S, 47°51'16"W	Invasão por espécies exóticas ( <i>Pinnus</i> sp. e <i>Eucaliptus</i> sp.)
Valério 3	V3	Cerrado denso	22°12'56"S, 47°51'18"W	Invasão por espécies exóticas ( <i>Pinnus</i> sp. e <i>Eucaliptus</i> sp.)
Broa	Br	Cerrado típico	22°10'34"S, 47°52'54"W	Fogo
Presídio	Pr	Cerrado típico	22°15'38"S, 47°48'32"W	Fogo, Gado, Extração de madeira
Estrela	Es	Cerrado ralo	22°12'02"S, 47°48'32"W	Fogo

Tabela 2. Densidade de indivíduos das espécies estudadas em cada classe de diâmetro em cada amostra. Ralo, Típico e Denso - fisionomias de cerrado conforme Ribeiro & Walter (1998). Br, Es, Pr, V1, V2, V3 – códigos para as áreas conforme a tabela 1. DNS – diâmetro no nível do solo.

Classe de diâmetro	<i>Q. grandiflora</i>						<i>V. tucanorum</i>		
	Ralo	Típico		Denso			Denso		
	Es	Br	Pr	V1	V2	V3	V1	V2	V3
A - DNS < 5cm	8	2	66	29	29	16	38	27	82
B - 5cm < DNS < 10cm	9	8	149	50	32	6	60	20	54
C - 10cm < DNS < 15cm	6	6	75	102	41	13	86	5	29
D - 15cm < DNS < 20cm	6	2	22	56	38	9	60	2	29
E - DNS > 20cm	17	0	7	24	20	5	29	2	25
total	46	18	319	261	160	49	273	56	219

Tabela 3. Resultados do teste de Mantel para correlação entre densidade de indivíduos entre diferentes classes de tamanho para as duas espécies estudadas. Os valores de P estão indicados entre parênteses. Valores em negrito indicam resultados significativos ( $P < 0,05$ ).

Par	Áreas					
	BR	ES	PR	V1	V2	V3
<i>Qualea</i>						
<i>grandiflora</i>						
a x b	0,23 (0,07)	0,01 (0,22)	0,48 ( <b>0,00</b> )	-0,03 (0,31)	0,15 ( <b>0,03</b> )	-0,03 (0,69)
a x c	-0,02 (0,94)	0,02 (0,15)	0,18 ( <b>0,04</b> )	0,01 (0,27)	0,05 (0,11)	0,09 (0,10)
a x d	-0,01 (0,98)	0,01 (0,14)	-0,03 (0,39)	-0,03 (0,30)	-5E-03 (0,65)	0,18 ( <b>0,05</b> )
a x e		0,06 (0,11)	0,05 (0,16)	-0,04 (0,33)	-0,02 (0,54)	-0,03 (0,67)
b x c	0,25 ( <b>0,02</b> )	0,10 (0,26)	0,09 ( <b>0,05</b> )	0,17 ( <b>0,01</b> )	0,36 ( <b>0,01</b> )	0,11 ( <b>0,05</b> )
b x d	-0,02 (0,92)	-0,03 (0,77)	3E-04 (0,32)	-0,01 (0,58)	-5E-03 (0,75)	-0,03 (0,78)
b x e		-0,05 (0,45)	0,02 (0,19)	0,22 ( <b>0,02</b> )	-0,02 (0,61)	-0,02 (0,89)
c x d	-0,02 (0,94)	-0,02 (0,85)	0,12 ( <b>0,03</b> )	0,02 (0,28)	0,04 (0,17)	0,32 ( <b>0,00</b> )
c x e		-0,04 (0,60)	-0,01 (0,77)	-0,02 (0,44)	-0,02 (0,50)	-0,03 (0,76)
d x e		0,01 (0,34)	0,01 (0,55)	0,05 (0,12)	0,16 ( <b>0,01</b> )	-0,03 (0,82)
<i>Vochysia</i>						
<i>tucanorum</i>						
a x c				4E-04 (0,28)	0,11 (0,07)	0,06 (0,13)
a x d				-0,04 (0,08)	-1E-03 (0,82)	-0,02 (0,42)
a x e				0,03 (0,16)	-0,02 (0,80)	-0,03 (0,36)
b x c				0,10 ( <b>0,03</b> )	-0,02 (0,80)	-0,01 (0,52)
b x d				0,02 (0,27)	0,02 (0,39)	0,09 (0,07)
b x e				0,08 (0,10)	-0,02 (0,83)	0,23 ( <b>0,01</b> )
c x d				-0,06 ( <b>0,02</b> )	-0,02 (0,84)	0,01 (0,35)
c x e				0,05 (0,12)	-0,02 (0,95)	7E-04 (0,33)
d x e				-0,05 (0,17)	-0,02 (0,96)	0,02 (0,21)
				-0,04 (0,13)	-0,01 (0,98)	-0,03 (0,45)

