

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



CAROLINA BERNUCCI VIRILLO

**Influência do microhabitat e da densidade e distância de vizinhos
na demografia de populações espécies arbóreas**


Este documento corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Carolina Bernucci Virillo
e aprovado(a) pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título
de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador: Flávio Antonio Maes dos Santos

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

V819i

Virillo, Carolina Bernucci

Influência do microhabitat e da densidade e distância de vizinhos na demografia de populações de espécies arbóreas / Carolina Bernucci Virillo. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.

Orientador: Flavio Antonio Maês dos Santos.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Demografia. 2. Microhabitat. 3. Densidade demográfica. 4. Topografia. 5. Plantas – Efeito da luz.
I. Santos, Flavio Antonio Maês dos Santos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: The influence of microhabitat and distance and density of neighbors on the population demography of four woody species.

Palavras-chave em inglês: Dmography; Microhabitat; Population density; Topography; Effect of light on plants.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutora em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Flavio Antonio Maês dos Santos, Rafael Silva Oliveira, Márcia Cristina Mendes Marques, Ivan Schiavini da Silva, Gislene Maria da Silva Ganade.

Data da defesa: 18/08/2010.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 18 de Agosto de 2010

Banca Examinadora:

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



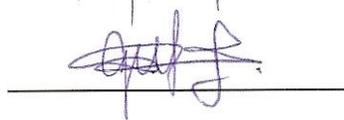
Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira



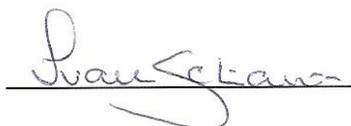
Profª Drª Márcia Cristina Mendes Marques



Profª Drª Gislene Maria da Silva Ganade



Prof. Dr. Ivan Schiavini da Silva



Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly



Profª.Drª. Alessandra dos Santos Penha



Drª Marisa Gesteira Fonseca



Agradecimentos

Ao Flavio, pela paciência, orientação e amizade.

Ao Projeto Biota Gradiente Funcional, e em especial ao Prof. Carlos Joly, pelo aprendizado de trabalhar em uma equipe multidisciplinar, pelo apoio logístico e dados concedidos.

Aos membros da pré-banca, Prof^a Dr^a Márcia Marques, Prof^a Dr^a Gislene Ganade e Prof. Dr. Rafael S. Oliveira.

À FAPESP, pela bolsa de doutorado.

Ao Instituto Florestal, pela autorização para conduzir a pesquisa nas áreas.

Aos meus pais e irmã pelo apoio e incentivo, e ao Ataliba, por me ensinar por me ensinar a conhecer as plantas, e depois a cultivá-las.

Aos colegas do Projeto Biota, por compartilhar as experiências de campo e as noites na Pousada Betânia: Mariana, Christiane, André Rochelle, Juliano Pequeno, Bruno Aranha, Lorena, Valéria, Rafael, Eliana, Ataliba, Roseli Torres, Zebu, Plínio, Marco Assis e alunos, Viviane, Bruno Rosado, Pedro, Luciana, Simone. Algumas dessas pessoas também ajudaram na análise dos dados.

Ao Sr. Osvaldo e Sr. Salvador, auxiliares de campo da Fazenda Capricórnio, e ao Manuel, auxiliar de campo da Casa de Farinha: o trabalho não existiria sem a ajuda deles.

Aos meus sogros, José Aquiles e Maria Rita, por nos deixar fazer do seu apartamento de praia um alojamento de campo, e tornar as nossas excursões muito mais confortáveis.

A todos os meus amigos, pelo incentivo constante, acadêmico ou pessoal: Flaviana, Anne, Guilherme, Marina, Alessandra, Priscila.

Aos meus colegas de trabalho da Secretaria do Meio Ambiente, pelo apoio e compreensão.

A todos que de alguma forma contribuíram para a execução deste trabalho, meus sinceros agradecimentos.

Sumário

Ficha Catalográfica	ii
Agradecimentos	v
Resumo	1
Abstract	3
Introdução Geral	5
Material e Métodos	9
Referências Bibliográficas	17
Capítulo 1: Estrutura de tamanho, padrão espacial das populações e influência dos vizinhos na mortalidade e no recrutamento de quatro espécies arbóreas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.	23
Resumo	23
Introdução Geral	24
Material e Métodos	27
Resultados	32
Discussão	45
Referências Bibliográficas	51
Capítulo 2: Associação da abundância de indivíduos e da demografia de quatro espécies arbóreas com a topografia e o microambiente de luz na Floresta Ombrófila Densa Atlântica.	55
Resumo	55
Introdução	56
Material e Métodos	59
Resultados	64
Discussão	85
Referências Bibliográficas	90

Capítulo 3: Influência da altitude e do microambiente de luz na fenologia reprodutiva de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, SP.	95
Resumo	95
Introdução	96
Material e Métodos	99
Resultados	101
Discussão	112
Referências Bibliográficas	116
Capítulo 4: Influência do microhabitat no incremento diamétrico de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, SP.	119
Resumo	119
Introdução	120
Material e Métodos	123
Resultados	127
Discussão	134
Referências Bibliográficas	139
Considerações Finais	145

Resumo

Os mecanismos responsáveis pela alta diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais têm sido alvo de intenso debate na literatura, e dentre os inúmeros mecanismos propostos, dois deles têm encontrado relativo suporte empírico: a dependência de densidade e a diferenciação de nichos. O objetivo deste trabalho foi investigar a ocorrência destes mecanismos na Floresta Ombrófila Densa Atlântica, que apresenta uma enorme diversidade de espécies vegetais, que variam em abundância, e uma grande diversidade de habitats, o que faz deste bioma um local apropriado para buscar evidências da ocorrência desses mecanismos. Foi investigada a influência da densidade de coespecíficos, da vizinhança e do microhabitat na demografia de quatro espécies arbóreas, e esperava-se que estes fatores atuassem de maneira conjunta na determinação da demografia das espécies estudadas. Em cinco áreas de 0,25 ha, duas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB) e três na Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM), foram marcados e medidos os indivíduos destas espécies, e um censo foi realizado após dois anos para obtenção de taxas de mortalidade e recrutamento. Indivíduos com PAP (perímetro a altura do peito) > 15 cm foram acompanhados mensalmente para a avaliação da fenologia reprodutiva e do incremento diamétrico. Foi avaliada a influência da densidade de indivíduos e da distância e número de vizinhos coespecíficos na demografia das espécies. Também foi avaliada a relação da demografia com habitats específicos, dados pela declividade e pela porcentagem de abertura de dossel, assim como da fenologia reprodutiva e do incremento diamétrico com a cota de altitude e com o índice de iluminação da copa (IC). Para nenhuma das espécies estudadas foi encontrada relação entre a densidade total

de indivíduos e as taxas de mortalidade e de recrutamento. Entretanto, nas áreas de maior abundância, foram encontradas associações entre os indivíduos mortos e os demais indivíduos da população, assim como diminuição da agregação conforme se considera classes de tamanho maiores, que podem ser interpretadas como evidências dos processos dependentes de densidade, indicando que os processos dependentes de distância ou densidade só se mostram importantes em situações de densidade elevada. Houve relação do número de indivíduos com a declividade para a maioria das espécies, mas foram poucas as relações significativas com a abertura de dossel. A mortalidade, o recrutamento e o crescimento dos indivíduos com PAP < 15 cm apresentaram poucas relações significativas com as variáveis ambientais (IDP e abertura do dossel), provavelmente devido ao baixo número de eventos registrados. Para duas das espécies, a fenologia reprodutiva se relacionou com a cota de altitude, mas não com o IC, indicando um aspecto da preferência de hábitat. Já o incremento diamétrico variou muito dentro de uma mesma cota altitudinal, se relacionando, para duas das espécies, com o IC, mas para as outras duas espécies nem a altitude e nem a iluminação das suas copas explicou a variação observada no crescimento. Recomenda-se que um maior número de variáveis ambientais sejam utilizadas para caracterizar os microambientes quando se busca evidências de preferências de hábitat. É provável que os mecanismos estudados não sejam mutuamente exclusivos e que eles atuem em conjunto na determinação dos processos demográficos populacionais, e assim influenciando conjuntamente na manutenção da grande diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais.

Abstract

The mechanisms that are responsible for the high tree species diversity in tropical forests have been intensively debated on literature, and among the several proposed mechanisms, two of them have been relatively empirically supported: the density-dependence and the niche differentiation. The aim of this work was to investigate the occurrence of these mechanisms on the Atlantic Ombrophilous Dense Forest, that has a huge plant species diversity, that vary on their abundance, and a high diversity of habitats, what makes this biome an appropriate place to seek for the existence of these mechanisms. We investigated the influence of conspecific density, neighborhood and microhabitat on the demography of four tree species, and we expected these factors to act together on determining the demography of the studied species. On five 0.25 ha area, two on the Lowland Ombrophilous Dense Forest and three on the Lower-montane Ombrophilous Dense Forest, we tagged and measured all the plants of the studied species; the plants were re-censused after two years so we obtained the mortality and recruitment rates. Plants with perimeter at breast height (PBH) ≥ 15 cm were monthly observed to evaluate their reproductive phenology and diameter increment. We evaluated the influence of the density of plants and the number and distance of conspecific neighbors on the demography of the studied species. We also evaluated the relationship of the demographic rates with specific habitats, given by canopy openness and declivity, and of the reproductive phenology and diameter increment with the altitude and the crown illumination index (IC). We found no relationship between the total density of individuals and the mortality or recruitment rates, but on the areas of high abundance we found associations between the dead plants and the other plants of the populations, as well as lower aggregation as we considered bigger size classes, which

could be interpreted as evidences of the density dependent processes, indicating that the density or distance-dependent processes are important only on high density situations. We found significant relationships between the number of individuals and declivity for the majority of species, but there were few significant associations with the canopy openness. Mortality, growth and recruitment of plants PBH < 15 cm have few significant correlations with environmental variables (declivity and canopy openness), probably because of the low number of events registered. For two of the studied species, the reproductive phenology was related to the altitude but not with IC, indicating one aspect of the habitat preference. The diameter increment showed great variation on the same altitude, and for two species it was related with IC, but for the other two neither the altitude nor the IC explained the observed variation on growth. We recommend the use of more environmental variables to characterize the microenvironments when seeking for evidence of habitat preference. It's possible that the studied mechanisms are not mutually exclusive and that they act together on determining the demographic processes, and so, influencing together the maintenance of the high tree species diversity on tropical forests.

Introdução Geral

Uma questão central em ecologia que tem sido alvo de intenso debate é quais são os mecanismos que geram e mantêm a alta diversidade de espécies de árvores em florestas tropicais (Connell 1978, Hubbell 2001, Wright 2001). Diversas hipóteses foram propostas para explicar a coexistência de um grande número de espécies e um número crescente de trabalhos têm sido realizados no sentido de testar estas hipóteses (Janzen 1970, Hubbell 1980, Clark & Clark 1984, Queenborough *et al.* 2007). Wright (2001), em um trabalho de revisão sobre as hipóteses propostas e dos estudos que apresentaram suporte às hipóteses por meio de evidências empíricas, sugeriu que três dos mecanismos propostos apresentam um forte suporte empírico, e que estes mecanismos não são mutuamente exclusivos e podem atuar em conjunto: a diferenciação de nichos e o reduzido recrutamento próximo de adultos coespecíficos (“efeito Janzen-Connell”) e o efeito negativo da densidade.

O efeito negativo da densidade ocorre quando a presença de coespecíficos nas proximidades prejudica a performance de um indivíduo, por meio de competição, alelopatia ou transmissão de patógenos (Wright 2001). O efeito negativo da densidade limita localmente a abundância de coespecíficos, o que abre espaço para o estabelecimento de outras espécies, facilitando a coexistência. Uma maneira de detectar o efeito negativo da densidade é comparar a performance de populações em locais com densidades distintas, e trabalhos realizados neste sentido encontraram resultados contrastantes. Hubbell *et al.* (1990) encontraram que os efeitos de densidade só são evidentes nas duas espécies mais abundantes na ilha de Barro Colorado, e outros trabalhos baseados em uma única espécie encontraram evidências da presença de dependência de densidade negativa (Alvarez-Buylla 1994, Silva-Mattos *et al.* 1999)

ou de dependência de densidade positiva (Schupp 1992). Assim, o papel da dependência da densidade na performance dos indivíduos e na manutenção da alta diversidade em florestas tropicais ainda permanece em aberto, não sendo possível prever em quais situações esse mecanismo irá atuar de maneira determinante na demografia das populações.

Um outro enfoque comumente usado para detectar a influência negativa da densidade de coespecíficos sobre a performance das populações foi motivado pelos trabalhos de Janzen (1970) e Connell (1971). No início da década de 1970, Janzen (1970) e Connell (1971) propuseram, independentemente, que haveria maior mortalidade de plântulas e sementes próximas à planta-mãe (devido à especificidade de patógenos e herbívoros, que se alimentam da planta-mãe ou se concentram em locais com alta densidade), e que este poderia ser um fator importante na manutenção da diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais. Segundo este modelo, a baixa probabilidade de recrutamento nas proximidades dos coespecíficos adultos faria com que houvesse maior probabilidade de recrutamento heteroespecífico, permitindo a coexistência de espécies, e causando um menor agrupamento dos indivíduos maiores em relação aos menores. Ao fazer inferências sobre o padrão espacial da mortalidade a partir do padrão espacial de indivíduos em diferentes classes de tamanho, é necessário aceitar a premissa de que a distribuição espacial das sementes das coortes que compõem as classes de tamanho foi semelhante, e qualquer diferença na produção de sementes entre coortes quebraria esta premissa (Clark & Clark 1984). Portanto, é fundamental investigar o padrão espacial de mortalidade e do recrutamento e sua relação com a proximidade de coespecíficos para que se possa compreender a influência da presença de vizinhos coespecíficos na demografia das populações.

A outra teoria elaborada para explicar a alta diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais e que, segundo Wright (2001), apresenta forte suporte empírico, é a teoria da diferenciação de nichos (chamada de *niche-assembly theory* por Hubbell 2001). Em florestas tropicais, a heterogeneidade ambiental resulta em uma grande diversidade de microhabitats, e segundo esta teoria, a coexistência de um grande número de espécies estaria relacionada à associação das espécies com microhabitats específicos, impedindo a exclusão de espécies por competição por recursos. Apesar de alguns trabalhos terem apontado a preferência de espécies por microhabitats específicos relacionados a tipo de solo e topografia (Clark *et al.* 1998, 1999) ou ao microambiente de luz (Aiba *et al.* 2004, Clark & Clark 1987, Clark & Clark 1992, Clark *et al.* 1993, entre outros), estudos realizados no nível de comunidade na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Aranha 2008, Rochelle 2008) não apresentaram resultados conclusivos neste sentido. No entanto, os estudos realizados no nível de comunidade geralmente incluem somente indivíduos adultos e apresentam uma abordagem estática da associação das espécies com os microhábitats. Assim, o uso de uma abordagem dinâmica, que busque relações entre as taxas demográficas de cada espécie e microhábitats específicos, pode trazer mais evidências sobre a preferência de hábitat ao indicar de que forma a distribuição diferencial dos indivíduos de uma espécie em relação ao hábitat foi moldada.

A Floresta Ombrófila Densa Atlântica é considerada um dos hotspots de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000) devido ao alto endemismo e diversidade de espécies e grande perda de hábitat (no estado de São Paulo, restam cerca de 8% da vegetação original – Galindo-Leal & Câmara 2005). Por apresentar altos valores de riqueza de espécies arbóreas, chegando a apresentar mais de 200 espécies por

hectare (Rochelle 2008, Joly & Martinelli 2008), pode ser considerado como local adequado para que se busque evidências empíricas dos mecanismos propostos para a coexistência de um grande número de espécies.

Neste contexto, o objetivo do presente trabalho é verificar a ocorrência dos mecanismos de coexistência de espécies, utilizando como objeto de estudo as populações de quatro espécies arbóreas comumente encontradas nas áreas estudadas. Para tanto, pretendemos responder às seguintes questões específicas:

1) As espécies estudadas apresentam evidências dos efeitos de densidade, dados pela maior mortalidade ou menor recrutamento em localidades com alta densidade de indivíduos coespecíficos?

2) O padrão espacial das diferentes classes de tamanho das espécies estudadas, assim como o padrão espacial da mortalidade e do recrutamento em relação aos indivíduos coespecíficos, refletem os mecanismos dependentes de distância ou densidade propostos pelo modelo de Janzen e Connell?

3) As abundâncias das espécies estudadas, assim como a mortalidade, o recrutamento, o crescimento individual e a fenologia reprodutiva, refletem preferência de microhabitat, em termos de topografia e microambiente de luz, segundo o proposto pela teoria da diferenciação de nichos?

Material e Métodos

Área de estudo

Localização

A área de estudo situa-se no Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba), no município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo (23° 22' S, 44° 48' O). O Parque abrange uma área de 47500 ha (Alves 2000) e está sob responsabilidade do Instituto Florestal do Estado de São Paulo e da Secretaria do Meio Ambiente (SMA). A vegetação dominante é a Floresta Ombrófila Densa (Alves 2000).

As áreas estudadas são localizadas ao longo de um gradiente altitudinal da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, vinculadas ao Projeto Temático “*Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar*” (FAPESP 03/12595-7). Neste projeto temático, foram instaladas 13 parcelas de 1 ha ao longo de um gradiente de altitude no Parque Estadual da Serra do Mar, sendo uma parcela na restinga (altitude máxima de 50m), quatro na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (50-100m de altitude), quatro na Floresta Ombrófila Densa Submontana (200-400m de altitude) e quatro na Floresta Ombrófila Densa Montana (800-1200m de altitude). No presente projeto, foram escolhidas cinco parcelas de 1 ha, duas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB1 e TB2) e três na Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM1, SM2 e SM3). Cada parcela de 1 ha foi dividida em quatro e foi sorteado um quarto da parcela (0,25 ha divididos em 25 parcelas de 10x10 m), totalizando uma área amostrada de 1,25 há onde foram realizados os censos dos indivíduos (ver nos itens Procedimento de Campo de cada capítulo). As observações das fenofases reprodutivas e do crescimento dos indivíduos de porte arbóreo (perímetro

do tronco na altura do peito maior ou igual a 15 cm) por meio das cintas dendrométricas foram realizadas em indivíduos localizados na totalidade de cada uma das cinco parcelas de 1 ha do Projeto Temático utilizadas no presente trabalho.

A topografia do terreno difere bastante entre as parcelas: as localizadas na cota até 100 m (TB1 e TB2) e a parcela de menor altitude da cota 200-400 m (SM1) apresentam declividade suave, enquanto que as parcelas nas altitudes mais elevadas (SM2 e SM3) apresentam um terreno muito acidentado (Figura 1), o que pode influenciar tanto o estabelecimento quanto o crescimento e a mortalidade das menores plantas. Esta variação na topografia pode estar relacionada a uma grande variedade de microhabitats (já que a variação na topografia está frequentemente associada às variações em condições edáficas e disponibilidade de água no solo), e a existência dessa variedade de microhabitats seria uma das condições para que a diferenciação de nichos entre as espécies co-ocorrentes possa acontecer, tornando a área de estudo adequada para que se busque evidências empíricas para esta teoria.

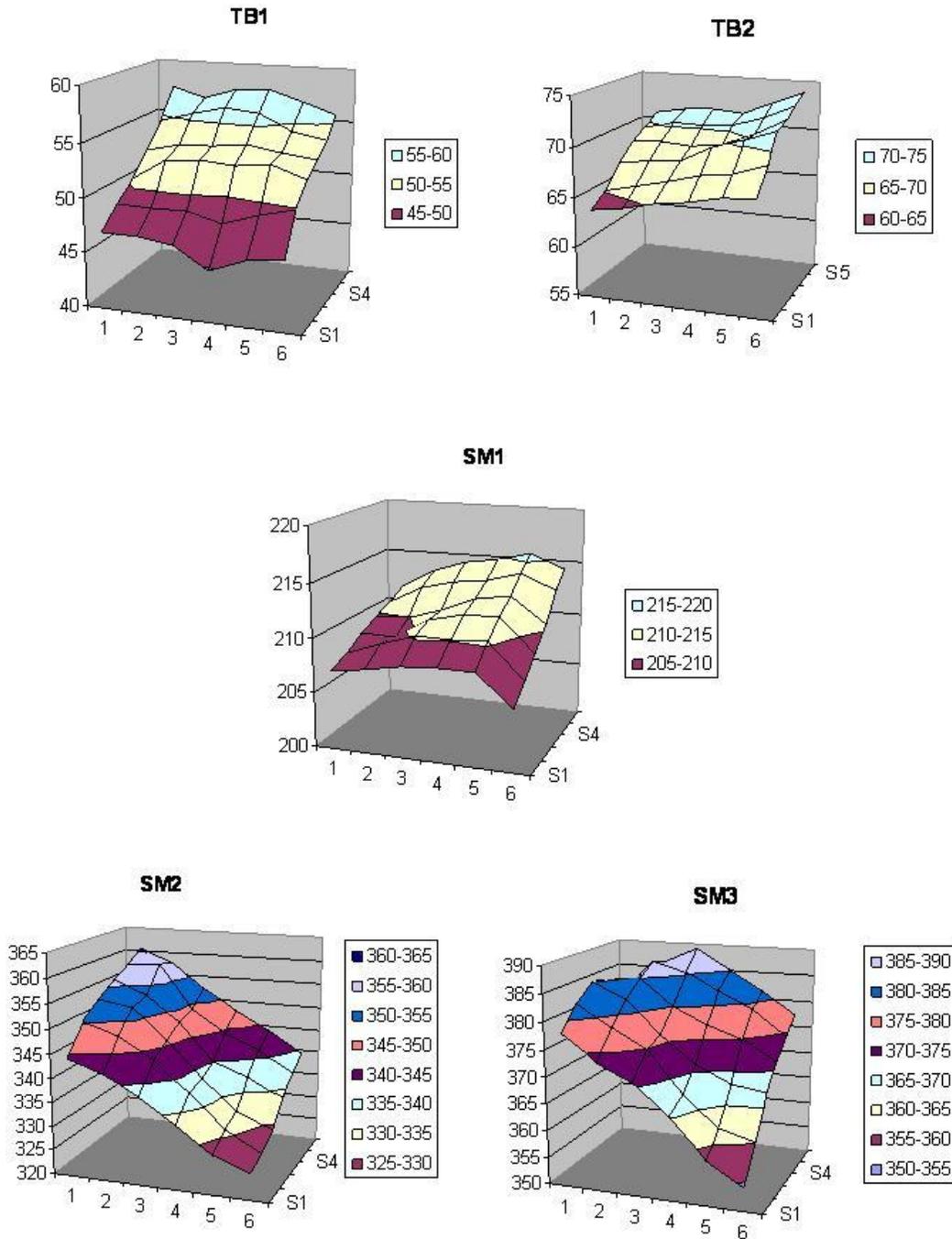


Figura 1: Mapa representativo da topografia das parcelas estudadas, nas cotas altitudinais de até 100m (TB1 e TB2) e 200-400m (SM1, SM2 e SM3). Os eixos x e y representam o vértice de cada subparcela, e o eixo z representa a altitude de cada vértice; as legendas referem-se a linhas de altitude em intervalos de 5 m.

Todas as áreas são bem preservadas, sendo caracterizadas como áreas de vegetação primária; entretanto, as parcelas localizadas na cota até 100m apresentam algumas trilhas enquanto que nas parcelas da cota 200-400m essas trilhas praticamente inexistem. Adicionalmente, nas parcelas da cota 200-400m, foram observados alguns eventos de extração de palmito (*Euterpe edulis* Mart., Arecaceae), além de indícios de presença de caçadores.

Clima

O clima da região é classificado como Af, segundo o sistema de Köppen (1948), indicando clima tropical chuvoso com chuvas o ano todo. A precipitação anual média é de 2600 mm, e as temperaturas médias máximas e mínimas de 24,7 °C e 17,6 °C, respectivamente. Os maiores índices pluviométricos ocorrem no verão, durante os meses de dezembro a fevereiro; no inverno o clima é menos úmido e com baixa pluviosidade entre os meses de maio a agosto, acarretando em períodos de déficit hídrico na estação seca (Figura 2)

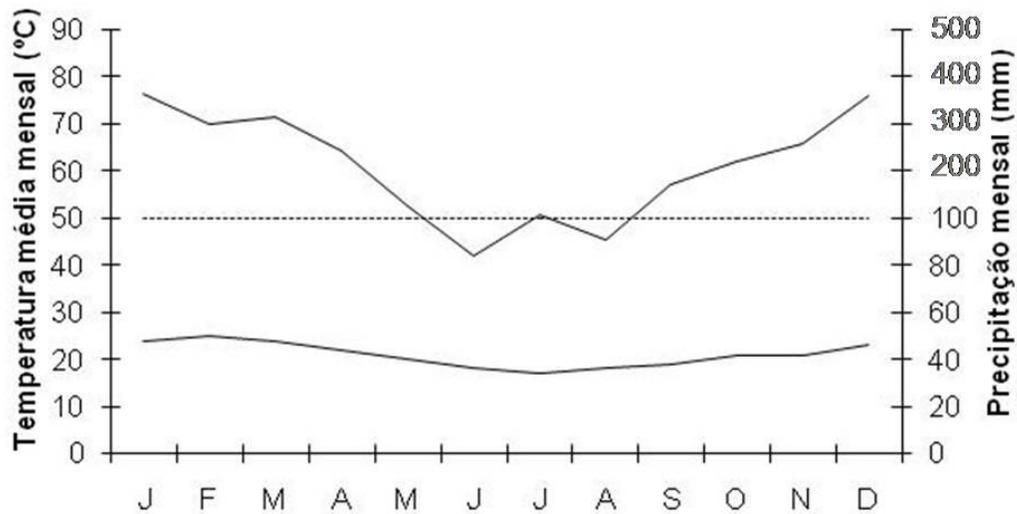


Figura 2: Diagrama climático construído com os dados de precipitação média e temperatura média para cada mês entre os anos de 1960 e 1990 da estação meteorológica do CPTEC de Ubatuba, SP (Banco de Dados Climáticos, 2010). O eixo à esquerda representa a temperatura (°C) e o eixo à direita representa a precipitação mensal (mm). A linha pontilhada representa o limiar do déficit hídrico, a linha superior a precipitação e a linha inferior a temperatura.

Espécies estudadas

Sloanea guianensis (Elaeocarpaceae), *Garcinia gardneriana* (Clusiaceae), *Virola bicuhyba* (Myristicaceae) e *Eriotheca pentaphylla* (Malvaceae) são espécies arbóreas abundantes nas áreas estudadas (Campos 2008, Rochelle 2008, E. Prata, H.R. Gonçalves, J.A.M.A. Gomes, comunicação pessoal), representando componentes importantes na estrutura da comunidade arbórea local, pois processos dinâmicos que ocorrem com espécies que apresentam alta abundância influenciam fortemente a dinâmica da comunidade como um todo. Estas espécies foram escolhidas por sua facilidade de identificação e por ocorrerem ao longo do gradiente altitudinal estudado, com diferentes abundâncias, permitindo avaliar a influência da altitude e da densidade de indivíduos co-específicos na demografia das populações.

Sloanea guianensis (Aubl.) Benth (Elaeocarpaceae), conhecida popularmente como sapopema, é uma espécie emergente considerada característica da Floresta Pluvial Atlântica entre 0-700m de altitude; apresenta ampla distribuição e baixa frequência, mas comumente é registrada como uma das espécies de maior importância da planície costeira (Alves 2000). Em um estudo fitossociológico realizado por Sanchez *et al.* (1999) na Floresta Atlântica de Encosta em Picinguaba, em localidades muito próximas ou coincidentes com as parcelas utilizadas no presente trabalho, a espécie foi uma das que apresentou maior número de indivíduos, demonstrando sua grande importância para a estrutura da comunidade florestal. A espécie, classificada como secundária tardia (Sanchez *et al.* 1999), frutifica entre os meses de outubro e novembro (Alves 2000). Nas áreas estudadas, apresenta abundância de indivíduos com PAP (perímetro do tronco na altura do peito) maior ou igual a 15 cm que varia entre 14 e 29 indivíduos/hectare (Joly & Martinelli 2008).

Garcinia gardneriana (Planch & Triana) Zappi (Clusiaceae) (= *Rheedia gardneriana*), conhecida popularmente como bacupari, é uma espécie arbórea de sub-dossel que atinge de 5 a 10 m de altura (van den Berg 1979) característica do interior de mata de beira de rios e córregos (Lorenzi 1992). Segundo SMA (2001), é indicada para plantios em áreas de recuperação florestal, ocorrendo naturalmente em áreas de restinga, Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecídua; no Brasil, ocorre desde a região amazônica até o Rio Grande do Sul (van den Berg 1979). Segundo o estágio sucessional, a espécie é classificada como secundária tardia ou clímax (SMA 2001) ou secundária tardia (Sanchez *et al.* 1999). A espécie frutifica nos meses mais úmidos, de dezembro a fevereiro, e seus frutos, drupáceos e amarelos, fornecem farta alimentação para a fauna (Lorenzi 1992). Nas áreas estudadas, apresenta abundância de indivíduos com PAP (perímetro do tronco na altura do peito) maior ou igual a 15 cm que varia entre 16 e 37 indivíduos/hectare (Joly & Martinelli 2008).

Eriotheca pentaphylla (Vell.) A. Robyns (Malvaceae), conhecida popularmente como imbiruçu, é uma árvore de dossel que atinge de 20 a 25 m de altura (Fischer 1997); em relação ao estágio sucessional, é caracterizada como pioneira (SMA 2001) ou secundária inicial (Sanchez *et al.* 1999), sendo indicada para plantios em áreas de recuperação florestal (SMA 2001). A espécie floresce de abril a junho e dispersa seus frutos de outubro a dezembro (Fischer 1997). Estudando uma população na Estação Ecológica da Juréia, SP, Fischer (1997) encontrou que a população frutifica todos os anos, mas não todos os indivíduos da população o fazem, indicando variabilidade intrapopulacional na produção de frutos. Nas áreas estudadas, apresenta abundância de indivíduos com PAP (perímetro do tronco na altura do peito) maior ou igual a 15 cm que varia entre sete e 61 indivíduos/hectare (Joly & Martinelli 2008).

Virola bicuhyba Schott (Warb.) (Myristicaceae), popularmente conhecida como bicuíba, é uma árvore de dossel dióica que atinge de 15 a 30 m de altura que ocorre frequentemente em áreas de Floresta Ombrófila Densa Atlântica primária (Rodrigues 1980 *apud* Ziparro & Morelatto 2005). A espécie é semidecídua, heliófita, característica e exclusiva da floresta pluvial atlântica, nos estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e extremo nordeste do Rio Grande do Sul (Reitz & Klein 1968 *apud* Sevegnani 2004). Ocorre principalmente no interior da floresta primária, podendo regenerar em capoeiras (Lorenzi 1992). Segundo SMA (2001), é indicada para plantios em áreas de recuperação florestal, ocorrendo naturalmente em áreas de restinga, Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecídua; a espécie é classificada como secundária tardia ou clímax (SMA 2001) ou secundária tardia (Sanchez *et al.* 1999). Nas áreas estudadas, apresenta abundância de indivíduos com PAP (perímetro do tronco na altura do peito) maior ou igual a 15 cm que varia entre cinco e 20 indivíduos/hectare (Joly & Martinelli 2008).

O presente trabalho é dividido em quatro capítulos inter-relacionados, que têm por objetivo testar a ocorrência de dois dos mecanismos propostos para explicar a grande diversidade de espécies vegetais em florestas tropicais: a diferenciação de nichos e o efeito da densidade e distância de coespecíficos na demografia. O Capítulo 1 trata da estrutura espacial e da influência da vizinhança na mortalidade e no recrutamento das espécies estudadas. O Capítulo 2 abordou a relação entre as variáveis demográficas (número de indivíduos, mortalidade, recrutamento e crescimento) com variáveis abióticas (porcentagem de abertura de dossel e declividade do terreno). O Capítulo 3 investigou a influência da altitude e do índice de iluminação da

copa na fenologia das espécies, enquanto o Capítulo 4 tratou da influência destes mesmos fatores no incremento diamétrico dos indivíduos com PAP > 15 cm, partindo do princípio de que desempenhos diferenciais em habitats específicos podem ser indicadores de preferência de habitat das espécies, o que sugeriria a atuação do mecanismo de diferenciação de nichos.

Referências Bibliográficas

AIBA, S.I., KITAYAMA, K. & TAKYU, M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mont Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 174: 147-161.

ALVAREZ-BUYLLA, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.

ALVES, L.F. 2000. Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais. Tese de doutorado. UNICAMP, Campinas, SP.

ARANHA, B.A. 2008. Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Atlântica. Dissertação de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP.

BANCO DE DADOS CLIMÁTICOS. 2010. Disponível em <http://bancodedados.cptec.inpe.br>. Acessado em maio/2010.

CAMPOS, M.C.R. 2008. Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do

Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, SP. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas - SP.

CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.

CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Diperyx panamensis*, a neotropical rainforest emergent tree. *Biotropica* 19: 236-244.

CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.

CLARK, D.B., CLARK, D.A. & RICH, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.

CLARK, D.B., CLARK, D.A. & READ, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *The Journal of Ecology* 86: 101-112.

CLARK, D.B., PALMER, M.W., CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.

CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.) *Dynamics of populations*, pp. 298-312. Pudoc, Wageningen, NL.

CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

- FISCHER, E.A. 1997. The role of plumes in *Eriotheca pentaphylla* (Bombacaceae) seed survival in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13:133-138.
- GALINDO-LEAL, C. & CÂMARA, I.G. 2005. Status do *hotspot* Mata Atlântica: uma síntese. *In*: GALINDO-LEAL, C. & CÂMARA, I.G. (eds.). *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica - São Paulo, Conservation International, Belo Horizonte.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- HUBBELL, S.P., CONDIT, R. & FOSTER, R.B. 1990. Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 330: 269-281.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. 2008. Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. Processo FAPESP nº 03/12595-7. Terceiro relatório do projeto temático.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica. México.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores Brasileiras*. Editora Plantarum. Nova Odessa, SP.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2005. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- QUEENBOROUGH, S.A., BURSLEM, D.F.R.P., GARWOOD, N.C. & VALENCIA, R. 2007. Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology* 192: 193-207.
- ROCHELLE, A.L.C. 2008. Heterogeneidade ambiental, diversidade e estrutura da comunidade arbórea de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO-FILHO, H.F. & CÉSAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 31-42.
- SCHUPP, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for the tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *The American Naturalist* 140: 526-530.
- SEVEGNANI, L. 2004. Estrutura e dinâmica de população de *Virola bicuhyba* (Schott) Warb. – Myristicaceae, em Floresta Pluvial Atlântica, Blumenau, SC. Mesa Redonda do 55º Congresso Nacional de Botânica, Viçosa, MG.
- SILVA-MATOS, D.M., FECKLETON, R.P. & WATKINSON, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- SMA 2001. Resolução nº 21 da Secretaria do Meio Ambiente do estado de São Paulo. Disponível em http://www.cetesb.sp.gov.br/licenciamentoo/legislacao/estadual/resolucoes/2001_Res_SMA_21.pdf. Acessado em março/2007.

VAN DEN BERG, M.E. 1979. Revisão das espécies brasileiras do gênero *Rheedia* L. (Guttiferae). *Acta Amazônica* 9: 43-74.

WRIGHT, S.J. 2001. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

ZIPARRO, V.B. & MORELATTO, L.P.C. 2005. Seed predation of *Virola bicuhyba* (Schott) Warb. (Myristicaceae) in the Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 512-522.

Capítulo 1: Estrutura de tamanho, padrão espacial das populações e influência dos vizinhos na mortalidade e no recrutamento de quatro espécies arbóreas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Resumo: A importância dos processos dependentes de distância da planta parental ou da densidade de coespecíficos na manutenção da grande diversidade de espécies de árvores em florestas tropicais ainda permanece em aberto, apesar da grande quantidade de estudos nesse sentido. O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da densidade populacional na estrutura de tamanho, no padrão espacial e nas taxas de mortalidade e recrutamento das populações de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica. Além disso, objetivou-se testar o efeito do número e distância de vizinhos coespecíficos e heteroespecíficos na mortalidade e no recrutamento. Foram marcados, medidos e mapeados os indivíduos de quatro espécies arbóreas em cinco áreas de 0,25 ha; após dois anos foi feito um censo no qual foram registrados os eventos de mortalidade e de recrutamento. Foram estimadas as taxas de mortalidade e de recrutamento para cada área, e foram feitas regressões para testar a relação destas variáveis com a abundância total de indivíduos coespecíficos. Os indivíduos de cada espécie foram agrupados em classes de tamanho e foi avaliado o padrão espacial de cada classe separadamente, usando a Função K de Ripley univariada. Foram testadas as associações entre os indivíduos mortos e ingressantes com os demais indivíduos, com os adultos coespecíficos e com adultos heteroespecíficos através da Função K de Ripley bivariada. Para *E. pentaphylla* e *S. guianensis*, áreas com abundâncias semelhantes apresentaram estruturas de tamanho semelhantes, e áreas com abundâncias distintas apresentaram estruturas diferentes. Para nenhuma das espécies

houve relação significativa entre a abundância total de indivíduos e a mortalidade ou o recrutamento, indicando que para estas espécies a abundância não é um bom preditor de taxas demográficas, e que as interações entre os indivíduos, se existentes, devem ocorrer em uma escala menor do que a parcela de 0,25 ha. Todas as espécies apresentaram padrão espacial agregado. Contudo, a diminuição da agregação em classes de tamanho maiores só ocorreu nas parcelas de maior abundância para *G. gardneriana* e *E. pentaphylla*, assim como a agregação dos indivíduos mortos, indicando que os efeitos de densidade só são evidentes em densidades elevadas. Não houve associação dos mortos ou dos ingressantes com os adultos coespecíficos como regra geral, mas houve associação dos mortos com os demais indivíduos vivos da população, indicando que o número de vizinhos exerce mais influência sobre a mortalidade do que a presença de vizinhos adultos. Entretanto, a ausência de um padrão geral de associação entre os grupos sugere que é improvável que os mecanismos dependentes de distância ou densidade, isoladamente, sejam responsáveis pela determinação do padrão espacial e da demografia dos indivíduos adultos das espécies estudadas, e assim, da manutenção da grande diversidade de espécies em florestas tropicais.

Introdução

O arranjo espacial de indivíduos de uma espécie arbórea reflete padrões históricos de recrutamento e sua modificação por eventos de mortalidade (Hutchings 1997). Um padrão espacial observado pode ter sido influenciado por inúmeros fatores, como padrões de reprodução clonal ou distribuição de sementes, heterogeneidade ambiental, históricos de perturbação e interações competitivas (Coomes *et al.* 1999).

Não é possível atribuir um arranjo espacial de plantas observando a apenas um processo em particular, mas a análise do padrão pode ajudar a esclarecer quais processos são importantes, fornecendo informações sobre a dinâmica populacional e a competição intra ou inter-específica (Forget *et al.* 1999, Fonseca *et al.* 2004).

No início da década de 1970, Janzen (1970) e Connell (1971) propuseram, independentemente, que processos dependentes da distância da planta parental ou da densidade de indivíduos coespecíficos seriam responsáveis pela manutenção da alta diversidade de espécies em florestas tropicais. A ação de patógenos ou herbívoros especialistas que respondessem à densidade ou a distância da planta parental faria com que houvesse menor recrutamento coespecífico nas proximidades da planta parental, aumentando as chances de recrutamento heteroespecífico e impedindo que as espécies mais abundantes se tornassem dominantes. Desde então, inúmeros trabalhos foram desenvolvidos procurando verificar a existência desses processos dependentes de distância ou de densidade e qual sua relevância na manutenção da diversidade de florestas tropicais (Clark & Clark 1984, Connell *et al.* 1984, Condit *et al.* 1994). Contudo, os resultados encontrados nesses diversos estudos não permitem uma interpretação inequívoca, já que há evidências claras da existência desses processos em alguns casos, mas em outros estudos os resultados encontrados não são conclusivos, fazendo com que a importância da dependência de densidade como mecanismo mantenedor da diversidade das florestas tropicais permaneça incerta (Buyavejchevin *et al.* 2003).

Nas florestas tropicais, o padrão espacial de indivíduos numa população mais comumente encontrado é o agregado, com o grau de agregação diminuindo das menores para as maiores classes de tamanho (Clark & Clark 1984, Condit *et al.* 2000).

Esta diminuição do grau de agregação nas maiores classes de tamanho seria um indicativo de que processos dependentes de distância ou densidade estariam atuando, já que segundo o modelo de Janzen-Connel, a mortalidade de sementes ou plântulas será maior nas proximidades da planta-mãe devido ao ataque de patógenos e herbívoros especialistas (Janzen 1970, Connel 1971). Este padrão de mortalidade também pode ser causado pela alta densidade de plântulas nas proximidades da planta-mãe, por meio de competição por recursos com outras plântulas (*self-thinning* ou auto-desbaste) ou por interferência causada pelo indivíduo adulto (como queda de galhos e serrapilheira, alelopatia ou sombreamento – Clark & Clark 1984). Se os processos dependentes de distância ou densidade forem importantes na formação do padrão espacial de uma população, pode haver segregação espacial entre plantas de classes de tamanho distintas (Clark & Clark 1984). Por outro lado, a distribuição espacial diferenciada entre indivíduos diferindo em estádios de desenvolvimento também pode ser um indicativo de mudanças em requerimentos ambientais ao longo da ontogenia da espécie (Clark & Clark 1992). Avaliar se a segregação espacial entre diferentes classes de tamanho ocorre da mesma maneira em localidades com densidades populacionais ou características ambientais diferentes pode ajudar a identificar o mecanismo que moldou este padrão.

Para fazer inferências sobre o padrão espacial da mortalidade somente a partir do padrão espacial de classes de tamanho diferentes, é necessário aceitar a premissa de que a distribuição espacial das sementes das coortes que compõem as classes de tamanho foi semelhante; entretanto, qualquer diferença na produção de sementes entre coortes é suficiente para invalidar esta premissa (Clark & Clark 1984). Portanto, investigar o padrão espacial de mortalidade e do recrutamento e sua relação com a

presença dos demais indivíduos da população, mesmo em um curto período de tempo, pode trazer informações importantes sobre a influência dos mecanismos dependentes de distância ou densidade sobre o padrão espacial dos indivíduos de uma população, como proposto pelos modelos de Janzen e Connell.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da densidade populacional na estrutura de tamanho, no padrão espacial e nas taxas de recrutamento e mortalidade de quatro espécies arbóreas de mata atlântica, assim como testar o efeito do número e distância de vizinhos coespecíficos e heteroespecíficos na mortalidade e no recrutamento. Para isso, pretendemos responder às seguintes questões: 1) A estrutura de tamanho, o padrão espacial, a mortalidade e o recrutamento diferem em áreas com diferentes densidades populacionais? 2) O grau de agregação varia entre as diferentes classes de tamanho? 3) O padrão espacial dos indivíduos mortos e ingressantes é associado com a presença e distância de vizinhos coespecíficos ou heteroespecíficos?

Material e Métodos

Procedimento de campo

Dentro das parcelas estudadas, todos os indivíduos de *G. gardneriana*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* com altura igual ou superior a 30 cm foram medidos e marcados com uma etiqueta numerada. Para *E. pentaphylla*, foram marcados e medidos todos os indivíduos com DAS (diâmetro da base do tronco na altura do solo) igual ou superior a 2 cm devido à abundância muito elevada de indivíduos com tamanho inferior a este limite. Para os indivíduos com PAP (perímetro do tronco à altura do peito – 1,30m) maior ou igual a 15 cm foram tomadas medidas de PAP (medido com

uma fita métrica, precisão de 0,1 cm) e para os indivíduos com tamanho inferior foram tomadas medidas de DAS (medido com um paquímetro, precisão de 0,1 mm). Para todos os indivíduos foram tomadas medidas de sua localização dentro de cada subparcela por meio de um sistema de coordenadas X e Y. Foram utilizadas as mesmas referências para a tomada das medidas das coordenadas X e Y que o Projeto Temático anteriormente citado, permitindo a análise do padrão espacial de recrutamento e mortalidade em relação a todos os indivíduos com PAP ≥ 15 cm (por conveniência serão chamados de adultos, independente de seu *status* reprodutivo) presentes na parcela, inclusive os de outras espécies. Um primeiro censo foi realizado em 2006, e em 2008 foi realizado um re-censo onde os eventos de mortalidade e recrutamento foram registrados: para os indivíduos recrutados foram tomadas as mesmas medidas anteriormente citadas, e foram consideradas mortas plantas encontradas mortas em pé ou indivíduos que não foram encontrados nas subparcelas mesmo após uma procura extensiva.

Análise de dados

Em um primeiro momento, para obter uma abordagem geral da variação da mortalidade e do recrutamento entre áreas com diferentes abundâncias totais de indivíduos, foram estimadas as taxas de mortalidade (m) e de recrutamento (i) através de um modelo exponencial:

$m = 1 - (N_t - M / N_t)^{1/t}$, onde N_t representa o número de indivíduos no primeiro censo, M representa o número de indivíduos que morreu no período entre os censos e t representa o intervalo de tempo entre os censos, em anos (Sheil *et al.* 1995), e

$i = \ln ((N_{t+1})/ N_t)/t$, onde N_t é o número de indivíduos no primeiro censo, I é o número de indivíduos ingressantes no censo seguinte (que atingiram o critério de inclusão no período entre os censos) e t é o intervalo de tempo entre os dois censos, em anos (Fonseca *et al.* 2004).

Para avaliar a existência de uma relação entre o número de indivíduos mortos ou ingressantes e o número inicial de indivíduos, foram feitas regressões simples e verificado o ajuste dos pontos a um modelo linear, utilizando cada parcela de 0.25 ha como unidade amostral (n=5 parcelas).