$22^{\circ}10'1.81''$   $47^{\circ}46'17.44''$  $22^{\circ}16'21.41''$  S  $47^{\circ}55'2.85''$  W

Figura 1. Localização das parcelas nos fragmentos Valério (V1,V2,V3), Broa (BR), Presido (PR) e Estrela (ES) no município de Itirapina, SP. As coordenadas localizam os cantos superior direito e inferior esquerdo da imagem. (Fonte:Google Earth/TerraMetrics - 2006)

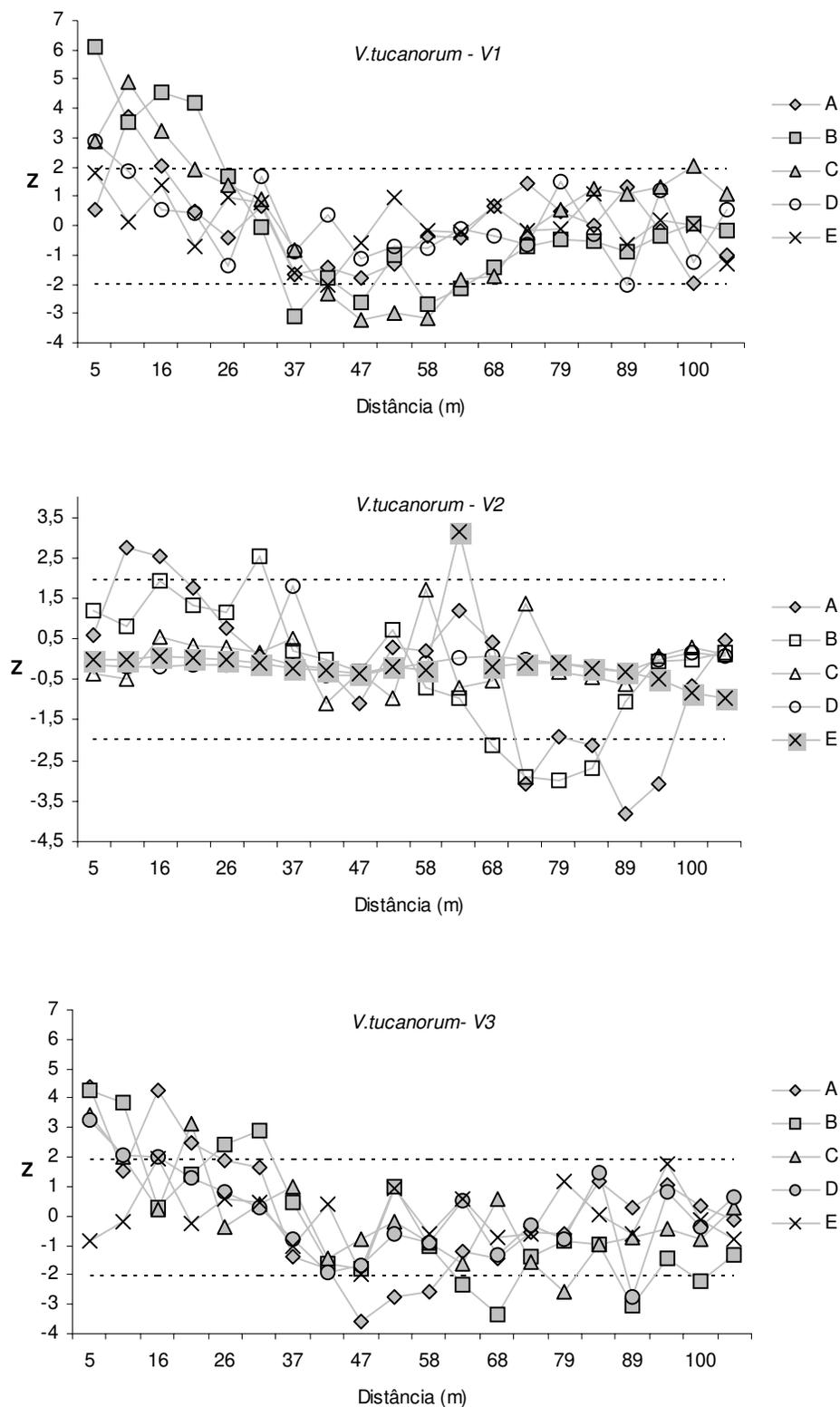


Figura 2. Correlogramas espaciais para as densidades de *V. tucanorum* em diferentes classes de tamanho (A  $\leq$  5cm, 5cm < B  $\leq$  10cm, 10cm < C  $\leq$  15cm, 15cm < D  $\leq$  20cm, E > 20cm) nas áreas do fragmento de cerrado denso (V1, V2, V3). O índice I de Moran é apresentado na forma padronizada (Z), valores extremos ( $Z > 1,96$  ou  $Z < -1,96$  – linha pontilhada) indicam autocorrelação espacial numa dada distância ( $P < 0,05$ ). Símbolos cheios indicam significância geral do correlograma ( $\alpha' = \alpha / v$ ).