Posteriormente, os indivíduos de cada uma das espécies estudadas foram agrupados em classes de tamanho, de acordo com sua medida de DAS ou PAP tomada no primeiro censo, e para uma mesma espécie o mesmo intervalo de classes foi utilizado para todas as áreas. O intervalo de classes de tamanho a ser usado para cada espécie foi escolhido levando-se em consideração o tamanho máximo atingido pela espécie, a abundância de indivíduos e a precisão do método de medição utilizado. Desta maneira, as populações de *E. pentaphylla* foram divididas em 4 classes de tamanho (classe 1 = $2 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 4 \text{ cm}$; classe 2 = $4 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 6 \text{ cm}$; classe 3 = $\text{DAS} \geq 6 \text{ cm}$ e $\text{PAP} < 15 \text{ cm}$; classe 4 = $\text{PAP} \geq 15 \text{ cm}$), e as populações de *G. gardneriana*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* foram divididas em cinco classes de tamanho (classe 1 = $\text{DAS} < 1 \text{ cm}$; classe 2 = $1 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 2 \text{ cm}$; classe 3 = $2 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 3 \text{ cm}$; classe 4 = $\text{DAS} \geq 3 \text{ cm}$ e $\text{PAP} < 15 \text{ cm}$; classe 5 = $\text{PAP} > 15 \text{ cm}$). Para obter uma abordagem preliminar da estruturação das populações, para cada espécie foram comparadas as estruturas de tamanho obtidas para cada uma das áreas, por meio do teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999).

Feita a divisão em classes de tamanho, foram realizadas as análises de padrão espacial de cada espécie, tanto considerando o total dos indivíduos como cada classe de tamanho separadamente, utilizando a função K de Ripley univariada (Ripley 1977). Esta é uma distribuição cumulativa das distâncias entre todos os indivíduos, considerando círculos de raio t centrados sobre cada ponto (indivíduo) no mapa. Na função, n representa o número de pontos no mapa, A é a área amostrada em m^2 , w_{ij} é um fator de ponderação para corrigir os efeitos de borda, u_{ij} é a distância entre dois pontos i e j , e I_t é um indicador da função (que assume valor 1 quando i estiver dentro de uma distância t de j e valor 0 nos demais casos).

$$\hat{K}(t) = n^{-2} A \sum_{i \neq j} w_{ij}^{-1} I_t(u_{ij})$$

O fator de ponderação para corrigir o efeito de borda é necessário, pois se a distância entre os pontos i e j for maior do que a distância entre i e a borda mais próxima da parcela, parte da vizinhança do ponto i estará fora do plot, o que causaria um viés nos resultados. Este fator é a proporção da área do círculo de raio u_{ij} centrada no ponto i e passando por j que se encontra dentro dos limites do plot (Haase 2004).

Para o cálculo de $K(t)$, foram utilizados raios t de 0 a 25m, com incrementos em intervalos de 0,5m. Nos casos em que havia menos de dez indivíduos, os incrementos foram feitos em intervalos de 1m, e as análises não foram realizadas para os casos nos quais havia menos de quatro indivíduos. Para facilitar a visualização dos resultados, foram elaborados gráficos de $L(t)$ vs. t , onde $L(t) = [K(t)/\pi]^{1/2} - t$, mas os resultados foram apresentados em uma tabela resumo para facilitar a comparação entre as diferentes áreas. Em um processo espacial aleatório (distribuição de Poisson), a função

$L(t)$ assume valor zero; valores positivos indicam agrupamento espacial e valores negativos indicam regularidade; para a construção dos envelopes de confiança foram realizadas 999 simulações Monte Carlo de um processo espacial aleatório.

Para avaliar se há repulsão ou atração espacial entre grupos de indivíduos foi utilizada a função bivariada K_{12} de Ripley, que caracteriza a relação espacial entre dois tipos de pontos em um mapa (Goreaud & Pelissier 2003). A função é definida de forma que $\lambda_1 K_{12}(t)$ represente o número esperado de pontos do tipo 1 dentro de um círculo de raio t centrado em um ponto arbitrário do tipo 2. Na função, K_{ij} assume valor 1 quando a distância entre o ponto i do tipo 1 e o ponto j do tipo 2 é menor do que o raio t do círculo, e valor zero quando esta distância é maior do que t ; os demais parâmetros da função equivalem aos utilizados na função univariada.

$$\hat{K}_{12}(t) = \frac{1}{\hat{\lambda}_2} \frac{1}{N_1} \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=1}^{N_2} k_{ij}, \text{ com } \hat{\lambda}_2 = N_2 / A.$$

Assim como para a função univariada, foram elaborados gráficos de $L(t)$ vs. t , onde $L(t) = [K_{12}(t)/\pi]^{1/2} - t$ para facilitar a visualização dos resultados. Os envelopes de confiança foram elaborados através de 999 simulações Monte Carlo, de forma que os pontos do tipo 1 são mantidos fixos e os pontos do tipo 2 são aleatorizados no mapa. Valores de $L(t)$ iguais a zero indicam independência entre os pontos, enquanto que valores positivos e negativos indicam associação positiva e negativa entre os tipos de pontos, respectivamente (He & Duncan 2000).

Para cada espécie, foram testadas associações entre os indivíduos mortos e os não mortos (de todas as classes de tamanho), entre os mortos e os indivíduos adultos da mesma espécie, entre os mortos e os indivíduos adultos das demais espécies e

entre os indivíduos da menor classe de tamanho com os indivíduos adultos da mesma espécie. Também foram testadas associações entre os indivíduos ingressantes e todos os demais indivíduos vivos da mesma espécie, entre os ingressantes e os indivíduos adultos da mesma espécie, e entre os ingressantes e os indivíduos adultos das demais espécies. Todas as análises do padrão espacial através da função K foram feitas utilizando o software SPPA 2.0.3 (Haase 2004).

Resultados

Abundâncias totais, estruturas de tamanho e taxas de mortalidade e recrutamento

O número de indivíduos amostrados para cada espécie variou entre as áreas estudadas: *E. pentaphylla* foi a espécie que apresentou maior variação de abundância, não apresentando nenhum indivíduo em uma das parcelas da floresta de Terras Baixas e mais de 300 indivíduos em duas das parcelas da floresta Submontana, resultando em um coeficiente de variação de 117% no número de indivíduos entre as parcelas estudadas. As demais espécies apresentaram coeficientes de variação em torno de 40% no número de indivíduos entre as parcelas estudadas, apresentando abundâncias totais entre 25 indivíduos (*S. guianensis*) e 238 indivíduos (*G. gardneriana*) (Tabela 1).

Tabela 1: Número total de indivíduos amostrados nos censos de 2006 e 2008 para cada uma das espécies estudadas, em parcelas de 0,25 ha na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB1 e TB2) e Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Também é apresentado o total indivíduos considerando todas as parcelas e o coeficiente de variação (cv) da abundância entre as áreas.

	TB1		TB2		SM1		SM2		SM3		Total (cv%)	
	2006	2008	2006	2008	2006	2008	2006	2008	2006	2008	2006	2008
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	7	7	0	0	66	63	326	327	387	395	786 (117)	792 (118)
<i>Garcinia gardneriana</i>	116	137	78	78	139	177	238	243	111	117	682 (44)	752 (41)
<i>Sloanea guianensis</i>	34	36	50	48	73	74	50	53	25	28	232 (36)	239 (36)
<i>Virola bicuhyba</i>	76	65	130	114	60	73	49	41	118	114	433 (41)	407 (39)

Para *E. pentaphylla* e *S. guianensis*, houve relação entre a abundância de indivíduos e a estrutura de tamanho: para *E. pentaphylla*, as duas áreas com abundância semelhante apresentaram estruturas de tamanho semelhantes entre si ($p>0,05$) e diferentes da parcela com abundância intermediária ($p<0,05$), e a parcela de menor abundância (TB1, com sete indivíduos no total) não foi incluída nas comparações devido ao número muito baixo de indivíduos (Figura 1). Para *S. guianensis* a única parcela que apresentou estrutura de tamanho diferente das demais ($p<0,05$), com uma maior proporção de indivíduos da menor classe de tamanho (Figura 1), foi a parcela de maior abundância total. Para estas duas espécies, as variações de abundância se deram principalmente devido à variação na abundância de indivíduos da menor classe de tamanho, já que nas parcelas de maior abundância houve uma maior proporção de indivíduos pequenos.

Para *G. gardneriana*, a estrutura de tamanho variou entre as parcelas mas esta variação não foi relacionada à abundância de indivíduos, já que parcelas com abundâncias semelhantes apresentaram estruturas de tamanho distintas: as estruturas das parcelas TB1 e SM1 (abundâncias totais intermediárias de indivíduos, assim como SM3) foram semelhantes entre si ($p>0,05$) e significativamente diferentes das demais áreas ($p<0,05$), com uma grande proporção de indivíduos da menor classe de tamanho (Figura 1). *V. bicuhyba*, apesar da variação em abundância observada, apresentou estruturas de tamanho semelhantes entre as parcelas ($p>0,05$), com uma grande proporção de indivíduos da menor classe de tamanho em todos os casos (Figura 1).

Não houve relação significativa entre a abundância de indivíduos e a mortalidade ou o recrutamento para nenhuma das espécies estudadas ($p>0,05$ para todas as regressões), já que para todas as espécies, parcelas com abundâncias semelhantes

apresentaram taxas de mortalidade e de recrutamento distintas (Tabela 2). Para *E. pentaphylla*, não foi possível realizar as regressões entre a mortalidade e o recrutamento e o número inicial de indivíduos devido à ausência de indivíduos em TB2 e à ausência de mortalidade e recrutamento em TB1 (Tabela 2). Isso faria com que as regressões tivessem apenas três pontos, sendo inadequado fazer inferências sobre qualquer tipo de tendência.

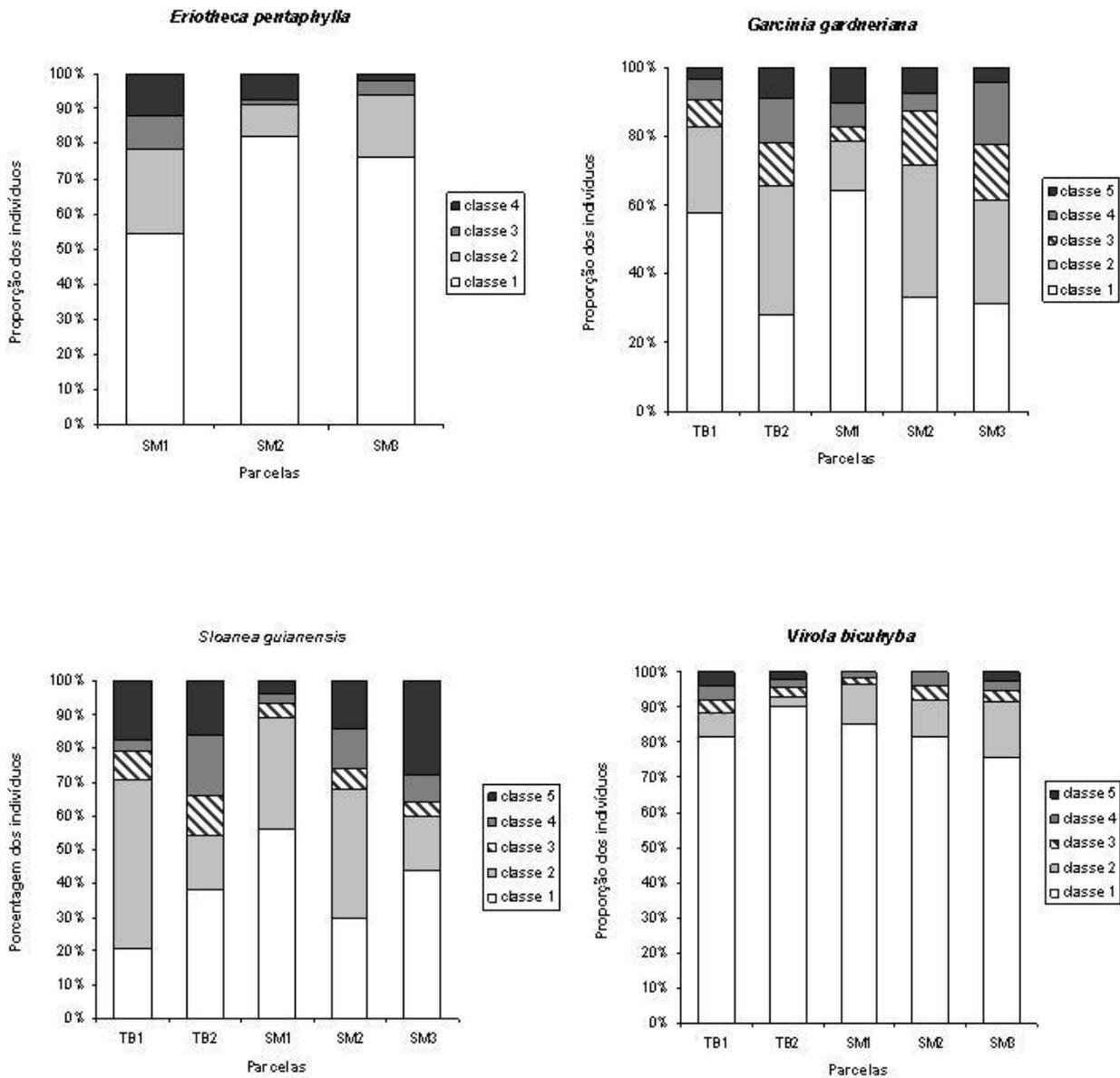


Figura 1: Estrutura de tamanho de *Eriotheca pentaphylla*, *Garcinia gardneriana*, *Sloanea guianensis* e *Viola bicuhyba* (censo 2006) nas parcelas das cotas altitudinais de até 100m (TB1, TB2) e 200-400m (SM1, SM2, SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Para *Eriotheca pentaphylla*, classe 1 = $2.0 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 4 \text{ cm}$; classe 2 = $4.0 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 6 \text{ cm}$; classe 3 = $\text{DAS} \geq 6 \text{ cm}$ e $\text{PAP} < 15 \text{ cm}$; classe 4 = $\text{PAP} \geq 15 \text{ cm}$. Para as demais espécies, classe 1 = $\text{DAS} < 1 \text{ cm}$; classe 2 = $1.0 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 2 \text{ cm}$; classe 3 = $2.0 \text{ cm} \leq \text{DAS} < 3 \text{ cm}$; classe 4 = $\text{DAS} \geq 3 \text{ cm}$ e $\text{PAP} < 15 \text{ cm}$; classe 5 = $\text{PAP} > 15 \text{ cm}$.

Tabela 2: Número indivíduos mortos e recrutados em um intervalo de dois anos, assim como as taxas de recrutamento e mortalidade calculadas com base nesses valores para *Eriotheca pentaphylla*, *Garcinia gardneriana*, *Sloanea guianensis* e *Virola bicuhyba* nas parcelas estudadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB1 e TB2) e na Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

<i>Eriotheca pentaphylla</i>	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Ingressantes	0	-	0	15	21
taxa recrutamento	0	-	0	0.044	0.0528
Mortos	0	-	3	14	13
taxa mortalidade	0	-	0.045	0.042	0.033
<i>Garcinia gardneriana</i>	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Ingressantes	29	3	47	17	11
taxa recrutamento	0.223	0.037	0.291	0.068	0.094
Mortos	8	3	9	10	5
taxa mortalidade	0.068	0.038	0.064	0.042	0.045
<i>Sloanea guianensis</i>	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Ingressantes	6	4	10	4	7
taxa recrutamento	0.162	0.076	0.128	0.076	0.246
Mortos	4	6	9	2	4
taxa mortalidade	0.117	0.120	0.123	0.040	0.160
<i>Virola bicuhyba</i>	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Ingressantes	17	45	22	9	23
taxa recrutamento	0.201	0.297	0.312	0.168	0.178
Mortos	28	62	9	17	27
taxa mortalidade	0.368	0.476	0.150	0.346	0.228

Padrão espacial e efeito da vizinhança na mortalidade e no recrutamento

De maneira geral, as quatro espécies estudadas apresentaram padrão espacial agregado quando considerados todos os indivíduos presentes em cada parcela (Tabelas 3-6), à exceção de *G. gardneriana* na parcela onde ocorreu em menor abundância (TB2), que apresentou um padrão espacial aleatório (Tabela 4). Além disso, em alguns casos foi observado que o tamanho dos raios de agregação foi menor nas áreas onde a abundância de indivíduos foi menor, indicando agrupamentos de tamanho inferior nestas localidades e evidenciando a influência da abundância total de indivíduos na estrutura espacial das populações.

A diminuição da agregação conforme se considera classes de tamanho maiores ocorreu nas parcelas de maior abundância total para *G. gardneriana* e *E. pentaphylla* e não ocorreu para *S. guianensis* (espécie de menor abundância total) em nenhuma das parcelas; para *V. bicuhyba*, aparentemente há uma tendência de haver menor agregação nas maiores classes de tamanho (Tabela 6) mas não foi possível verificar este fato devido ao baixo número de indivíduos nas maiores classes, o que inviabiliza a execução das análises.

Os indivíduos ingressantes se mostraram agrupados na maioria dos casos; as exceções, com padrão espacial aleatório, foram *E. pentaphylla* em ambas as parcelas onde ocorreu recrutamento (SM2 e SM3), e *S. guianensis* em SM2 (abundância intermediária de indivíduos), indicando que de maneira geral o recrutamento de novas plantas tende a ser agrupado no espaço para *S. guianensis*, *G. gardneriana* e *V. bicuhyba*. A distribuição espacial dos indivíduos mortos não seguiu um padrão tão claro como a distribuição dos indivíduos ingressantes: para *E. pentaphylla* e *G. gardneriana*, os mortos se mostraram claramente agrupados apenas nas parcelas de maior

abundância total destas espécies (SM3 e SM2, respectivamente), o que poderia ser interpretado como um efeito negativo da densidade. Para *V. bicuhyba* os mortos se mostraram agregados em todas as parcelas, independente da variação de abundância, e para *S. guianensis* os mortos apresentaram um padrão intermediário entre aleatório e agregado na parcela de menor abundância (SM3) e em uma das parcelas de abundância intermediária (TB2), mas este resultado pode ter sido influenciado pelo baixo número de indivíduos mortos para esta espécie.

Em relação à associação entre grupos de indivíduos, os mortos se associaram positivamente com os indivíduos vivos em todas as parcelas para *S. guianensis* e para as demais espécies a associação positiva ocorreu em todas as parcelas, exceto nas de menor abundância total (Tabelas 3-6), novamente evidenciando o efeito negativo da presença e distância de coespecíficos na sobrevivência. Por outro lado, a associação entre os indivíduos ingressantes e os demais indivíduos vivos não foi relacionada com a abundância total de indivíduos de cada espécie, indicando que outros fatores além da abundância podem influenciar o recrutamento: a associação foi positiva em todas as parcelas para *E. pentaphylla* e *G. gardneriana*, positiva para *Sloanea* em TB1 (baixa abundância) e SM1 (maior abundância) e positiva para *V. bicuhyba* em SM2 e SM3 (baixa e alta abundância, respectivamente).

As associações entre os indivíduos mortos e ingressantes com os indivíduos adultos coespecíficos só foram evidentes para *G. gardneriana*: houve associação positiva entre os indivíduos mortos e adultos nas duas parcelas de maior abundância desta espécie (SM1 e SM2), e associação negativa na parcela de menor abundância (TB2), também houve associação positiva dos ingressantes com os indivíduos adultos nas duas parcelas de maior abundância. Além disso, *G. gardneriana* também

apresentou associação significativa entre os indivíduos da menor classe de tamanho e os indivíduos adultos coespecíficos: a associação foi negativa em TB2 (menor abundância) e positiva em SM1 e SM2 (maiores abundâncias). *S. guianensis* também apresentou relação positiva entre os indivíduos da menor classe de tamanho e os indivíduos adultos em TB1 e SM2 (abundâncias baixa e média).

A associação dos indivíduos mortos e ingressantes com os indivíduos adultos heteroespecíficos dependeu da espécie e da área considerada, não sendo possível estabelecer um padrão geral de associação que variasse de acordo com a espécie ou da abundância de indivíduos coespecíficos. Foram encontradas associações positivas entre os indivíduos mortos e os indivíduos adultos heteroespecíficos para *V. bicuhyba* na parcela de maior abundância (TB2) e negativas em SM2 e SM3, mostrando que a influência dos indivíduos heteroespecíficos pode variar entre localidades, e que estes também podem não exercer influência significativa na mortalidade. Para *S. guianensis* foi observada uma associação negativa entre os indivíduos mortos e os indivíduos adultos heteroespecíficos em SM3 (menor abundância) e positiva entre os ingressantes e os adultos heteroespecíficos em SM1 (maior abundância). Associações positivas entre os ingressantes e adultos heteroespecíficos também foram observadas para *G. gardneriana* em SM1 (abundância intermediária).

Tabela 3: Resultados do padrão espacial (padrão univariado) e dos testes de associação entre os indivíduos mortos e ingressantes em um intervalo de dois anos de *Eriotheca pentaphylla* com os demais indivíduos presentes nas parcelas estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. “Random” indica distribuição espacial aleatória dos indivíduos (padrão univariado) ou que a presença de um dos tipos de ponto no mapa é aleatória em relação aos pontos do segundo tipo (padrão bivariado); “cl” indica agrupamento dos indivíduos, “pos” indica associação positiva entre os dois tipos de pontos no mapa e “neg” indica associação negativa entre eles. Os casos marcados com asterisco (*) indicam situações onde o padrão não foi bem definido, variando entre aleatório ou ausência de associação e o padrão descrito.

	TB1	SM1	SM2	SM3
Número inicial de indivíduos	7	66	326	387
Padrão univariado				
todos indivíduos	cl (3-6m)	cl (2-25m)	cl (0-19m)	cl (todas distâncias)
2<das<4 cm	-	c (2-25m)	cl (0-21m)	cl (todas distâncias)
4<das<6 cm	-	Random	cl (0-9m)	cl (2-18m)
das > 6 cm, pap< 15 cm	-	Random	-	Random
pap > 15 cm	-	cl (14-20m)	Random	Random
Ingressantes	-	-	Random	Random
Mortas	-	-	Random	cl (17-23m)
Padrão bivariado				
das <1 cm vs indivíduos pap> 15 cm		pos (20-22m)*	Random	Random
Mortas vs todos indivíduos vivos	-	-	pos (5-21m)	pos (todas distâncias)
Mortas vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	-	-	Random	pos (0-2m)*
Mortas vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	-	-	Random	pos (3-7m)*
ingressantes vs todos indivíduos vivos	-	-	pos (2-12m)	pos (2-25m)
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	-	-	Random	Random
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	-	-	Random	pos (2-5m)*

Tabela 4: Resultados do padrão espacial (padrão univariado) e dos testes de associação entre os indivíduos mortos e ingressantes em um intervalo de dois anos de *Garcinia gardneriana* com os demais indivíduos presentes nas parcelas estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. “Random” indica distribuição espacial aleatória dos indivíduos (padrão univariado) ou que a presença de um dos tipos de ponto no mapa é aleatória em relação aos pontos do segundo tipo (padrão bivariado); “reg” indica padrão espacial regular, “cl” indica agrupamento dos indivíduos, “pos” indica associação positiva entre os dois tipos de pontos no mapa e “neg” indica associação negativa entre eles. Os casos marcados com asterisco (*) indicam situações onde o padrão não foi bem definido, variando entre aleatório ou ausência de associação e o padrão descrito.

	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Número inicial de indivíduos	116	78	139	238	111
Padrão univariado					
todos indivíduos	CI (todas distâncias)	random	cl (todas distancias)	cl (todas distancias)	cl (2-13m)
das <1 cm	CI (todas distâncias)	cl (4-25m)	cl (todas distancias)	cl (0-21m)	cl (4-7m), reg (13-15m)
1<das<2 cm	Random	cl (9-13m)	cl (4-18m)	cl (2-25m)	cl (4-25m)
2<das<3cm	CI (22-24m)	random	reg (5-25m)*	Random	Random
das> 3m, pap<15 cm	CI (0-4, 16-20m)	cl (1-3m)	cl (0-3m)	Random	cl (0-1m)*
pap > 15 cm	Random	cl (20-25m)	cl (0-3, 6-14m)	Random	Random
Ingressantes	CI (todas distâncias)	-	cl (2-25m)	cl (3-17m)	cl (0-7m)
Mortas	Random	cl (4-6m)	Random	cl (9-21m)	Random
Padrão bivariado					
das <1 cm vs indivíduos pap> 15 cm	Random	neg (10-13)	pos (10-23m)	pos (16-22m)	Random
mortos vs todos indivíduos vivos	pos (11-23m)	random	pos (1-3m)	pos (todas distâncias)	pos (23-25m)*
mortos vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	Random	neg (9-22m)	pos (8-17m)	pos (18-23m)	Random
mortos vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	Random	random	Random	Random	Random
ingressantes vs todos indivíduos vivos	pos (todas distâncias)	-	pos (todas distâncias)	pos (0-14m)	pos (3-9m)
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	Random	-	pos (9-25)	pos (16-18m)	Random
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	Random	-	pos (9-25m)	Random	Random

Tabela 5: Resultados do padrão espacial (padrão univariado) e dos testes de associação entre os indivíduos mortos e ingressantes em um intervalo de dois anos de *Sloanea guianensis* com os demais indivíduos presentes nas parcelas estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. “Random” indica distribuição espacial aleatória dos indivíduos (padrão univariado) ou que a presença de um dos tipos de ponto no mapa é aleatória em relação aos pontos do segundo tipo (padrão bivariado); “reg” indica padrão espacial regular, “cl” indica agrupamento dos indivíduos, “pos” indica associação positiva entre os dois tipos de pontos no mapa e “neg” indica associação negativa entre eles. Os casos marcados com asterisco (*) indicam situações onde o padrão não foi bem definido, variando entre aleatório ou ausência de associação e o padrão descrito.

	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Número inicial de indivíduos	34	50	73	50	25
Padrão univariado					
todos indivíduos	cl (todas distâncias)	cl (0-13m)	cl (todas distâncias)	cl (10-13m)	cl (0-2m)
das <1 cm	Random	cl (0-8m, 20-24m)	cl (todas distâncias)	random	random
1<das<2 cm	cl (0-2, 12-25m)	cl (2-3m)	cl (5-25m)	random	random
2<das<3cm	-	cl (5-20m)	-	-	-
das > 3m, pap<15 cm	-	cl (6-25m)	-	cl (2-5m)	-
pap > 15 cm	Random	Random	-	random	random
Ingressantes	cl (3-6m)	cl (2-20m)	cl (0-4, 8-25m)	random	cl (0-3m)*
Mortas	Random	cl (0-4m)*	reg (13-15m)*	-	cl (0-6m)*
Padrão bivariado					
das <1 cm vs indivíduos pap> 15 cm	pos (18-21m)	Random	-	pos (18-25m)	random
mortos vs todos indivíduos vivos	pos (18-23m)	pos (0-8m)	pos (9-20m)	-	pos (0-2m)
mortos vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	Random	Random	-	-	random
mortos vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	Random	Random	random	-	pos (8-19m)
ingressantes vs todos indivíduos vivos	pos (16-23m)	Random	pos (todas distâncias)	random	pos (0-2m)*
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	Random	pos (15-20m)*	-	random	random
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	Random	Random	pos (7-25m)	random	random

Tabela 6: Resultados do padrão espacial (padrão univariado) e dos testes de associação entre os indivíduos mortos e ingressantes em um intervalo de dois anos de *Virola bicuhyba* com os demais indivíduos presentes nas parcelas estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. “Random” indica distribuição espacial aleatória dos indivíduos (padrão univariado) ou que a presença de um dos tipos de ponto no mapa é aleatória em relação aos pontos do segundo tipo (padrão bivariado); “reg” indica padrão espacial regular, “cl” indica agrupamento dos indivíduos, “pos” indica associação positiva entre os dois tipos de pontos no mapa e “neg” indica associação negativa entre eles.

	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3
Número inicial de indivíduos	76	130	60	49	118
Padrão univariado					
Todos indivíduos	cl (3-13m)	cl (0-23m)	cl (0-17m)	cl (0-7m)	cl (0-21m)
das <1 cm	cl (1-17m)	cl (0-22m)	cl (0-16m)	cl (0-2m)	cl (0-20m)
1<das<2 cm	cl (22-25m)	random	random	cl (0-5m)	cl (1-18m)
2<das<3cm	-	-	-	-	random
das> 3m, pap<15 cm	-	-	-	-	-
pap > 15 cm	-	-	-	-	-
Ingressantes	cl (9-11m)	cl (2-8m)	cl (0-2m)	cl (0-3m)	cl (0-21m)
Mortas	cl (0-15m)	cl (1-21m)	cl (1-17m)	cl (0-4m)	cl (2-6m)
Padrão bivariado					
das <1 cm vs indivíduos pap> 15 cm	-	-	-	-	-
mortos vs todos indivíduos vivos	pos (7-10m)	pos (0-19m)	pos (2-16m)	random	pos (2-8m)
mortos vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	-	-	-	-	-
mortos vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	Random	pos (7-12m)	random	neg (0-2m)	neg (7-25m)
ingressantes vs todos indivíduos vivos	Random	random	random	pos (1-7m), neg (19-24)	pos (5-17m)
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm co-específicos	-	-	-	-	-
ingressantes vs indivíduos pap> 15 cm hetero-específicos	Random	random	random	Random	neg (22-25m)*

Discussão

Não houve uma relação linear entre a mortalidade ou o recrutamento e a abundância total de indivíduos para nenhuma das espécies, mostrando, como já era esperado, que a densidade não é uma boa medida de interferência já que as plantas respondem à influência de seus vizinhos imediatos, e não à densidade total da população. Entretanto, a presença de relação entre a abundância de indivíduos e a estrutura de tamanho (que é um reflexo das taxas demográficas) para duas das espécies pode indicar que nas áreas com maior proporção de indivíduos pequenos houve eventos de recrutamento em massa em um passado próximo, mas eventos como esse não ocorreram nos anos em que este estudo foi realizado (já que os números absolutos de indivíduos que ingressaram foram baixos e não foi possível detectar uma relação entre as taxas demográficas e a abundância de indivíduos).

Além disso, as evidências sobre o efeito da densidade total de indivíduos nas taxas demográficas encontradas na literatura são controversas. Blundell e Peart (2004) encontraram que a taxa de crescimento das populações de uma espécie de dossel eram menores conforme se considerava maiores densidades de indivíduos adultos. Segundo estes autores, isso seria evidência clara de um mecanismo compensatório baseado na dependência de densidade no qual as populações mais abundantes teriam menores taxas de crescimento populacional e as menos abundantes teriam maiores taxas. Assim, este mecanismo impediria que as espécies mais abundantes se tornassem dominantes na comunidade, contribuindo para a manutenção de um grande número de espécies. Por outro lado, Connell *et al.* (1984), investigando a existência de um mecanismo compensatório semelhante, não encontraram relação entre as taxas de mortalidade e a abundância total de indivíduos ou abundância de indivíduos adultos. No

presente estudo não foram encontradas relações significativas entre as taxas de crescimento das populações e o número de indivíduos adultos presentes nas parcelas (dados não apresentados), assim como não houve relação entre a mortalidade ou o recrutamento com o número total de indivíduos. Esses resultados indicam que para as espécies estudadas a densidade de plantas não é um bom preditor de variações de taxas demográficas, e que as interações entre os indivíduos, se existentes, devem ocorrer em uma escala menor do que quando consideramos a parcela de 0,25 ha como unidade amostral.

Considerando a avaliação do padrão espacial das plantas e das associações entre grupos de indivíduos, as evidências dos processos dependentes da distância da planta parental ou da densidade de coespecíficos na formação do padrão espacial das populações variaram entre as espécies estudadas. Para *E. pentaphylla* e *G. gardneriana*, houve diminuição da agregação conforme se aumenta a classe de tamanho (como esperado segundo os modelos de Janzen e Connell), mas isto só ocorreu nas parcelas de maior abundância, indicando que os efeitos de densidade se mostram evidentes somente em densidades altas, não ocorrendo ou não sendo evidentes com o método utilizado em menores densidades. Para *S. guianensis*, que foi a espécie que apresentou menor abundância, não foi observada redução da agregação em nenhuma das parcelas. Tanto para *S. guianensis* como para *V. bicuhyba* os padrões espaciais não foram diretamente relacionados com a densidade de indivíduos, já que padrões espaciais distintos foram observados em localidades com abundâncias totais semelhantes. Assim, considerando somente a diferença nos padrões espaciais de plantas de classes de tamanho distintas, podemos supor que os efeitos de densidade na estruturação do padrão espacial de plantas sejam importantes somente em altas

densidades, como também foi encontrado em outros trabalhos (Condit *et al.* 1994, Nadolny 1999).

Para *G. gardneriana* e *E. pentaphylla*, além da diminuição no grau de agregação conforme se aumenta a classe de tamanho observada nas parcelas de maior abundância, a agregação dos indivíduos mortos na parcela com maior número de indivíduos de cada uma destas espécies pode ser compreendida como mais um indício da ação de mecanismos dependentes de densidade. Além disso, foram observadas associações positivas significativas dos indivíduos mortos com os demais indivíduos vivos das populações destas duas espécies e também para *V. bicuhyba* em todas as áreas estudadas, exceto nas áreas de menor abundância, e para *S. guianensis* em todas as parcelas, mostrando que mesmo quando os mortos não ocorrem de forma agregada entre si, há maior chance de mortalidade quando há proximidade com os demais indivíduos vivos da população.

Por outro lado, a ausência de associação na maioria dos casos entre os indivíduos mortos e os adultos indica que a influência da vizinhança na mortalidade está mais ligada ao número de plantas vizinhas da mesma espécie que com seu tamanho. Caso o agente responsável por essa maior mortalidade na presença de indivíduos coespecíficos do que o esperado ao acaso seja um patógeno ou herbívoro especialista, como assumido pelos modelos de Janzen e Connell, poderia-se dizer que este agente é do tipo que responde à densidade dos indivíduos, e não à distância da planta parental (Janzen 1970). Por outro lado, se a mortalidade ligada ao maior número de plantas vizinhas for devido à competição por recursos, pode-se imaginar que um grande número de vizinhos pequenos apresente um efeito mais negativo na sobrevivência do que um pequeno número de vizinhos grandes coespecíficos ou heteroespecíficos, já

que não foi encontrado como padrão geral associação positiva entre os indivíduos mortos e os indivíduos adultos heteroespecíficos. Por fim, o efeito da densidade de coespecíficos ou da distância da planta parental pode não ser forte o suficiente a ponto de causar mortalidade mas pode causar redução no crescimento das plantas (Getzin *et al.* 2006), o que faria com que esses efeitos não fossem observados no presente trabalho e poderia explicar a ausência de evidências da dependência de densidade na mortalidade como um padrão geral para as espécies estudadas.

A presença de um padrão espacial agregado nos ingressantes de *G. gardneriana*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* sugere que o recrutamento ou é associado com a presença dos indivíduos adultos reprodutivos ou com a presença de “safe-sites”, isto é, com condições microambientais específicas para que o recrutamento ocorra com sucesso. Entretanto, só houve associação significativa dos indivíduos ingressantes com os indivíduos adultos coespecíficos para *G. gardneriana*, nas duas áreas de maior abundância, e o sinal da associação foi positivo, indicando que os ingressantes tendem a ocorrer positivamente associados aos adultos em distâncias superiores a 9 m, o que poderia ser interpretado como uma evidência contra a dependência de densidade. Contudo, nestas mesmas áreas os mortos foram positivamente associados aos adultos em escala semelhante, indicando que pode haver mortalidade associada às regiões com alta densidade de jovens nas proximidades dos adultos. Nos demais casos, a agregação dos ingressantes pode sugerir a necessidade de “safe-sites” para o estabelecimento de novas plantas, enquanto que a ausência de associação entre os ingressantes e os adultos coespecíficos na maioria dos casos poderia ser interpretada como um indício dos processos dependentes da distância da planta-mãe na estruturação espacial das populações (Buyavejchevin *et al.* 2003).

Por outro lado, a ausência de associação dos ingressantes com adultos heteroespecíficos na maioria dos casos poderia ser vista como um indício contra os mecanismos propostos por Janzen e Connell, no qual se esperaria que houvesse maior recrutamento em vizinhança heteroespecífica, já que na vizinhança coespecífica ocorreria alta mortalidade. Connell *et al.* (1984) encontraram que o efeito positivo esperado, segundo o mecanismo compensatório, da vizinhança heteroespecífica na performance dos indivíduos só foi significativo em poucas comparações. No presente trabalho também houve poucos casos onde o favorecimento em vizinhança heteroespecífica foi detectado (p.ex, para *V. bicuhyba* em SM2 e SM3, onde os mortos se associaram negativamente com os adultos heteroespecíficos), e houve um caso onde os mortos foram positivamente associados com os heteroespecíficos (*S. guianensis* em SM3). Isso indica que o favorecimento em vizinhança heteroespecífica não é um mecanismo importante na determinação do padrão espacial dos indivíduos e da dinâmica das populações estudadas.

Em relação às estruturas de tamanho, para *S. guianensis* e *G. gardneriana* as estruturas aparentemente se relacionaram com a variação na fenologia reprodutiva. Para as duas espécies, estruturas de tamanho significativamente diferentes das demais, com uma maior proporção de indivíduos da primeira classe de tamanho, foram encontradas nas áreas onde foram observadas as maiores intensidades de frutificação ou maiores proporções de indivíduos reprodutivos (vide resultados do Capítulo 3); nestas áreas também foram observados os maiores valores absolutos de recrutamento.

Esses resultados indicam que o recrutamento pode ser associado com a presença de indivíduos adultos coespecíficos e a intensidade de sua reprodução, embora as associações entre esses grupos de indivíduos só tenham sido detectadas

pelas análises bivariadas para *G. gardneriana* em SM1 e SM2. Além disso, os resultados encontrados evidenciam a importância da variação da fenologia reprodutiva na demografia das espécies. De Steven & Wright (2002), estudando o efeito da variabilidade da reprodução no recrutamento na Ilha de Barro Colorado, encontraram que para duas das três espécies de dossel estudadas o recrutamento foi maior na vizinhança das plantas que produziram mais sementes, enquanto que para a terceira espécie não houve relação entre a quantidade de sementes produzida e o recrutamento na vizinhança da planta parental. No presente estudo a relação da proporção de indivíduos pequenos e do recrutamento com a fenologia reprodutiva dependeu da espécie em questão, não havendo uma regra geral que permita prever o recrutamento de novas plantas ou a abundância de indivíduos pequenos com base na produção de sementes. Entretanto, são raros estudos considerando os efeitos da variabilidade espacial ou temporal da reprodução na dinâmica populacional de espécies arbóreas tropicais, já que grande parte dos estudos aborda somente um dos aspectos citados, a fenologia reprodutiva ou a dinâmica. Mais trabalhos relacionando esses aspectos são necessários para que se possa compreender porque para algumas espécies há relação entre a quantidade de sementes produzida e o recrutamento enquanto que para outras essa relação não é evidente.

Por fim, os resultados deste trabalho indicam que os efeitos mais evidentes da dependência de densidade de coespecíficos serão claros somente nas populações mais densas, não sendo detectáveis ou não ocorrendo em baixas densidades. Há indícios de que o recrutamento das espécies seja associado com a presença de “safe-sites” (sítios seguros, ou locais com condições adequadas para o estabelecimento); no Capítulo 2 foi avaliada a existência de relações entre as taxas demográficas e

condições microambientais (topografia e microambiente de luz). Os resultados encontrados também evidenciam a importância da variação espacial da fenologia reprodutiva na estrutura de tamanho e na demografia das populações, sugerindo que estes dois aspectos demográficos sejam considerados conjuntamente quando se busca compreender os fatores que geram a variação espacial na demografia de populações.

É improvável que, isoladamente, os mecanismos propostos por Janzen e Connell sejam responsáveis pela determinação do padrão espacial das populações e da sua dinâmica populacional, e assim, da manutenção da grande diversidade de espécies nesta localidade, mas é possível que em conjunto com outros mecanismos (como processos neutros, de diferenciação de nichos ou de limitação de dispersão, por exemplo), a dependência da distância da planta parental ou da densidade de coespecíficos seja um fator adicional na manutenção da grande diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais.

Referências Bibliográficas

- BLUNDELL, A.G. & PEART, D.R. Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology* 85: 704-715.
- BUYAVEJCHEWIN, S., LAFRANKIE, J.V., BAKER, P.J., KANZAKI, M., ASHTON, P.S., YAMAKURA, T. 2003. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *Forest Ecology and Management* 175: 87-101.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 126: 769-788.

- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1994. Density dependence in two understory tree species in a Neotropical forest. *Ecology* 75: 671-680.
- CONDIT, R., ASHTON, P.S., BAKER, P. BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., ITOH, A., LAFRANKIE, J., LEE, H.S., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R., YAMAKURA, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.) *Dynamics of populations*, pp. 298-312. Pudoc, Wageningen, NL.
- CONNELL, J.H., TRACEY, J.G. & WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- COOMES, D.A., REES, M. & TURNBULL, L. 1999. Identifying aggregation and association in fully mapped spatial data. *Ecology* 80: 554-565.
- DE STEVEN, D. & WRIGHT J. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical tree species. *Ecology* 83: 2315-2327.
- FONSECA, M.G., MARTINI, A.M.Z. & SANTOS, F.A.M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forest in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15: 41-48.
- FORGET, P.M., MERCIER, F. & COLLINET, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua*

- americana* (Caesalpiaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 301-313.
- GETZIN, S., DEAN, C., HE, F., TROFYMOW, J.A., WIEGAND, K. & WIEGAND, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver island. *Ecography* 29: 671-682.
- GOREAUD, F. & PÉLISSIER, R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K_{12} -function: population independence vs. random labeling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 14: 681-692.
- HAASE, P. 2004. SPPA (Spatial Point Pattern Analysis) Version 2.0.3. Disponível em <http://home.t-online.de/home/haasep/sppaload.htm>.
- HE, F. & R.P. DUNCAN. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology* 88: 676-688.
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- NADOLNY, C. 1999. Recruitment and survival of *Argyrodendron actinophyllum* seedlings in an Australian rain forest. *Austral Ecology* 24: 258-269.
- RIPLEY, B.D. 1977. Modeling spatial pattern. *Journal of the Royal Statistical Society* 39: 172-212.
- SHEIL, D, BURSLEM, D.F.R.P & ALDER, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331:333.
- ZAR, J.H. 1999. *Bioestatistical analysis*. 4th edition. Prentice-Hall Inc, New Jersey.

Capítulo 2: Associação da abundância de indivíduos e da demografia de quatro espécies arbóreas com a topografia e o microambiente de luz na Floresta Ombrófila Densa Atlântica.

Resumo

A diferenciação de nichos é uma das teorias que têm sido usadas para explicar a alta diversidade de florestas tropicais que tem encontrado maior suporte empírico; entretanto, trabalhos realizados em áreas de Floresta Atlântica não corroboram esta teoria. O objetivo deste trabalho foi verificar a existência da associação de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica a habitats específicos, representados pelo índice de declividade (IDP) e pela porcentagem de abertura de dossel. Em cinco áreas de 0,25 ha subdivididas em 25 subparcelas, foram marcados e medidos todos os indivíduos das quatro espécies; após dois anos foi feito um novo censo, onde foram registrados eventos de mortalidade, recrutamento e o crescimento de cada indivíduo. Devido à presença de autocorrelação espacial, tanto nas variáveis demográficas como nas ambientais, a relação da abundância de indivíduos e das taxas demográficas com as variáveis ambientais foi avaliada por meio de testes de Mantel, simples ou parciais. Três das quatro espécies estudadas apresentaram relação entre o número de indivíduos e o IDP, em escala ampla ou em escala local, mas somente *Garcinia gardneriana* apresentou relação significativa em ambas as escalas, evidenciando a importância da escala na interpretação dos resultados obtidos. Não houve relação entre a abertura de dossel e o número de indivíduos para nenhuma das espécies estudadas, tanto em escala ampla como em escala local, e com as demais variáveis demográficas houve

apenas poucas relações pontuais, indicando que a abertura de dossel não é uma variável relevante na determinação da abundância de indivíduos das espécies estudadas. Houve um maior número de relações significativas das variáveis demográficas com o IDP do que com a abertura de dossel, indicando que esta pode ser uma variável responsável por associações das espécies estudadas a habitats específicos, fornecendo evidência do mecanismo de diferenciação de nichos. Entretanto, a ausência de um padrão geral, que se repetisse para cada espécie em todas as áreas estudadas, sugere que a associação de espécies a habitats específicos não seja o único mecanismo responsável pela manutenção da diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais, mas pode ser importante quando atuando em conjunto com outros mecanismos, como os dependentes de densidade, os processos neutros ou de limitação de dispersão.

Introdução

Os mecanismos que possibilitam a coexistência de um grande número de espécies em florestas tropicais têm sido alvo de intenso debate na literatura (e.g. MacArthur & Levin 1967, Janzen 1970, Connell 1971, Clark *et al.* 1999, Harms *et al.* 2001, Hubbell 2001, Yamada *et al.* 2006). Um dos mecanismos propostos que tem encontrado relativo suporte empírico é o de diferenciação de nichos; segundo esta teoria, o uso de recursos distintos por cada espécie possibilita a coexistência de um grande número de espécies por reduzir a competição interespecífica, impedindo assim a exclusão competitiva (MacArthur & Levin 1967, Harms *et al.* 2001). Uma manifestação desta diferenciação de nichos baseada em recursos é a especialização de habitats, de maneira que diferentes espécies de árvores sejam melhor adaptadas a microhabitats

diferentes, nos quais elas sejam competitivamente dominantes e relativamente mais abundantes (Harms *et al.* 2001).