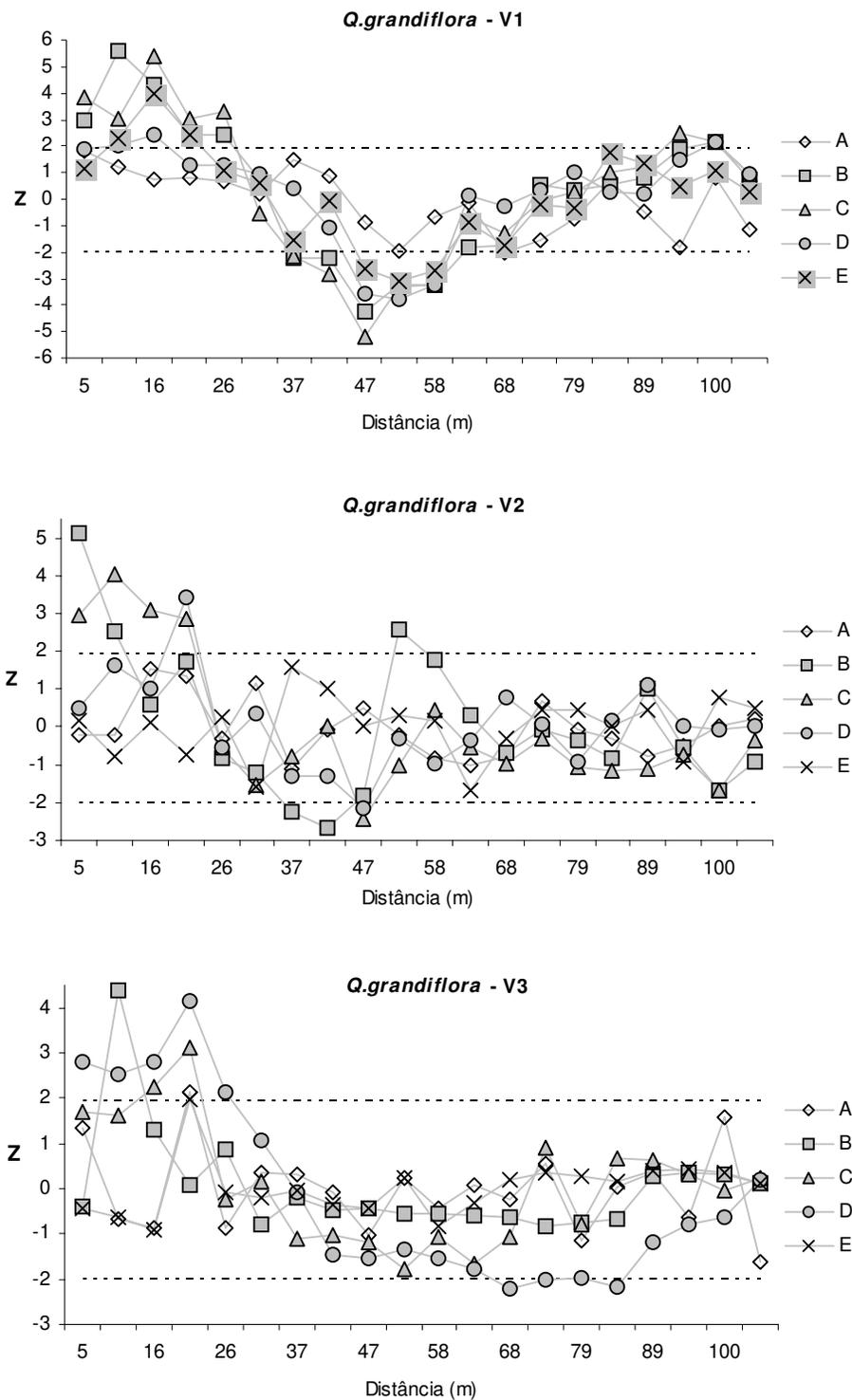


Figura 3. Correlogramas espaciais para as densidades de *Q. grandiflora* em diferentes classes de tamanho (A  $\leq$  5cm, 5cm < B  $\leq$  10cm, 10cm < C  $\leq$  15cm, 15cm < D  $\leq$  20cm, E > 20cm) nas três áreas do fragmento de cerrado denso (V1, V2, V3). O índice I de Moran é apresentado na forma padronizada (Z), valores extremos ( $Z > 1,96$  ou  $Z < -1,96$  – linha pontilhada) indicam autocorrelação espacial numa dada distância ( $P < 0,05$ ). Símbolos cheios indicam significância geral do correlograma ( $\alpha' = \alpha / v$ ).