Há evidências na literatura de que haja diferenciação de nichos em florestas tropicais associada à microtopografia e à altitude (Wright 2001, Svenning *et al.* 2009). A variação na altitude e na topografia afeta as condições edáficas (como composição físico-química do solo) e a sensibilidade a perturbações naturais (Kubota *et al.* 2004), a taxa de formação de clareiras, a disponibilidade de água no solo e a profundidade da serrapilheira (Daws *et al.* 2005) e a própria estrutura da vegetação (Alves *et al.* 2010). Assim, indiretamente, a variação na microtopografia pode estar ligada a alterações em outras variáveis não consideradas a princípio, e que também podem ser interpretadas como eixos adicionais nos nichos ocupados por cada espécie, contribuindo para uma maior diversidade de microhabitats. Portanto, esta variação em diversas condições abióticas associadas à microtopografia pode influenciar os processos demográficos de crescimento, mortalidade e recrutamento de árvores (Kubota *et al.* 2004), o que será refletido em variações na abundância de indivíduos.

Por outro lado, a disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta é um dos recursos limitantes em florestas tropicais (Ruger *et al.* 2009), e sua variação espacial e temporal é um componente importante na hipótese de nichos de regeneração (Grubb 1977), no qual plântulas e jovens de diferentes espécies responderiam de maneira distinta à microambientes de luz heterogêneos (Webb & Peart 2000, Daws *et al.* 2005, Takeshita *et al.* 2009). Esta resposta diferencial das espécies em microambientes de luz distintos tem sido frequentemente avaliada enfocando-se na comparação entre espécies pioneiras e tolerantes à sombra, sendo raros os trabalhos que abordem a resposta diferencial a microambientes de luz entre espécies tolerantes à sombra, que

são a maioria em florestas tropicais pouco perturbadas (Bloor & Grubb 2003, Daws *et al.* 2005). Para compreender a coexistência de espécies na floresta é necessário ir além de estudar os extremos e mostrar que a partição de recursos também ocorre dentro do grupo das espécies não-pioneiras (Poorter & Arets 2003). Assim, se grande parte das espécies arbóreas em florestas tropicais é tolerante à sombra, deve haver dentro deste espectro de tolerância variações que permitam o compartilhamento desse recurso, caso haja diferenciação de nichos relativa ao microambiente de luz.

A maioria dos estudos que busca por evidências da diferenciação de nichos como mecanismo responsável pela manutenção da alta diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais faz uso de uma abordagem estática (Webb & Peart 2000, Yamada *et al.* 2006), tomando a distribuição preferencial de espécies em diferentes habitats com evidência deste mecanismo. Entretanto, distribuições preferenciais de espécies em diferentes habitats também podem resultar da limitação da dispersão de sementes (Aiba *et al.* 2004). Segundo Yamada *et al.* (2006), são necessários estudos que vinculem o padrão estático de associação observado das espécies com habitats específicos às dinâmicas populacionais destas espécies; se houver um desempenho diferencial das espécies nos locais em que elas ocorrem preferencialmente (maiores taxas de sobrevivência, recrutamento ou crescimento), este pode ser interpretado como forte evidência do mecanismo de diferenciação de nichos (Russo *et al.* 2006).

Nesse contexto, o objetivo do presente trabalho é buscar evidências do mecanismo de diferenciação de nichos, por meio da associação da demografia de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica com o microambiente de luz e com a

microtopografia, em duas cotas altitudinais. Para tanto, pretendemos responder às seguintes questões específicas:

- 1) A abundância de indivíduos das espécies estudadas se relaciona com o microambiente de luz e com a microtopografia? O padrão de relação se mantém nas diferentes cotas de altitude?
- 2) A sobrevivência, recrutamento e o crescimento dos indivíduos se relacionam com o microambiente de luz e com a microtopografia? O padrão de relação se mantém nas diferentes cotas de altitude?

Caso a diferenciação de nichos seja um dos mecanismos que possibilita a coexistência de um grande número de espécies em florestas tropicais, e que estes nichos sejam relacionados à microtopografia e ao micorambiente de luz, espera-se que haja preferências de hábitat das espécies estudadas que se reflitam em maiores abundâncias e taxas demográficas diferenciais nos microhábitats preferenciais de cada espécie.

Material e Métodos

Procedimento de campo e obtenção dos dados

Entre os meses de julho e dezembro de 2006, o primeiro censo dos indivíduos das espécies estudadas foi realizado: dentro de cada parcela de 0,25 ha, subdivididas em 25 subparcelas de 10x10m, todos os indivíduos com PAP (perímetro do caule na altura do peito – 1,30 m) maior ou igual a 15 cm foram marcados com uma etiqueta metálica numerada e foram tomadas as medidas de PAP e altura. Os indivíduos com PAP < 15 cm e com altura superior ou igual a 30 cm também foram amostrados no total

da parcela para as espécies *S. guianensis*, *G. gardneriana* e *V. bicuhyba*; entretanto, para a espécie *E. pentaphylla*, que apresentou um grande número de indivíduos pequenos, foram amostradas somente as plantas com DAS (diâmetro na altura do solo) maior ou igual a 2 cm e com altura maior ou igual a 30 cm. Para as quatro espécies, os indivíduos com PAP < 15 cm foram marcados com etiquetas plásticas numeradas e foram tomadas as medidas de altura e DAS (diâmetro na altura do solo).

Para a obtenção das taxas de recrutamento, crescimento e mortalidade, todos os indivíduos marcados no censo de 2006 foram remedidos nos dois censos subseqüentes, entre os meses de julho e dezembro de 2007 e de 2008. Nestes censos, os indivíduos ingressantes foram marcados e medidos, e foram registrados os eventos de mortalidade. Dentre os indivíduos de *G. gardneriana*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* que não foram marcados no primeiro (2006) ou no segundo (2007) censos, foram considerados ingressantes os que possuíam altura máxima de 40 cm, considerando o crescimento máximo em altura obtido para as plantas acompanhadas de menor tamanho; os demais indivíduos foram considerados como presentes no(s) censo(s) anterior(es) para as análises de abundância (apesar de não terem sido incluídos no censo). Entretanto, para as análises de crescimento individual esses indivíduos foram desconsiderados, já que foram medidos apenas uma vez. Para *E. pentaphylla*, foram considerados ingressantes todos os indivíduos com DAS máximo de 2,25 cm, também considerando o crescimento máximo em DAS para as plantas de menor tamanho acompanhadas; os demais indivíduos foram considerados como presentes no censo anterior, e seu tamanho no censo anterior foi considerado igual ao tamanho medido no censo em que ele foi marcado. Foram consideradas mortas as plantas que estavam secas e sem folhas, sem indícios de uma possível rebrota, e também as que

encontramos somente sua placa. Os indivíduos que não foram encontrados após uma procura extensiva foram considerados mortos, já que cada indivíduo possuía valores de coordenada medidos dentro da subparcela, tornando improvável não encontrá-lo caso ele estivesse vivo; além disso, algumas das placas que encontramos estavam enterradas sob uma camada de terra e serrapilheira, e foram encontradas por acaso, o que sugere que algumas das plantas não encontradas também poderiam ter morrido e suas placas terem sido enterradas, praticamente impossibilitando encontrá-las na subparcela. Apesar de termos realizados três censos e possuímos dois conjuntos de dados de dinâmica das populações, as taxas demográficas observadas foram calculadas, na maioria dos casos, com base em um pequeno número de eventos; isto é, poucos indivíduos morreram ou ingressaram nas populações em um intervalo de um ano. Assim, decidimos agrupar os dados de dinâmica dos três censos em um único conjunto de dados que representasse a dinâmica populacional destas espécies em um período de três anos. Para a análise dos dados, foram utilizados os dados demográficos referentes a cada subparcela de 10x10m.

O microambiente de luz foi caracterizado por meio da porcentagem de abertura de dossel de cada subparcela de 10x10m. Para tanto, foram tiradas fotos hemisféricas no centro de cada subparcela, a uma altura de 1,30 m do solo (caracterizando o ambiente de luz onde vive a maior parte dos indivíduos amostrados nos censos), com uma câmera Coolpix Nikon 5000, com lente olho-de-peixe 5 mm modelo FC-E8. Posteriormente, as fotos foram analisadas utilizando o software Gap Light Analyzer versão 2.0 (1999) para a obtenção dos valores de porcentagem de abertura de dossel para cada uma das subparcelas estudadas.

Para caracterizar a microtopografia das subparcelas, foram utilizados os valores de altitude dos vértices da subparcela, obtidos com um teodolito geodésico de precisão pela equipe do Projeto Temático. Foi calculado o Índice de Declividade da Subparcela (IDP) através da subtração do valor de altitude do vértice menos elevado do valor de altitude do vértice mais elevado (“amplitude de elevação” de acordo com Oliveira-Filho *et al.* 1994).

Análise de dados

A variação da microtopografia e do microambiente de luz entre as diferentes parcelas e também dentro de cada parcela foram caracterizadas por diagramas de caixa (box-plot).

Os dados obtidos nos censos foram organizados de forma a representar cada subparcela. As matrizes de dados para cada espécie e para cada área contêm, para cada subparcela (determinada espacialmente pelas coordenadas dos vértices em UTM, dadas pelo Projeto Temático), a porcentagem de abertura de dossel, o IDP, o número total de indivíduos, o número absoluto de indivíduos ingressantes, o crescimento médio (média de crescimento em DAS de todos os indivíduos presentes na subparcela, no período de dois anos) e a taxa de sobrevivência, dada por:

$S = 1 - m$; onde m é a taxa de mortalidade, e

$m = 1 - (N_t - M / N_t)^{1/t}$, onde N_t representa o número de indivíduos no primeiro censo, M representa o número de indivíduos que morreu no período entre os censos e t representa o intervalo de tempo entre os censos, em anos (Sheil *et al.* 1995).

Tanto os dados obtidos nos censos como as variáveis abióticas utilizadas para caracterizar o ambiente (IDP e porcentagem de abertura do dossel) podem apresentar autocorrelação espacial. Quando isso ocorre, os valores das variáveis não são independentes entre si, sendo possível prever o valor da variável em um ponto baseado no valor da variável em um outro ponto de posição conhecida no espaço (Legendre & Fortin 1989, Reynolds & Houle 2002). Caso haja autocorrelação espacial nos dados, o uso de métodos estatísticos clássicos, que assumem independência entre os pontos, se torna inadequado. Assim, os dados foram testados quanto à presença de autocorrelação espacial através do índice I de Moran, utilizando o software Passage (Rosenberg 2001). Os correlogramas foram considerados globalmente significativos quando ao menos um dos valores de I de Moran foram significativos considerando a significância de $0,05/k$, onde k é o número de classes de distância consideradas (correção de Bonferroni). Nos casos em que não houve autocorrelação espacial significativa, a relação entre as variáveis abióticas (porcentagem de abertura de dossel e IDP) e o número total de indivíduos, sobrevivência, número de ingressantes, e crescimento médio por subparcela foi avaliada através testes de Mantel simples, que avalia a correlação entre duas matrizes de distância de dados (Legendre & Fortin 1989). Nos casos em que alguma das variáveis a ser relacionada apresentou autocorrelação espacial significativa, foi realizado um teste de Mantel parcial (Legendre & Fortin 1989), que avalia a correlação entre duas matrizes de distância dos dados, mantendo a matriz de distâncias geográfica constante e “retirando” o efeito da autocorrelação espacial. As matrizes de distância foram feitas utilizando a distância euclidiana, e a significância do teste foi verificada por meio de 999 simulações Monte Carlo; foram considerados significativos os valores com $p < 0,05$. Além da avaliação da

relação entre as variáveis bióticas e abióticas em uma escala pequena, considerando cada plot separadamente, foram realizados testes de Mantel parciais considerando todo o conjunto de dados e incluindo todos os plots estudados, fornecendo informações sobre a relação entre a demografia e as variáveis abióticas incluídas neste estudo em uma escala mais ampla. Todos os testes de Mantel foram realizados no software Passage (Rosenberg 2001).

Resultados

Variáveis abióticas

Ao longo de todas as parcelas estudadas, foram observados valores de porcentagem de abertura de dossel que variaram de 2,4% a 11,7%; as parcelas com menor e maior valor médio de abertura de dossel foram as duas parcelas localizadas na maior altitude (SM2 e SM3, respectivamente). A parcela com maior amplitude de valores foi a TB2 (cota até 100m) e a parcela com menor amplitude de valores foi a SM1 (cota 200-400m) (Figura 1). Os correlogramas elaborados para a detecção da autocorrelação espacial foram globalmente significativos somente em SM1 ($p=0,028$): houve autocorrelação positiva em distâncias de até 10 m (limite superior da primeira classe de distância) e autocorrelação negativa em distâncias a partir de 40 m (limite inferior da última classe de distância). Para as demais parcelas, os correlogramas obtidos para abertura de dossel não foram globalmente significativos após a correção de Bonferroni, e não foram apresentados graficamente ($p>0,05$).

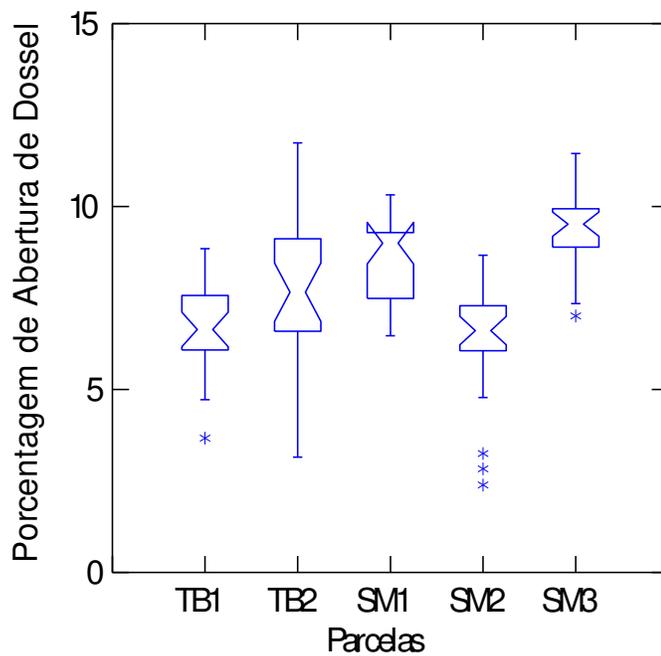
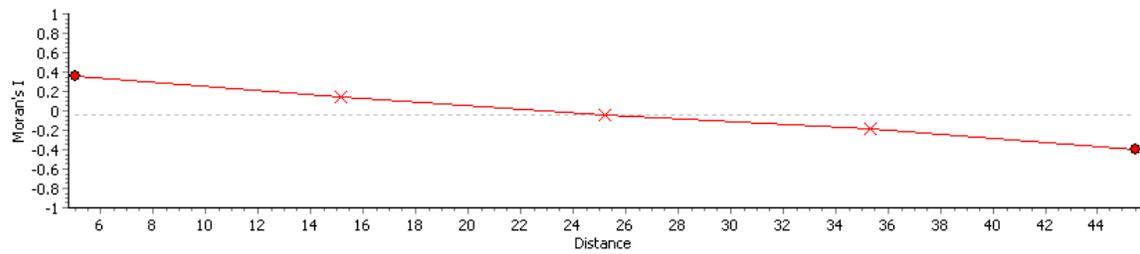


Figura 1: Porcentagens de abertura de dossel obtidas de 25 subparcelas em cada uma das parcelas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (cota até 100m, TB1 e TB2) e da Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota 200-400m, SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representa os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 95% ao redor da mediana.



SM1

Figura 2: Correlograma do índice I de Moran para porcentagem de abertura de dossel na parcela SM1, da cota 200-400m no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Valores de I de Moran significativos são representados por pontos cheios e valores não significativos são representados por pontos vazios.

Em relação ao IDP, nota-se uma distinção clara entre as duas parcelas localizadas nas maiores altitudes (SM2 e SM3) e as demais parcelas, sendo que as subparcelas das parcelas SM2 e SM3 apresentaram índices de declividade bem superiores às demais (Figura 3); esse resultado já era esperado, pois a topografia difere visualmente entre essas áreas. O IDP apresentou correlogramas globalmente significativos em duas das cinco parcelas estudadas, e em ambas houve autocorrelação positiva em distâncias de até 10 m e negativa em distâncias a partir de 40 m ($p=0.021$ para SM1 e $p=0,015$ para SM3). Em TB2, o correlograma apresentou um $p=0,054$, com autocorrelação positiva até 10 m de distância e negativa de 30 a 40 m; por este valor de p estar muito próximo do nível de significância utilizado neste trabalho, decidimos considerá-lo significativo e usar testes de Mantel parciais para este caso, mantendo a matriz de distâncias geográficas constante e removendo o efeito da autocorrelação espacial. Em TB1 e SM2 o IDP não apresentou autocorrelação espacial significativa após a correção de Bonferroni ($p>0,05$, Figura 4).

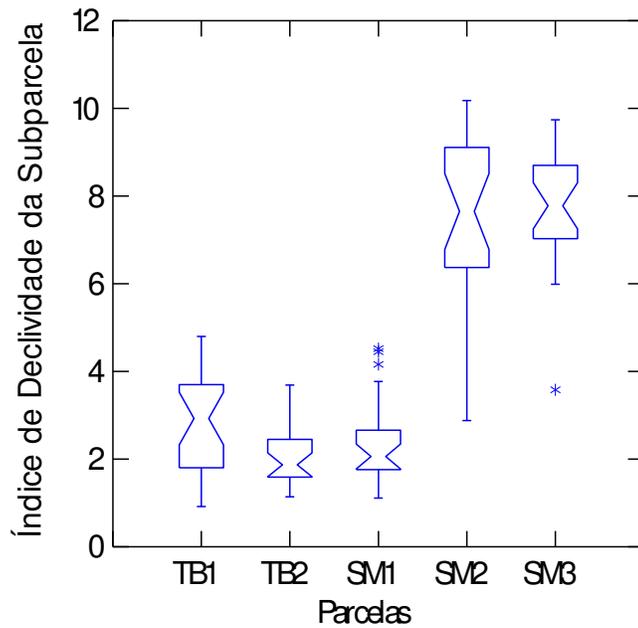
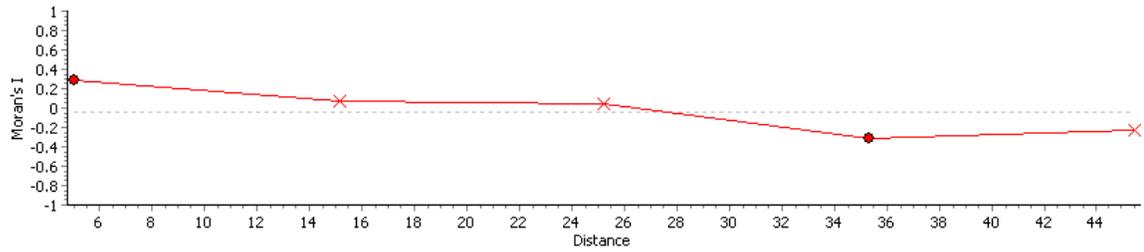
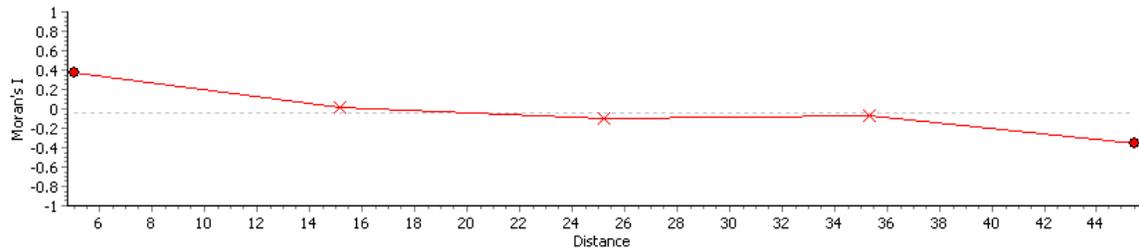


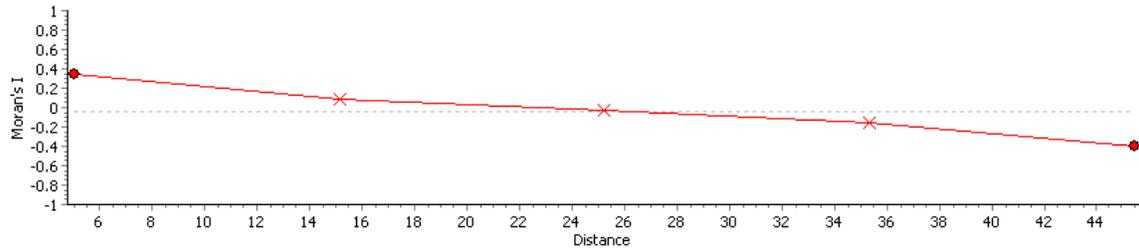
Figura 3: Índice de declividade da sub-parcela (IDP) obtido para as 25 subparcelas em cada uma das parcelas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (cota até 100m, TB1 e TB2) e da Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota 200-400m, SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representa os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 95% ao redor da mediana.



TB2



SM1



SM3

Figura 4: Correlogramas do índice I de Moran para o índice de declividade da subparcela (IDP) na parcela da cota até 100 m (TB2) e da cota 200-400m (SM1 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Valores de I de Moran significativos são representados por pontos cheios e valores não significativos são representados por pontos vazios.

Variáveis demográficas

O número total de indivíduos de cada espécie presentes nas parcelas, assim como de mortos e de ingressantes, e a variação destes valores entre as parcelas estudadas encontra-se no Capítulo 1.

O número total de indivíduos apresentou correlograma globalmente significativo para *E. pentaphylla* em SM3 ($p < 0,001$), *G. gardneriana* em TB1 ($p = 0,036$) e SM1 ($p < 0,001$), *S. guianensis* em TB1 ($p = 0,036$) e SM1 ($p = 0,001$) e *V. bicuhyba* em SM2 ($p < 0,001$). Os correlogramas não apresentaram um padrão consistente entre as diferentes áreas para cada espécie, indicando que a estruturação espacial dos indivíduos varia entre as áreas, mas na maioria dos casos houve uma autocorrelação positiva na primeira classe de distância (até 10m, Figura 5).

A sobrevivência dos indivíduos não apresentou autocorrelação espacial significativa na maioria dos casos (Figura 6). A única exceção foi *S. guianensis* em TB2 ($p = 0,022$) e SM1 ($p = 0,018$), com correlogramas bastante semelhantes, indicando autocorrelação positiva para a segunda classe de distância (10 a 20m). O número de ingressantes também não apresentou autocorrelação espacial significativa após a correção de Bonferoni na maioria dos casos; as exceções foram *G. gardneriana* em TB1 ($p < 0,001$) e SM1 ($p = 0,042$) e *S. guianensis* em TB2 ($p = 0,043$), com valores de autocorrelação positivos e significativos nas primeiras classes de distância (Figura 7). Assim como as demais variáveis demográficas consideradas, o crescimento médio por parcela também não apresentou autocorrelação espacial significativa na maioria dos casos; as exceções foram *G. gardneriana* em TB1 ($p = 0,043$) e *V. bicuhyba* em TB2 ($p = 0,018$), e também não houve um padrão que se repetiu entre as diferentes áreas

para uma mesma espécie (Figura 8), indicando estruturas espaciais distintas desta variável.