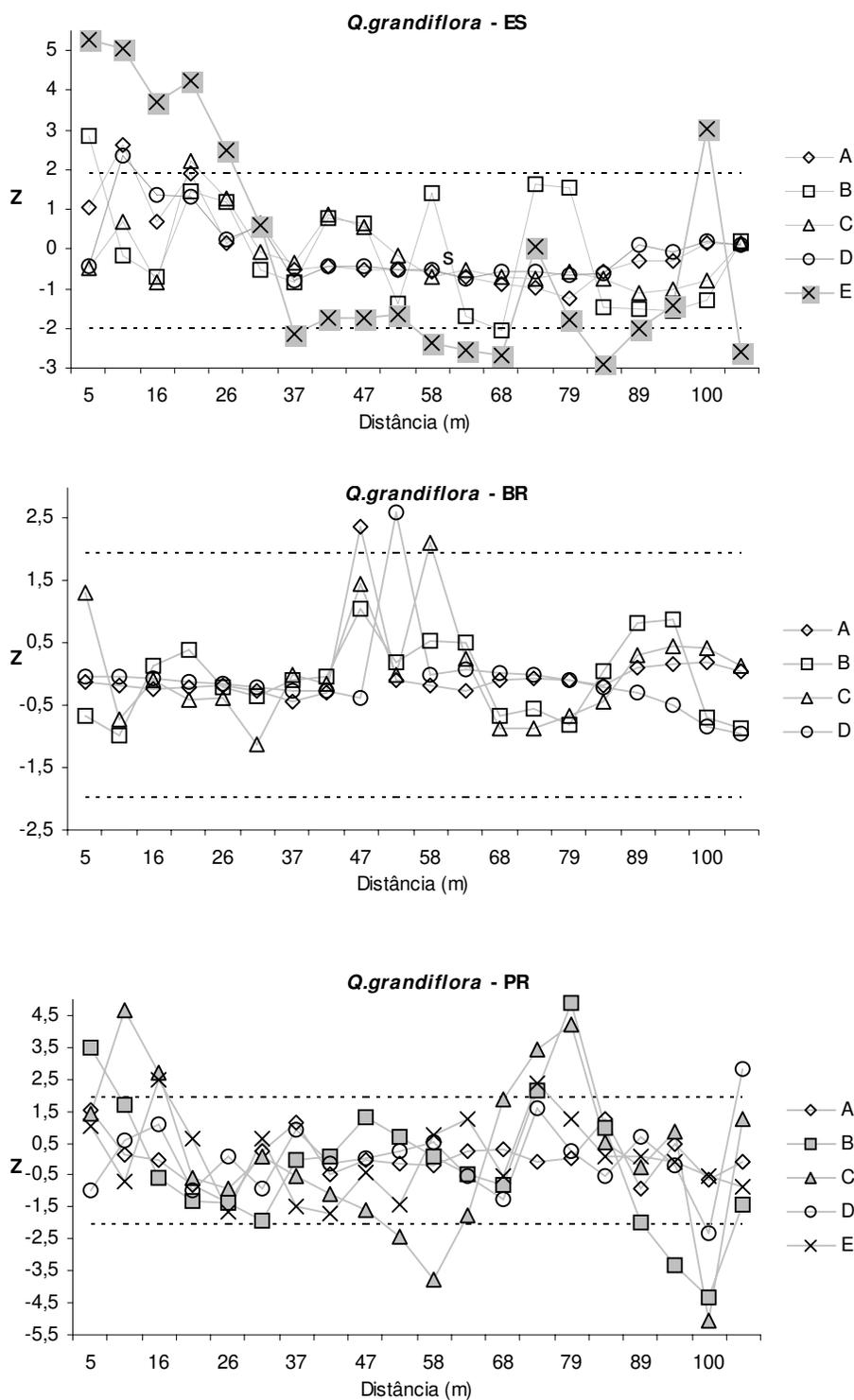


Figura 4. Correlogramas espaciais para as densidades de *Q. grandiflora* em diferentes classes de tamanho (A  $\leq$  5cm, 5cm < B  $\leq$  10cm, 10cm < C  $\leq$  15cm, 15cm < D  $\leq$  20cm, E >20cm) nos fragmento de cerrado típico (BR, PR) e ralo (ES). O índice I de Moran é apresentado na forma padronizada (Z), valores extremos ( $Z > 1,96$  ou  $Z < -1,96$  – linha pontilhada) indicam autocorrelação espacial numa dada distância ( $P < 0,05$ ). Símbolos cheios indicam significância geral do correlograma ( $\alpha' = \alpha / v$ ).

## **Considerações Finais**

Os resultados obtidos neste estudo indicam algumas tendências de variação de plantas do cerrado em termos de relações alométricas e padrões espaciais da população entre espécies e conforme o ambiente. Espécies de cerrado podem diferir em termos de plasticidade nas relações alométricas entre fragmentos. Diferenças e semelhanças entre espécies parecem tanto ser consequência de restrições ligadas à filogenia quanto à convergência adaptativa entre espécies. Variações de forma, evidenciadas pelo estudo de relações alométricas, podem estar relacionadas a estratégias diferentes entre espécies diante de um determinado conjunto de condições e disponibilidade de recursos, influenciando a estrutura e processos populacionais. Os padrões espaciais das espécies estudadas tanto em escala ampla (entre fragmentos), quanto em escala local (interior de fragmentos), parecem ser relacionadas às diferenças entre as espécies em