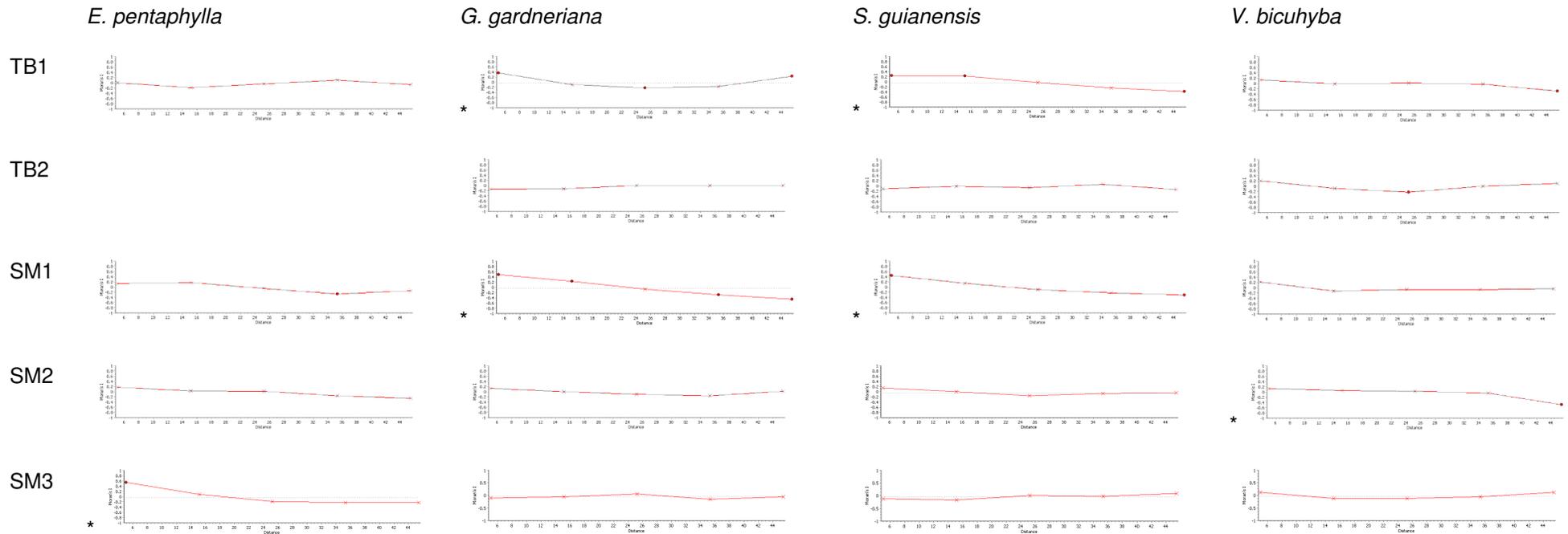
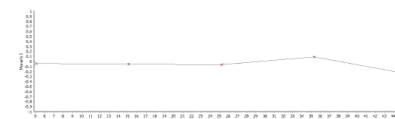
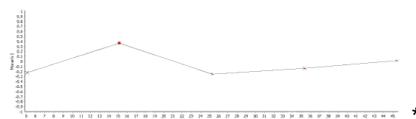
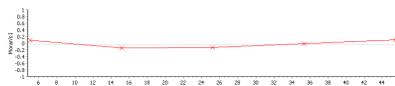
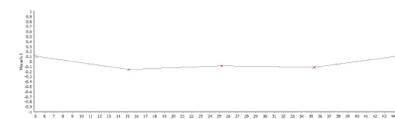
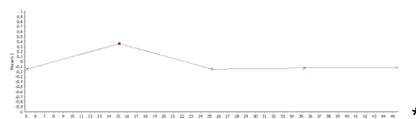
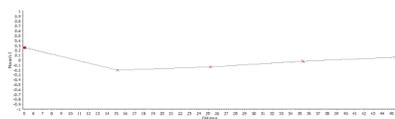
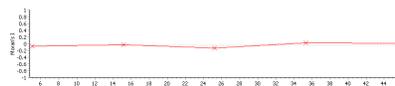


Figura 5: Correlogramas do índice I de Moran para o número total de indivíduos na parcela da cota até 100 m (TB1) e da cota 200-400m (SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Valores de I de Moran significativos são representados por pontos cheios e valores não significativos são representados por pontos vazios.

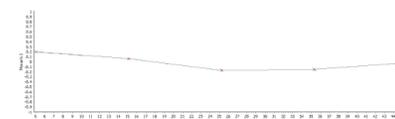
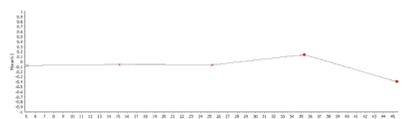
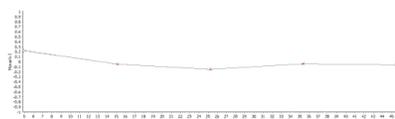
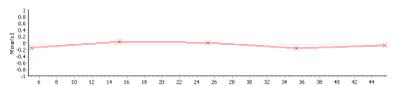
TB2



SM1



SM2



SM3

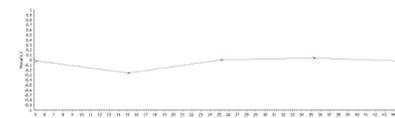
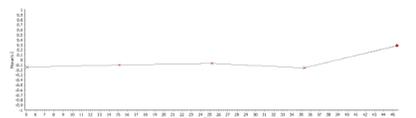
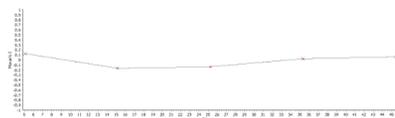
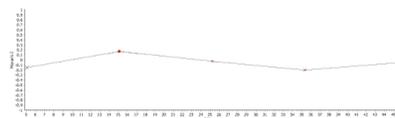


Figura 6: Correlogramas do índice I de Moran para a taxa de sobrevivência nas parcelas da cota até 100 m (TB1 e TB2) e da cota 200-400m (SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Valores de I de Moran significativos são representados por pontos cheios e valores não significativos são representados por pontos vazios. Correlogramas globalmente significativos (após a correção de Bonferroni) estão indicados com *.

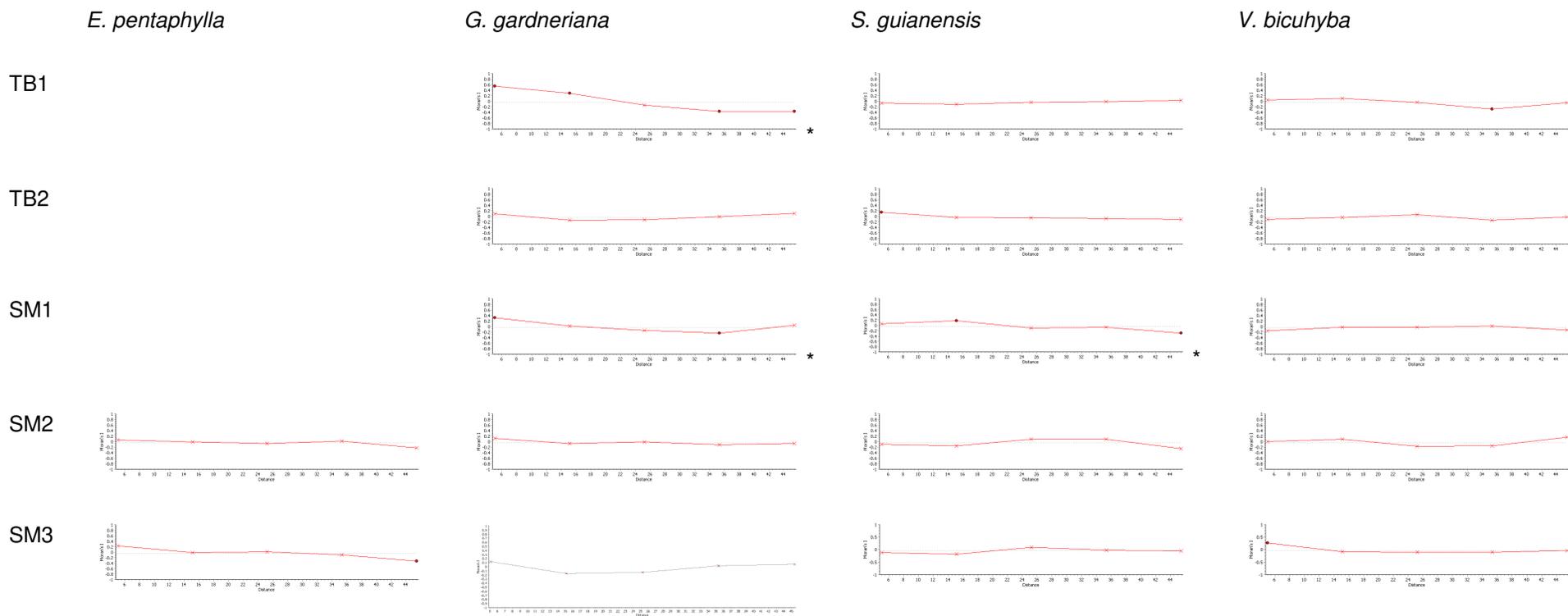


Figura 7: Correlogramas do índice I de Moran para o número de ingressantes nas parcelas da cota até 100 m (TB1 e TB2) e da cota 200-400m (SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Valores de I de Moran significativos são representados por pontos cheios e valores não significativos são representados por pontos vazios. Correlogramas globalmente significativos (após a correção de Bonferroni) estão indicados com *.

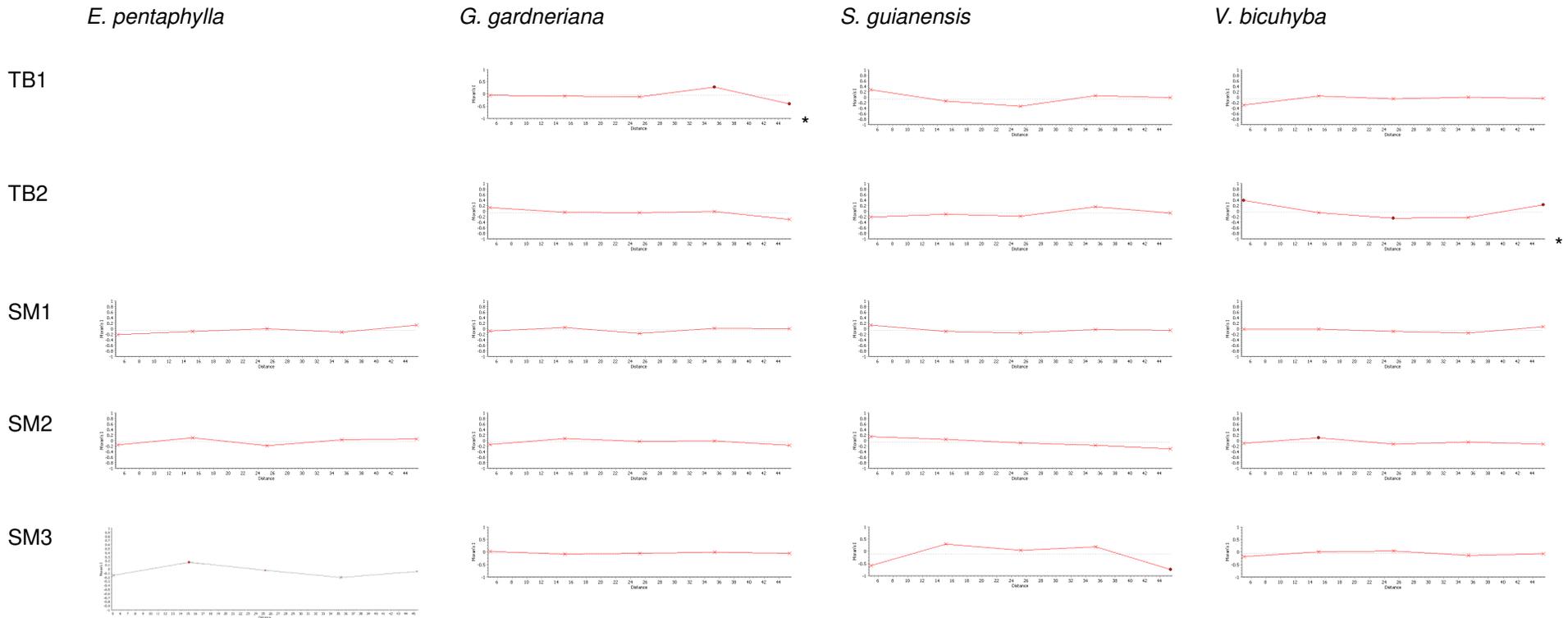


Figura 8: Correlogramas do índice I de Moran para o crescimento médio por subparcela nas parcelas da cota até 100 m (TB1 e TB2) e da cota 200-400m (SM1, SM2 e SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Valores de I de Moran significativos são representados por pontos cheios e valores não significativos são representados por pontos vazios. Correlogramas globalmente significativos (após a correção de Bonferroni) estão indicados com *.

Relação entre variáveis abióticas e variáveis demográficas

Das quatro espécies estudadas, três apresentaram relação do número de indivíduos com o IDP, ou em escala ampla ou em escala local. Em uma escala ampla, considerando todas as parcelas conjuntamente, houve correlação significativa positiva entre o número total de indivíduos e o IDP para *E. pentaphylla* (Tabela 1) e *G. gardneriana* (Tabela 2). Para *S. guianensis* obtivemos uma correlação positiva e marginalmente significativa ($p=0,062$) (Tabela 3), e para *V. bicuhyba*, a relação entre o número de indivíduos e o IDP não foi significativa nesta escala considerada (Tabela 4). Considerando todas as parcelas em conjunto, não houve correlação significativa entre a porcentagem de abertura de dossel e nenhuma das variáveis demográficas, para nenhuma das quatro espécies estudadas; também não houve relação entre a sobrevivência, o número de ingressantes e o crescimento com o IDP em escala ampla (Tabelas 1-4).

Em escala local, considerando cada parcela estudada separadamente, foram observadas poucas relações significativas entre as variáveis abióticas e as variáveis demográficas: o número total de indivíduos teve correlação significativa com o IDP somente para *G. gardneriana* em SM1 (Tabela 2) e para *S. guianensis* em TB1 e SM3 (Tabela 3). *E. pentaphylla*, que havia apresentado relação entre o número de indivíduos e o IDP em escala ampla, não apresentou este tipo de relação em escala local (Tabela 1). Para *V. bicuhyba*, assim como em escala ampla, não houve relação entre o número de indivíduos e o IDP ou a porcentagem de abertura de dossel em escala local (Tabela 4).

A sobrevivência apresentou correlação significativa com a abertura de dossel para *G. gardneriana* em SM2 e com o IDP para *V. bicuhyba* em TB2, sendo que para

esta última o sinal da correlação foi negativo, indicando taxas de sobrevivência distintas em localidades com IDP semelhante ou vice-versa. O número de ingressantes apresentou correlação com o IDP para *E. pentaphylla* em SM3 e *S. guianensis* em SM1, e com a abertura de dossel para *G. gardneriana* em TB2. Por fim, o crescimento médio por subparcela apresentou correlação com a abertura de dossel para *E. pentaphylla* em SM1 e *S. guianensis* em TB2, e com o IDP para *V. bicuhyba* em SM3.

Tabela 1: Resultados dos testes de Mantel simples e parciais (mantendo a matriz de distâncias geográficas constante) para as associações entre variáveis abióticas (IDP- índice de declividade da parcela, e porcentagem de abertura de dossel) e variáveis demográficas (N – número total de indivíduos, taxa de sobrevivência, número de ingressantes e crescimento médio por subparcela) para *Eriotheca pentaphylla*, nas cotas de até 100 m (TB1) e de 200-400m (SM1, SM2, SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Parcela	Matriz 1	Matriz 2	Matriz 3 (constante)	Correlação	P
Todas	IDP	N	Distâncias	0.33898	0.001
	Dossel	N	Distâncias	-0.02544	0.622
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.0383	0.526
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	0.01716	0.816
	IDP	Ingressantes	Distâncias	0.05206	0.317
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.05944	0.37
	IDP	Crescimento	Distâncias	0.04222	0.439
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.03056	0.681
TB1	IDP	N	-	-0.07113	0.51
	Dossel	N	-	-0.11079	0.35
SM1	IDP	N	Distâncias	-0.09473	0.299
	Dossel	N	Distâncias	-0.0121	0.922
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	0.27208	0.105
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	-0.0768	0.575
	IDP	Crescimento	Distâncias	0.05064	0.671
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.20237	0.068
SM2	IDP	N	-	0.10585	0.329
	Dossel	N	-	0.06912	0.597
	IDP	Sobrevivência	-	0.01618	0.882
	Dossel	Sobrevivência	-	0.06103	0.726
	IDP	Ingressantes	-	-0.06864	0.533
	Dossel	Ingressantes	-	-0.08036	0.556
	IDP	Crescimento	-	-0.09884	0.271
	Dossel	Crescimento	-	0.05611	0.59
SM3	IDP	N	Distâncias	0.06942	0.553
	Dossel	N	Distâncias	0.11056	0.295
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	0.00325	0.983
	Dossel	Sobrevivência	-	-0.07836	0.612
	IDP	Ingressantes	Distâncias	0.32262	0.007
	Dossel	Ingressantes	-	-0.05815	0.521
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.07033	0.513
	Dossel	Crescimento	-	0.01897	0.897

Tabela 2: Resultados dos testes de Mantel simples e parciais (mantendo a matriz de distâncias geográficas constante) para as associações entre variáveis abióticas (IDP- índice de declividade da parcela, e porcentagem de abertura de dossel) e variáveis demográficas (N – número total de indivíduos, taxa de sobrevivência, número de ingressantes e crescimento médio por subparcela) para *Garcinia gardneriana*, nas cotas de até 100 m (TB1 e TB2) e de 200-400m (SM1, SM2, SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Parcela	Matriz 1	Matriz 2	Matriz 3 (constante)	Correlação	P
Todas	IDP	N	Distâncias	0.08133	0.035
	Dossel	N	Distâncias	-0.0646	0.183
	IDP	Sobrevivencia	Distâncias	0.00532	0.913
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	0.03374	0.562
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.0393	0.354
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	0.00483	0.946
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.04398	0.153
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.00182	0.963
TB1	IDP	N	Distâncias	0.10674	0.175
	Dossel	N	Distâncias	-0.12078	0.188
	IDP	Sobrevivência	-	0.06856	0.556
	Dossel	Sobrevivência	-	-0.13884	0.282
	IDP	Ingressantes	Distâncias	0.02278	0.835
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	0.10911	0.349
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.0367	0.642
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.10023	0.215
TB2	IDP	N	Distâncias	-0.02346	0.838
	Dossel	N	-	0.18117	0.103
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	0.04454	0.775
	Dossel	Sobrevivência	-	0.04311	0.82
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.11132	0.369
	Dossel	Ingressantes	-	0.30842	0.028
	IDP	Crescimento	Distâncias	0.00602	0.97
	Dossel	Crescimento	-	0.06461	0.627
SM1	IDP	N	Distâncias	0.31263	0.033
	Dossel	N	Distâncias	0.06237	0.507
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.0866	0.551
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	-0.01217	0.912
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.03483	0.82
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.0017	0.989
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.13203	0.322
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.05032	0.641
SM2	IDP	N	-	-0.10683	0.322
	Dossel	N	-	-0.10929	0.42
	IDP	Sobrevivência	-	-0.12801	0.23
	Dossel	Sobrevivência	-	0.37761	0.022
	IDP	Ingressantes	-	-0.06027	0.607
	Dossel	Ingressantes	-	-0.13298	0.327
	IDP	Crescimento	-	-0.11331	0.299
	Dossel	Crescimento	-	0.00653	0.953
SM3	IDP	N	Distâncias	-0.07374	0.478
	Dossel	N	-	0.12351	0.205

IDP	Sobrevivência	Distâncias	0.01246	0.045
Dossel	Sobrevivência	-	-0.09835	0.945
IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.1283	0.145
Dossel	Ingressantes	-	0.18156	0.14
IDP	Crescimento	Distâncias	-0.0666	0.524
Dossel	Crescimento	-	-0.02786	0.803

Tabela 3: Resultados dos testes de Mantel simples e parciais (mantendo a matriz de distâncias geográficas constante) para as associações entre variáveis abióticas (IDP- índice de declividade da parcela, e porcentagem de abertura de dossel) e variáveis demográficas (N – número total de indivíduos, taxa de sobrevivência, número de ingressantes e crescimento médio por subparcela) para *Sloanea guianensis*, nas cotas de até 100 m (TB1 e TB2) e de 200-400m (SM1, SM2, SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Parcela	Matriz 1	Matriz 2	Matriz 3 (constante)	Correlação	P
Todas	IDP	N	Distâncias	-0.06317	0.062
	Dossel	N	Distâncias	-0.01985	0.651
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.03436	0.483
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	0.07761	0.292
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.04078	0.322
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.02763	0.617
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.02075	0.692
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.13709	0.072
TB1	IDP	N	Distâncias	0.25009	0.01
	Dossel	N	Distâncias	0.14193	0.094
	IDP	Sobrevivência	-	-0.12708	0.415
	Dossel	Sobrevivência	-	-0.14471	0.457
	IDP	Ingressantes	-	0.02138	0.864
	Dossel	Ingressantes	-	-0.10694	0.9948
	IDP	Crescimento	-	-0.00174	0.992
	Dossel	Crescimento	-	0.00916	0.953
TB2	IDP	N	-	-0.05305	0.571
	Dossel	N	-	0.04907	0.656
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.06238	0.727
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	0.102	0.555
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.04015	0.749
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.04857	0.748
	IDP	Crescimento	-	0.09311	0.651
	Dossel	Crescimento	-	0.39475	0.065
SM1	IDP	N	Distâncias	0.06918	0.608
	Dossel	N	Distâncias	-0.1012	0.909
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.15593	0.292
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	0.07465	0.573
	IDP	Ingressantes	Distâncias	0.35442	0.032
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.10834	0.255
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.15785	0.334
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.18507	0.279
SM2	IDP	N	-	0.0166	0.845
	Dossel	N	-	-0.04956	0.607
	IDP	Sobrevivência	-	-0.16641	0.303
	Dossel	Sobrevivência	-	0.22691	0.132
	IDP	Ingressantes	-	0.01451	0.911
	Dossel	Ingressantes	-	-0.14932	0.216
	IDP	Crescimento	-	-0.0256	0.846
	Dossel	Crescimento	-	0.22976	0.081
SM3	IDP	N	Distâncias	0.50107	0.023

Dossel	N	-	-0.04099	0.764
IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.11794	0.5
Dossel	Sobrevivência	-	0.17973	0.332
IDP	Ingressantes	Distâncias	0.08323	0.503
Dossel	Ingressantes	Distâncias	0.09569	0.444
IDP	Crescimento	Distâncias	0.57041	0.09
Dossel	Crescimento	-	0.0211	0.92

Tabela 4: Resultados dos testes de Mantel simples e parciais (mantendo a matriz de distâncias geográficas constante) para as associações entre variáveis abióticas (IDP- índice de declividade da parcela, e porcentagem de abertura de dossel) e variáveis demográficas (N – número total de indivíduos, taxa de sobrevivência, número de ingressantes e crescimento médio por subparcela) para *Virola bicuhyba*, nas cotas de até 100 m (TB1 e TB2) e de 200-400m (SM1, SM2, SM3) no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Parcela	Matriz 1	Matriz 2	Matriz 3 (constante)	Correlação	P
Todas	IDP	N	Distâncias	0.3043	0.365
	Dossel	N	Distâncias	-0.2048	0.709
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.01714	0.547
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	-0.00692	0.86
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.01251	0.7
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.01335	0.793
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.0266	0.643
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.8256	0.178
TB1	IDP	N	-	-0.04318	0.695
	Dossel	N	-	-0.01964	0.866
	IDP	Sobrevivência	-	0.06241	0.516
	Dossel	Sobrevivência	-	-0.1598	0.11
	IDP	Ingressantes	-	-0.02524	0.734
	Dossel	Ingressantes	-	-0.1122	0.156
	IDP	Crescimento	-	0.04558	0.695
	Dossel	Crescimento	-	-0.11116	0.55
TB2	IDP	N	-	-0.11129	0.317
	Dossel	N	-	-0.10564	0.373
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.18948	0.037
	Dossel	Sobrevivência	-	-0.00981	0.929
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.08466	0.468
	Dossel	Ingressantes	-	-0.08481	0.487
	IDP	Crescimento	Distâncias	-0.05893	0.443
	Dossel	Crescimento	Distâncias	0.06002	0.447
SM1	IDP	N	Distâncias	-0.06893	0.521
	Dossel	N	Distâncias	-0.04732	0.559
	IDP	Sobrevivência	Distâncias	-0.0323	0.822
	Dossel	Sobrevivência	Distâncias	-0.06155	0.576
	IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.11717	0.175
	Dossel	Ingressantes	Distâncias	-0.04556	0.535
	IDP	Crescimento	Distâncias	0.01719	0.93
	Dossel	Crescimento	Distâncias	-0.0276	0.854
SM2	IDP	N	Distâncias	-0.08854	0.409
	Dossel	N	Distâncias	0.30567	0.069
	IDP	Sobrevivência	-	-0.11723	0.156
	Dossel	Sobrevivência	-	0.0002	0.998
	IDP	Ingressantes	-	-0.11288	0.315
	Dossel	Ingressantes	-	0.00917	0.944
	IDP	Crescimento	-	-0.11481	0.408
	Dossel	Crescimento	-	0.29776	0.117
SM3	IDP	N	Distâncias	0.06652	0.526
	Dossel	N	-	0.10754	0.326

IDP	Sobrevivência	Distâncias	0.05946	0.636
Dossel	Sobrevivência	-	-0.08643	0.522
IDP	Ingressantes	Distâncias	-0.13149	0.231
Dossel	Ingressantes	-	-0.16468	0.132
IDP	Crescimento	Distâncias	0.77452	0.034
Dossel	Crescimento	-	-0.13	0.441

Discussão

A estruturação espacial das variáveis abióticas, quando existente, se deu em uma escala pequena, com valores de autocorrelação positivos em classes de distância de até 10 m, sugerindo gradientes ou distribuições agrupadas em uma escala fina (Nicotra *et al.* 1999, Garcia & Houle 2005, Messaoud & Houle 2006). Essa variação em escala fina pode fazer com que a floresta represente um ambiente heterogêneo, permitindo a ocorrência do mecanismo de diferenciação de nichos. Entretanto, para a porcentagem de abertura de dossel só houve correlograma significativo em uma das áreas (SM1), indicando que ou esta variável não apresenta estruturação espacial ou que esta não pode ser observada na escala utilizada. Se a abertura de clareiras for a principal fonte de variação na porcentagem de abertura de dossel, é possível inferir que esses eventos ocorrem de maneira não previsível no espaço, e que seus tamanhos são geralmente inferiores a 10 m, fazendo com que a porcentagem de abertura de dossel não apresente autocorrelação espacial a estas distâncias.

Já o IDP apresentou correlogramas significativos em três das cinco áreas estudadas, sugerindo que é possível prever o valor da variável em um ponto com base no valor da variável em outro ponto de posição conhecida no espaço. Assim como Garcia & Houle (2005), neste estudo encontramos poucas evidências de estruturação espacial das variáveis bióticas (o número total de indivíduos foi a única variável biótica que apresentou autocorrelação espacial significativa para as quatro espécies estudadas, em ao menos uma das áreas). Segundo estes autores, a ausência de estruturação espacial para a mortalidade pode ser parcialmente devido à alta frequência de zeros nas subparcelas amostradas (Legendre & Fortin 1989); no caso do presente estudo podemos fazer interpretação semelhante em relação aos ingressantes,

pois várias das subparcelas apresentaram valores zero para esta variável, e a ausência de estruturação espacial encontrada pode ser atribuída em parte a este fator.

A amplitude de variação das porcentagens de abertura de dossel observada poderia sugerir, a princípio, que o microambiente de luz seria um recurso envolvido na diferenciação de nichos, pois a existência de variabilidade espacial ou temporal em um recurso seria uma das premissas para a diferenciação de nichos (Brokaw & Busing 2000, Poorter & Arets 2003). Todavia, não houve associação do número total de indivíduos com a abertura de dossel para nenhuma das espécies, tanto em escala ampla quanto em escala local, o que indica que esta variável abiótica não é um fator relevante na determinação do número de indivíduos em cada subparcela, ao menos nesta escala. As demais variáveis demográficas (taxa de sobrevivência, número de ingressantes e crescimento médio dos indivíduos por subparcela) apresentaram relações pontuais com a abertura de dossel em alguns casos, mas de 88 associações testadas com a porcentagem de abertura de dossel, somente quatro foram significativas. Assim, a ausência de um padrão de associação inequívoco, que se repita entre as parcelas estudadas para uma mesma espécie, sugere que a porcentagem de abertura de dossel não é um dos fatores relevantes na variação de microhabitat responsável pela diferenciação de nichos. Outros estudos têm encontrado associações pouco consistentes entre o número de indivíduos ou a demografia e o microambiente de luz: Webb & Peart (2000) encontraram que somente 8 das 45 espécies avaliadas apresentaram relação com a porcentagem de abertura de dossel; Nicotra *et al.* (1999) encontraram que de 21 transectos testados, somente quatro apresentaram relação significativa entre a disponibilidade de luz e a abundância de plântulas, e desses quatro o sinal da correlação não foi consistente, com duas correlações positivas e duas

negativas, e Takeshita *et al.* (2009) não encontraram relações entre a matriz de luminosidade e a matriz de abundância de *Aucuba japonica*. Em uma porção estendida de uma das parcelas utilizada neste estudo (SM3), Aranha (2008) buscou relações entre a convexidade do terreno e a abertura de dossel com a comunidade do estrato herbáceo, tendo encontrado que a abertura de dossel não exercia influência na composição da comunidade por ele estudada. Aparentemente, a variabilidade no microambiente de luz somente não é um fator determinante na ocorrência e demografia das espécies na Floresta Ombrófila Densa Atlântica, mas pode apresentar uma influência conjunta com demais variáveis abióticas que por fim afetem as taxas demográficas das populações.

Uma explicação alternativa para esta preponderante falta de associação entre as variáveis demográficas e a abertura de dossel seria de que a escala na qual estas variações foram analisadas (uma fotografia hemisférica em cada subparcela de 10x10m) seja inadequada por englobar uma grande variação dentro de cada amostra (subparcela). É possível que se subparcelas menores tivessem sido usadas, permitindo a avaliação da variação da porcentagem de abertura de dossel em uma escala mais fina, tivéssemos encontrado um maior número de relações significativas entre o microambiente de luz e a demografia das espécies estudadas. Rüger *et al.* (2009), apesar de terem utilizado amostras de 5x5m (1/4 do tamanho das amostras utilizadas neste estudo) para quantificar o microambiente de luz e avaliar a sua relação com o recrutamento, sugeriram que o uso de escalas mais finas para a detecção da variação da disponibilidade de luz pode trazer mais informações sobre as relações entre esta variável e a regeneração de espécies arbóreas em florestas tropicais, já que uma única fotografia hemisférica por parcela talvez não seja uma boa forma de representar o

microambiente de luz vivenciado por cada planta por englobar uma grande amplitude de variação, e que variações pontuais no microambiente de luz sejam importantes.

Os resultados das relações entre o IDP e as variáveis demográficas demonstram a importância da escala utilizada nos resultados encontrados: para *E. pentaphylla* houve correlação entre o número de indivíduos e o IDP somente em escala ampla, mas em escala local não houve relação entre estas variáveis para nenhuma das parcelas estudadas. Esse resultado sugere que o IDP pode ser um fator determinante no número total de indivíduos desta espécie em escalas amplas, mas na escala de cada subparcela, não há como prever o número de indivíduos em uma subparcela a partir do IDP.

O IDP apresentou um maior número de relações significativas com as variáveis demográficas do que a porcentagem de abertura de dossel: das 88 correlações investigadas, dez foram significativas. Aiba *et al.* (2004) encontraram que um maior número de espécies era associado com feições topográficas do que com a luminosidade, sugerindo que a primeira variável atue como um filtro seletivo mais rigoroso do que a segunda. Aranha (2008) também encontrou um maior número de associações significativas entre a composição da comunidade do estrato herbáceo e características topográficas (no caso, concavidade do terreno) do que com o microambiente de luz, dado pela porcentagem de abertura de dossel. No presente trabalho, a existência de um maior número de relações significativas das variáveis demográficas com o IDP do que com a abertura de dossel pode indicar que o IDP atue como uma variável responsável por associações das espécies estudadas a habitats específicos. As relações entre o IDP e o número de indivíduos em alguns casos apresentaram direções distintas (p.ex. *E. pentaphylla* e *G. gardneriana* apresentaram

maior número de indivíduos nas parcelas ou subparcelas mais inclinadas, enquanto que para *S. guianensis* a relação foi inversa), o que pode ser interpretado como evidência da diferenciação de nichos, já que é um indicativo de preferências de habitat nessas espécies. Entretanto, a ausência de um padrão geral, que se repetisse para cada espécie em todas as áreas estudadas, sugere que a associação de espécies a habitats específicos não seja o único mecanismo responsável pela manutenção da diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais, mas pode ser importante quando atuando em conjunto com outros mecanismos (Webb & Peart 2000, Yamada *et al.* 2006). Se uma classificação em escala mais fina das variáveis fosse realizada, aliada à escolha de um maior número de variáveis abióticas, resultando em um maior detalhamento dos habitats, talvez uma maior quantidade de associações entre as variáveis ambientais e as variáveis demográficas fosse encontrada (Yamada *et al.* 2006), fornecendo mais evidências sobre a diferenciação de nichos entre espécies co-ocorrentes. Além disso, a obtenção de dados sobre a dinâmica populacional das espécies por um maior período de tempo poderia fazer com que os dados sobre recrutamento, crescimento e mortalidade dos indivíduos fossem mais robustos, com uma menor quantidade de valores zero nas subparcelas, principalmente para os eventos de mortalidade e recrutamento, o que poderia possibilitar a detecção de associações dificilmente detectáveis no presente trabalho devido ao baixo número de eventos observado.

Referências Bibliográficas

AIBA, S.I., KITAYAMA, K. & TAKYU, M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mont Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 174: 147-161.

ALVES, L.F., VIEIRA, S.A., SCARANELLO, M.A., CAMARGO, P.B., SANTOS, F.A.M., JOLY, C.A. & L.A. MARTINELLI. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* (in press). Doi: 10.1016/j.foreco.2010.05.23

ARANHA, B.A. 2008. Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Atlântica. Dissertação de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP.

BLOOR, J.M. & GRUBB, P.J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91: 77-85.

BROKAW, N. & BUSING, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *TREE* 15: 183-188.

CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Diperyx panamensis*, a neotropical rainforest emergent tree. *Biotropica* 19: 236-244.

CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.

CLARK, D.B., CLARK, D.A. & RICH, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.

- CLARK, D.B., PALMER, M.W., CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.) *Dynamics of populations*, pp. 298-312. Pudoc, Wageningen, NL.
- DAWS, M.I., PEARSON, T.R.H., BURSLEM, D.F.R.P., MULLINS, C.E. & J. W. DALLING. 2005. Effects of topographic position, leaf litter and seed size on seedling demography in a semi-deciduous tropical forest in Panama. *Plant Ecology* 179: 179-193.
- GARCIA, D. & G. HOULE. 2005. Fine-scale patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): What matters most, abiotic or biotic factors? *Ecoscience* 12: 223-235.
- GAP LIGHT ANALYZER 1999. Versão 2.0. Disponível para download em <http://www.ecostudies.org/gla/>. Acessado em Janeiro/2010.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Review* 52: 107-145.
- HARMS, K.E., CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947-959.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-528.

- KUBOTA, Y., MURATA, H. & K. KIKUZAWA. 2004. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics on a subtropical forest in Okinawa island, Southern Japan. *Journal of Ecology* 92: 230-240.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- MESSAOUD, Y. & HOULE, G. 2006. Spatial patterns of tree seedling establishment and their relationship to environmental variables in a cold-temperate deciduous forest of eastern North America. *Plant Ecology* 185: 319-331.
- NICOTRA, A.B., CHAZDON, R.L. & IRIARTE, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T, VILELA, E.A., CARVALHO, D.A. & M.L. GAVILANES. 1994. Effects of soil and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 483-508.
- POORTER, L. & ARETS, E.J.M.M. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- REYNOLDS, C.E G. HOULE. 2002. Mantel and partial Mantel tests suggest some factors that may control the local distribution of *Aster laurentianus* at Îles de la Madeleine, Québec. *Plant Ecology* 164: 19-27.
- ROSENBERG, M.S. 2001. PASSAGE: Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Disponível em <http://www.passagesoftware.net/>

- RÜGER, N., HUTH, A., HUBBELL, S.P. & CONDIT, R. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland forest community. *Journal of Ecology* 97: 1360-1368.
- RUSSO, S.E., DAVIES, S.J., KING, D.A. & TAN, S. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879-889.
- SHEIL, D., BURSLEM, D.F.R.P & ALDER, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331:333.
- SVENNING, J.C., HARLEV, D., SØRENSEN, M.M. & BASLEV, H. 2009. Topographic and spatial controls of palm species distributions in a montane rain forest, southern Ecuador. *Biodiversity Conservation* 18: 219-228.
- TAKESHITA, Y. MULLER, O. & YAMADA, T. 2009. Habitat niche specialization in an understory species in a warm temperate forest. *Ecological Research* 24: 467-475.
- WEBB, C.O. & PEART, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464-478.
- WRIGHT, S.J. 2001. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- YAMADA, T., TOMITA, A., ITOH, A., YAMAKURA, T., OHKUBO, T., KANZAJI, M., TAN, S. & ASHTON, P. 2006. Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot. *Journal of Vegetation Science* 17: 559-566.

Capítulo 3: Influência da altitude e do microambiente de luz na fenologia reprodutiva de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, SP.

Resumo

Os fatores que condicionam as variações fenológicas de espécies vegetais em ambientes pouco sazonais ainda são pouco conhecidos. Além do clima regional, as plantas estão sujeitas a variações ambientais locais que podem ter influência nos padrões fenológicos; essas variações locais podem ser causadas tanto por diferenças na altitude como por diferenças na posição que cada indivíduo ocupa em relação ao gradiente vertical de luz da floresta. O objetivo deste trabalho foi comparar a fenologia reprodutiva de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica em diferentes microhabitats, e também avaliar a influência de variáveis climáticas no início das fenofases reprodutivas. Em cada uma das cinco parcelas de um hectare (duas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas – até 100 m de altitude, e três na Floresta Ombrófila Densa Submontana -200-400 m) foram avaliados mensalmente 10 indivíduos quanto à sua fenologia reprodutiva, utilizando o índice de Fournier. Para *E. pentaphylla* e *V. bicuhyba*, houve reprodução diferencial em uma das cotas de altitude, mas para *G. gardneriana* e *S. guianensis* não houve diferenças na proporção de indivíduos que se reproduziu e nem na intensidade de reprodução entre as áreas. *E. pentaphylla* e *V. bicuhyba* também apresentaram relação do número de indivíduos com flores com algumas das variáveis climáticas, indicando que mesmo em regiões de clima pouco

sazonal, algumas espécies podem responder à variações climáticas em termos de fenologia reprodutiva. Somente a espécie de sub-dossel (*G. gardneriana*) não apresentou relação da fenologia reprodutiva com o índice de iluminação da copa, mas para *V. bicuhyba* e *S. guianensis* também houve relação entre a intensidade dos eventos fenológicos e o tamanho da árvore, indicando que para estas espécies o perímetro das árvores atue mais como uma variável que diferencie os indivíduos reprodutivos dos não reprodutivos. Das quatro espécies estudadas, duas apresentam preferência de hábitat em sua fenologia reprodutiva, em termos de cota de altitude. Essas duas espécies que apresentaram preferência de hábitat também foram as duas espécies que apresentaram resposta do número de indivíduos com flores para as variáveis climáticas, indicando que as maiores proporções de indivíduos reprodutivos ou de intensidades das fenofases podem refletir as variações climáticas entre as áreas causadas pelas diferenças de altitude.

Introdução

Florestas tropicais apresentam grandes variações nos padrões de fenologia vegetativa e reprodutiva, tanto em escalas geográficas amplas como pequenas (Morelato *et al.* 2000). Estudos fenológicos são muito importantes para a compreensão da dinâmica das comunidades vegetais, contribuindo para o entendimento da regeneração e reprodução das espécies, da organização

temporal dos recursos dentro das comunidades, das interações e da coevolução entre plantas e animais (Talora & Morellato 2000).

A maioria das pesquisas sobre fenologia e sazonalidade em florestas neotropicais tem sido realizada em ambientes florestais sob condições climáticas sazonais. Em contraste, estudos sistemáticos acerca da fenologia de espécies arbóreas em florestas neotropicais úmidas, sob condições climáticas pouco sazonais, são ainda escassos, especialmente na Floresta Atlântica brasileira (Bencke & Morellato 2002). Ao mesmo tempo, enquanto os estudos fenológicos em comunidades têm se multiplicado nos últimos anos, são poucos os estudos enfocando uma ou poucas espécies (Bencke & Morellato 2002).

Entre os diferentes fatores que condicionam os padrões fenológicos das espécies vegetais, provavelmente a sazonalidade climática seja o mais importante (Wright & Van Schaik 1994, Marques & Oliveira 2004). Florestas em climas sazonais apresentam maior periodicidade em relação às fenofases, sendo a alternância entre as estações seca e úmida apontada como o principal fator envolvido no desencadeamento das fenofases (Morellato *et al.* 2000, Liebsch & Mikich 2009). No entanto, mesmo em regiões pouco sazonais, como é o caso da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, as plantas ainda apresentam periodicidade em muitos eventos fenológicos (Talora & Morellato 2000, Marques *et al.* 2004), o que sugere que além da precipitação, outros fatores como temperatura ou comprimento do dia determinam o início das fenofases nestes locais (Morellato *et al.* 2000, Marques & Oliveira 2004).

Além do clima regional, as plantas estão sujeitas a variações ambientais locais que podem ter influência nos padrões fenológicos (Marques & Oliveira 2004). Estas variáveis ambientais, como a temperatura, umidade e número de horas com luz incidente, podem se alterar de acordo com a altitude, o que levaria a diferenças no padrão fenológico em diferentes altitudes para uma mesma espécie (Körner 2007). Outro fator que é capaz de induzir variação nos padrões fenológicos individuais é a posição que cada indivíduo ocupa em relação ao gradiente vertical de luz na floresta; diferentes níveis de luminosidade representam diferentes microclimas vivenciados pelas árvores (Marques *et al.* 2004), e os níveis de luminosidade potencialmente afetam o investimento de recursos no desenvolvimento de flores e de frutos (De Steven *et al.* 1987, Kudo *et al.* 2008). A intensidade dos eventos reprodutivos pode ser interpretada como uma medida de performance dos indivíduos, e a associação destes eventos com microhabitats específicos pode fornecer indícios sobre a presença de preferência de habitats destas espécies. Por fim, a compreensão da influência de variáveis climáticas na fenologia reprodutiva de espécies arbóreas é de grande importância quando se busca entender como um cenário futuro de mudanças climáticas pode influenciar a dinâmica de populações vegetais (Visser & Both 2005, Nord & Lynch 2009).

Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi comparar a fenologia reprodutiva de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica em diferentes microhabitats, e também avaliar a influência de variáveis climáticas no início das fenofases reprodutivas. Para tanto, pretendemos responder as seguintes questões específicas: a) a proporção de indivíduos que se reproduzem e a intensidade dos

eventos reprodutivos são relacionados à altitude e ao grau de iluminação da copa?
b) O início das fenofases reprodutivas é determinado por variáveis climáticas, mesmo em uma região de clima pouco sazonal?

Material e Métodos

Procedimento de campo

Dentro de cada parcela de 1 ha utilizada no presente projeto foram sorteados 10 indivíduos com $PAP \geq 15$ cm (PAP = perímetro do tronco na altura do peito, indivíduos potencialmente reprodutivos), totalizando 20 indivíduos de cada espécie na cota até 100m (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas – TB) e 30 indivíduos de cada espécie na cota 200-400m (Floresta Ombrófila Densa Submontana – SM), que foram mensalmente, entre os dias 15 e 20 de cada mês, observados para a avaliação de suas fenofases reprodutivas. Para *V. bicuhyba*, na parcela SM2 só existem cinco indivíduos, e para *E. pentaphylla* na parcela TB2 apenas sete, portanto nestes casos não houve sorteio e tivemos apenas 5 ou 7 indivíduos cujas fenofases reprodutivas foram acompanhadas. Foram observados eventos de floração e de frutificação, e a intensidade dos eventos fenológicos foi quantificada utilizando-se os escores: 0- ausência da fenofase, 1- até 25% da copa apresenta a fenofase, 2- de 26% a 50% da copa apresenta a fenofase, 3- de 51% a 75% da copa apresenta a fenofase e 4- de 76% a 100% da copa apresenta a fenofase, como proposto por Fournier (1974) e de maneira semelhante ao

realizado por Bianchini *et al.* (2006). Os indivíduos foram considerados em floração quando apresentavam a partir de uma flor, aberta ou em botão, e em frutificação quando era possível observar o início da formação dos frutos através da expansão do ovário (fruto verde). Estas observações se iniciaram em maio de 2007 e se estenderam até maio de 2009, totalizando 25 meses de observações.