termos de dispersão e condições adequadas para germinação, crescimento inicial e recrutamento até a maturidade, indicando uma relação entre padrão espacial e história de vida. Para as espécies estudadas parece que fases diferentes do desenvolvimento são críticas para o estabelecimento dos padrões espaciais observados.

De uma maneira geral, os resultados aqui obtidos chamam atenção para diferenças entre espécies de cerrado na variabilidade morfológica e nos padrões populacionais conforme as características do ambiente. Conhecer essa variação pode ter importância tanto na escolha de espécies para ações de reflorestamento ou manejo sustentável, quanto na idealização de unidades de conservação. As tendências observadas, no entanto, consideraram um grupo pequeno de espécies e de fisionomias de cerrado. Inferências gerais para espécies arbóreas do cerrado dependem de estudos com um número maior de espécies abrangendo um número maior de fisionomias. Estudos de alometria considerando medidas de outras variáveis (além de altura e diâmetro) podem indicar variações de forma que possivelmente correspondam a variações de estratégias entre espécies frente a uma série de fatores importantes no cerrado, como fogo, nutrientes e umidade no solo. Nesses estudos, é importante que tais fatores sejam quantificados e correlacionados às variações nas relações alométricas. Estudos de dinâmica podem revelar quanto as diferenças na forma correspondem a diferenças em termos de história de vida influenciando os padrões espaciais de espécies.