Para a avaliação do efeito do grau de iluminação da copa na fenologia reprodutiva foi utilizado o índice de iluminação da copa (IC) proposto por Clark & Clark (1992), no qual um escore é atribuído a cada indivíduo analisado a partir do grau de exposição à luz de sua copa. Neste índice, 1= nenhuma luz direta (copa não iluminada diretamente por luz vertical ou lateral); 1,5= baixa iluminação lateral; 2= média iluminação lateral; 2,5= alta iluminação lateral; 3= 10-90% da copa exposta à luz vertical; 4= mais de 90% da copa exposta à luz vertical; e 5= copa completamente exposta à luz vertical.

Análise de dados

A proporção de indivíduos na população que floresceu ou que frutificou foi comparada entre as parcelas, entre as cotas de altitude e entre os diferentes IC's por meio de um teste de qui-quadrado ou teste G, conforme o tamanho das amostras (Zar 1999). As comparações das intensidades dos eventos fenológicos, tanto de floração como de frutificação, entre as plantas com diferentes índices de iluminação da copa e localizadas em diferentes parcelas ou cotas de altitude foram realizadas utilizando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, utilizando a soma dos escores de todas as observações para cada indivíduo (Zar 1999). No

caso de o teste de Kruskal-Wallis apontar diferenças significativas, foi feito o teste a posteriori de Dunn, que aponta devido a quais comparações as diferenças foram significativas (Zar 1999). A relação entre intensidade da floração e da frutificação (dadas pelas somas dos escores para cada indivíduo) e o tamanho da árvore (dado pelo seu PAP) foi investigada por meio de correlações de Pearson (Zar 1999).

A relação entre variáveis climáticas mensais e o número de indivíduos que iniciaram a fenofase reprodutiva em cada mês de observação (floração) foi avaliada através do coeficiente de correlação de Spearman, que é recomendado para dados que não apresentam distribuição normal (Bianchini *et al.* 2006, Zar 1999). As variáveis climáticas utilizadas foram: temperatura mínima absoluta, temperatura máxima absoluta, temperatura mínima mensal, temperatura máxima mensal, temperatura média mensal e precipitação mensal. Os dados referentes às variáveis climáticas foram cedidos pela estação do IAC (Instituto Agrônomo de Campinas) de Ubatuba, e essa base única de dados climáticos foi utilizada para verificar a relação entre a fenologia reprodutiva e as variáveis climáticas em SM e TB.

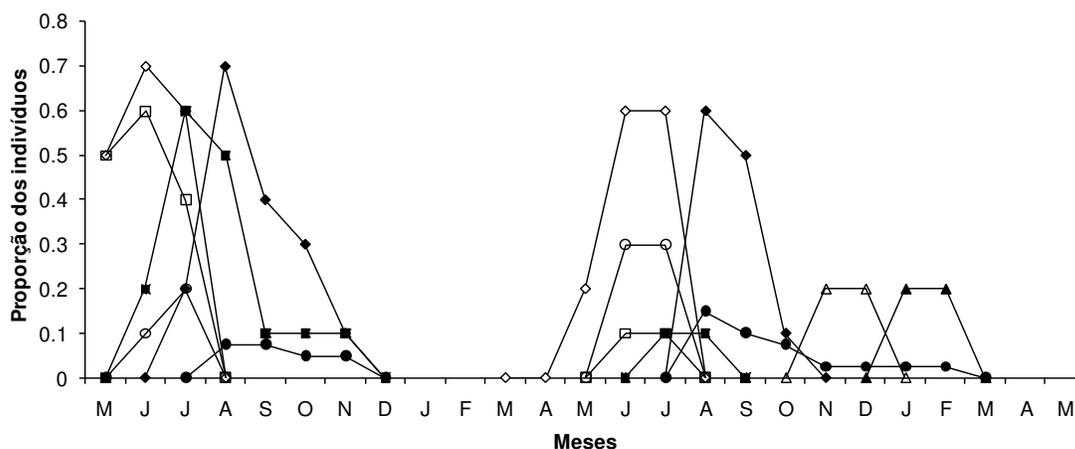
Resultados

Durante os 25 meses de observações, todas as quatro espécies apresentaram fenofases reprodutivas; entretanto, os eventos reprodutivos de *E. pentaphylla* foram pouco expressivos nas parcelas da cota até 100m (apenas dois indivíduos da parcela TB1 se reproduziram, e somente no segundo ano de

observações). Assim, para esta espécie, a proporção de indivíduos que se reproduziu variou significativamente entre as parcelas estudadas, tendo sido menor em TB1 ($p=0,001$ teste G, Figura 1). Quando a proporção de indivíduos que se reproduziu foi comparada entre as cotas de altitude, a diferença também foi significativa ($p=0,001$, qui-quadrado), e a proporção de indivíduos que se reproduziu foi maior na Floresta Submontana. Dentre os três escores de IC observados para esta espécie (3, 4 e 5), a proporção de indivíduos que se reproduziu foi menor entre as plantas com IC 3, mas não diferiu entre as plantas com IC 4 e IC 5.

A intensidade dos eventos reprodutivos variou de maneira semelhante à proporção de indivíduos que se reproduziu: ela foi significativamente menor em TB1 ($p=0,009$ para intensidade de floração e $p=0,041$ para intensidade de frutificação), significativamente menor em TB em relação a SM ($p=0,002$ para floração e $p=0,002$ para frutificação) e significativamente menor nos indivíduos com IC 3 ($p<0,001$ para floração e para frutificação). Além disso, a intensidade se relacionou significativamente com o PAP da árvore, tanto quando consideramos todos os indivíduos da população ($p<0,001$ para flores e para frutos) quando como consideramos somente os indivíduos que se reproduziram ($p=0,002$ para flores, mas $p=0,286$ para frutos). Por fim, o número de indivíduos com flores de *E. pentaphylla* se relacionou significativamente com todas as variáveis climáticas avaliadas (Tabela 1), apresentando maior número de indivíduos com flores nos meses mais frios e secos.

Eriotheca pentaphylla



b)

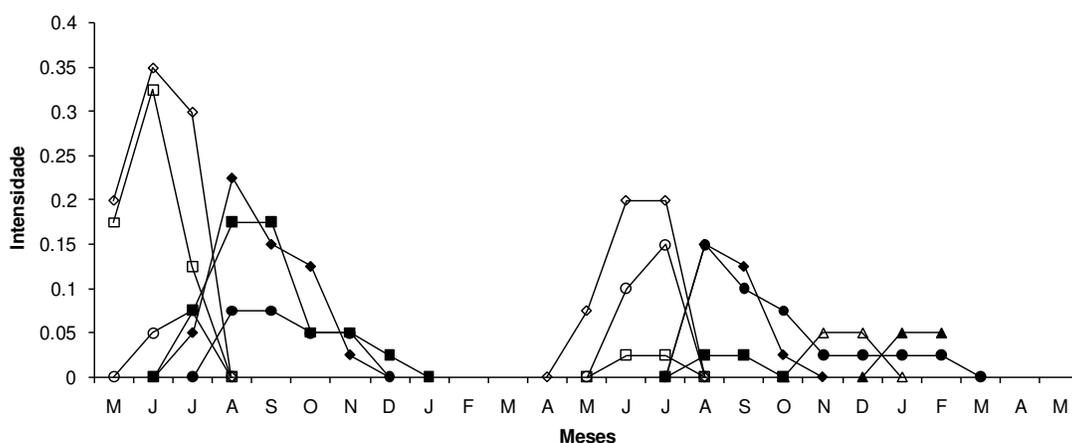


Figura 1: Produção de flores (símbolos vazios) e frutos (símbolos preenchidos) de *Eriotheca pentaphylla* entre os meses de maio de 2007 e maio de 2009 nas parcelas estudadas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Triângulos representam a parcela TB1, losangos a parcela SM1, quadrados a parcela SM2 e círculos a parcela SM3. a) porcentagem dos indivíduos apresentando a determinada fenofase; b) porcentagem de intensidade das fenofases (soma dos escores de cada indivíduo dividido pelo máximo possível dos escores).

Tabela 1: Resultados das correlações de Spearman entre as variáveis climáticas mensais e o número de indivíduos com flores para cada uma das espécies estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. São apresentados os valores do coeficiente de Spearman e seu p associado entre parênteses (t. mín. abs. = temperatura mínima absoluta, t. máx. abs. = temperatura máxima absoluta, t. mín. ms. = temperatura mínima mensal, t. máx. ms. = temperatura máxima mensal, t. média = temperatura média).

	t. mín. abs.	t. máx. abs.	t. mín. ms.	t. máx. ms.	t. média	precipitação
<i>E. pentaphylla</i>	-0,588 (0,002)	-0,0486 (0,013)	-0,635 (<0,001)	-0,560 (0,003)	-0,601 (0,001)	-0,453 (0,022)
<i>G. gardneriana</i>	0,369 (0,069)	0,236 (0,254)	0,367 (0,070)	0,202 (0,331)	0,331 (0,105)	0,356 (0,080)
<i>S. guianensis</i>	0,297 (0,148)	0,391 (0,053)	0,340 (0,095)	0,043 (0,837)	0,205 (0,324)	0,330 (0,106)
<i>V. bicuhyba</i>	0,482 (0,014)	-0,047 (0,820)	0,447 (0,024)	0,317 (0,121)	0,387 (0,055)	0,318 (0,121)

Alguns indivíduos de *V. bicuhyba* apresentaram reprodução praticamente contínua, iniciando nova produção de flores poucos meses após os últimos frutos terem caído das árvores. Grande proporção dos indivíduos que apresentaram flores também formaram frutos (somente dois dos 45 observados apresentaram somente flores), indicando uma alta proporção entre indivíduos fêmeas e machos na população. Ao contrário de *E. pentaphylla*, *V. bicuhyba* apresentou uma proporção de indivíduos se reproduzindo (tanto flores como frutos) significativamente maior nas parcelas da Floresta de Terras Baixas ($p=0,018$ para flores, $p=0,009$ para frutos, qui-quadrado), e quando as parcelas foram comparadas separadamente, TB1 apresentou uma maior proporção de indivíduos com flores ($p=0,04$ teste G) e com frutos ($p=0,035$ teste G) em relação a SM2 (Figura 2). A proporção de indivíduos que floresceu ou frutificou também foi diferente entre plantas que apresentaram IC's diferentes, sendo que quanto maior o IC, maior a proporção de indivíduos reprodutivos ($p<0,001$). A intensidade de floração e de frutificação não diferiu quando as parcelas foram consideradas separadamente ($p=0,141$ para flores e $p=0,246$ para frutos), mas a intensidade de floração diferiu quando se considerou as plantas presentes nas duas cotas de altitude ($p=0,044$), com maior intensidade de floração na Floresta de Terras Baixas, embora a intensidade de frutificação não tenha diferido entre as cotas ($p=0,090$). Assim como para a proporção de indivíduos que se reproduziu, a intensidade dos eventos fenológicos também diferiu entre as árvores com IC diferentes, sendo que quanto maior o IC, maior a intensidade das fenofases reprodutivas ($p<0,001$ para flores e para frutos). Para esta espécie, a intensidade

dos eventos reprodutivos só se relacionou com o PAP quando considerados todos os indivíduos presentes nas populações ($p < 0,001$ para flores e frutos), mas esta relação não se manteve quando consideramos somente os indivíduos que se reproduziram ($p = 0,607$ para flores e $p = 0,744$ para frutos). A relação entre o número de indivíduos com flores e as variáveis climáticas só foi significativa para a temperatura mínima absoluta e para a temperatura mínima mensal, com maior número de indivíduos com flores nos meses de maiores temperaturas mínimas; para as demais variáveis climáticas não houve relação significativa (Tabela 1).

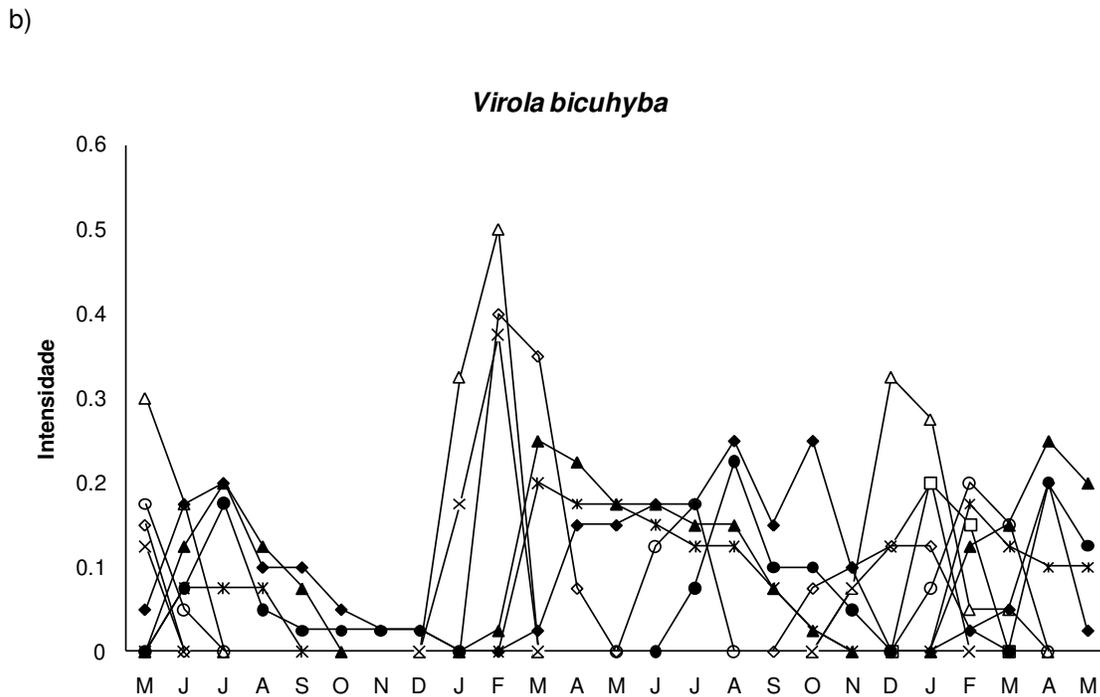
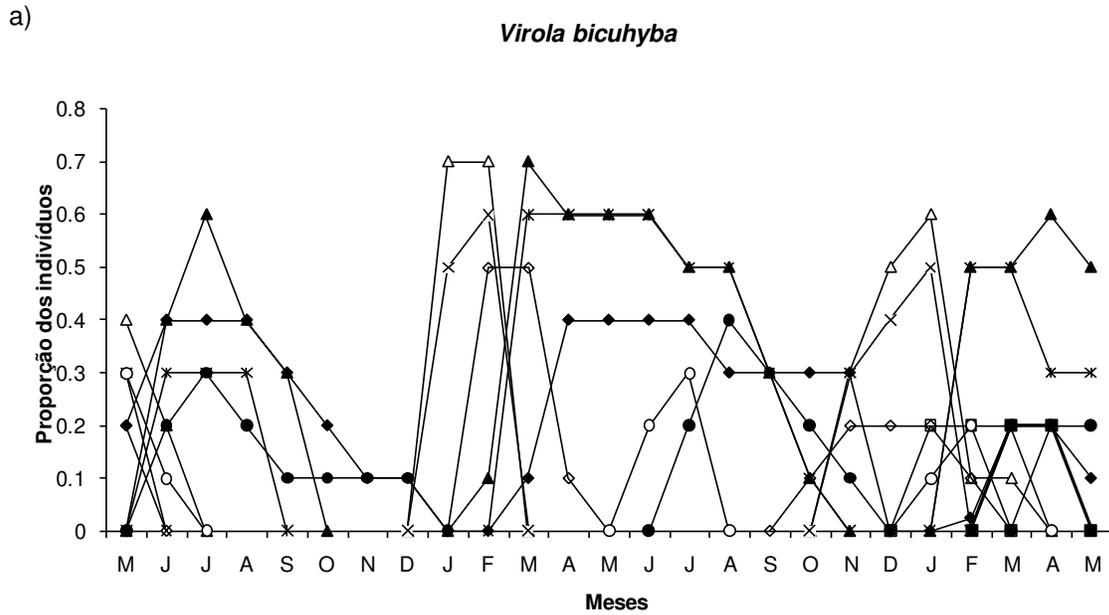


Figura 2: Produção de flores (símbolos vazios) e frutos (símbolos preenchidos) de *Virola bicuhyba* entre os meses de maio de 2007 e maio de 2009 nas parcelas estudadas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Triângulos representam a parcela TB1, cruzes a parcela TB2, losangos a parcela SM1, quadrados a parcela SM2 e círculos a parcela SM3. a) porcentagem dos indivíduos apresentando a determinada fenofase; b) porcentagem de intensidade das fenofases (soma dos escores de cada indivíduo dividido pelo máximo possível dos escores).

Para *S. guianensis*, não houve diferenças na proporção de indivíduos que se reproduziu (Figura 3), tanto quando comparadas as parcelas separadamente ($p=0,347$, teste G) como quando foram comparados os indivíduos presentes em cada cota de altitude ($p=0,815$, qui-quadrado). A intensidade dos eventos fenológicos também não diferiu entre as parcelas ($p=0,453$ para flores e $0,191$ para frutos), nem entre as diferentes cotas de altitude ($p=0,539$ para flores e $p=0,773$ para frutos). Entretanto, quando comparadas as plantas que apresentavam diferentes IC's, houve maior proporção de indivíduos que se reproduziu quanto maior o IC ($p<0,001$), e a intensidade dos eventos fenológicos foi significativamente maior nas plantas de IC 5 ($p<0,001$ para flores e frutos). De maneira semelhante ao encontrado para *V. bicuhyba*, só houve relação entre a intensidade das fenofases e o PAP da planta quando considerados todos os indivíduos das populações ($p<=0,001$ e frutos), mas a relação não se manteve quando foram considerados somente os indivíduos que se reproduziram ($p=0,467$ para flores e $p=0,891$ para frutos). Para *S. guianensis*, não houve relação entre o número de indivíduos com flores e nenhuma das variáveis climáticas utilizadas neste estudo (Tabela 1).

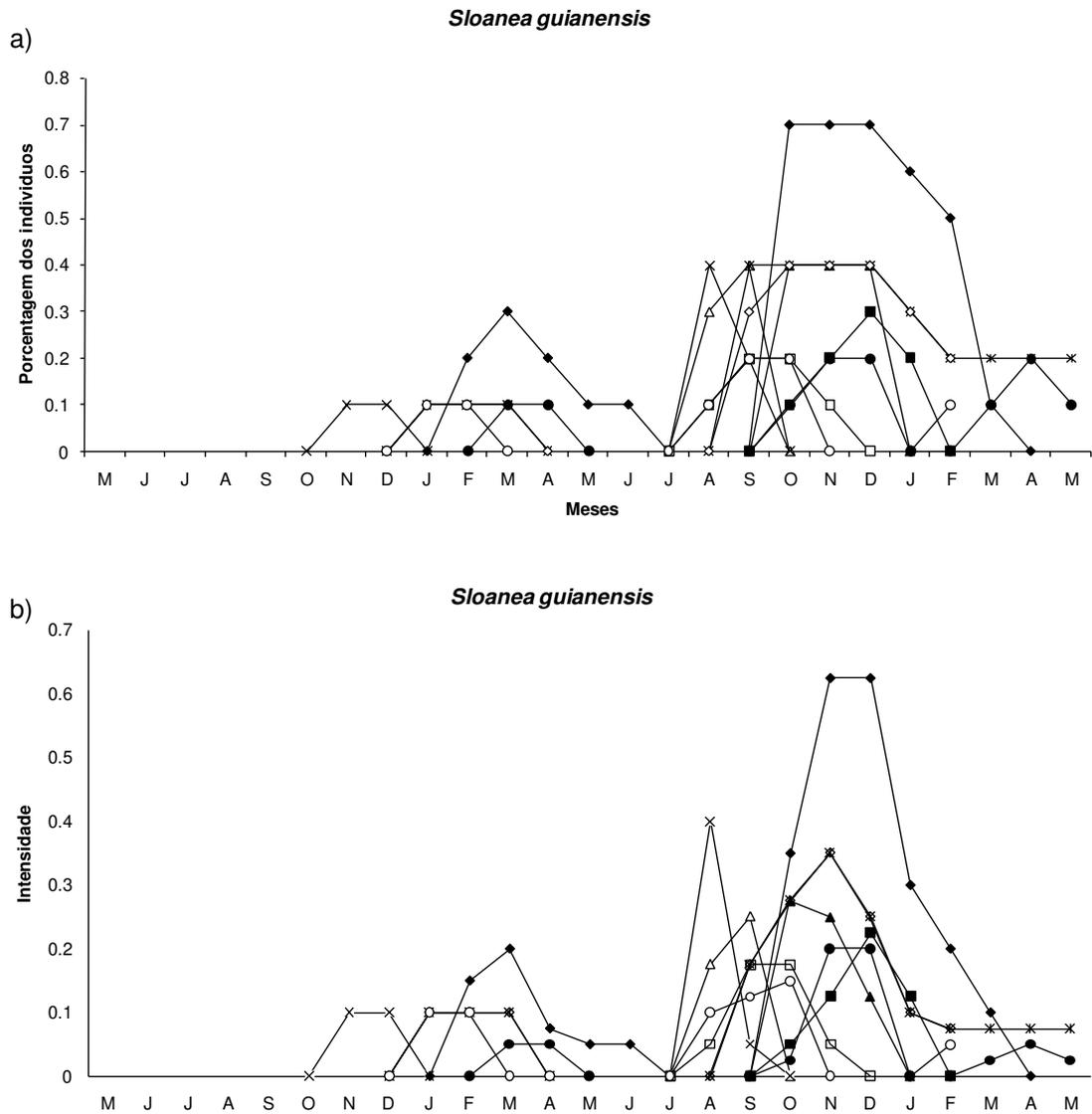


Figura 3: Produção de flores (símbolos vazios) e frutos (símbolos preenchidos) de *Sloanea guianensis* entre os meses de maio de 2007 e maio de 2009 nas parcelas estudadas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Triângulos representam a parcela TB1, cruzes a parcela TB2, losangos a parcela SM1, quadrados a parcela SM2 e círculos a parcela SM3. a) porcentagem dos indivíduos apresentando a determinada fenofase; b) porcentagem de intensidade das fenofases (soma dos escores de cada indivíduo dividido pelo máximo possível dos escores).

Para *G. gardneriana* encontramos um resultado semelhante ao observado para *S. guianensis*: não houve diferenças na proporção de indivíduos que se reproduziram entre as áreas (Figura 4, $p=0,7289$, qui-quadrado), nem entre as cotas de altitude ($p=0,9526$). Também não houve diferenças na intensidade dos eventos fenológicos entre as parcelas ($p=0,7297$ para flores e $p=0,6241$ para frutos), nem entre as cotas de altitude ($p=0,6475$ para flores e $p=0,5521$ para frutos). Entretanto, para *G. gardneriana*, quando comparadas as plantas que apresentavam diferentes IC's, não houve diferenças significativas na proporção de indivíduos que se reproduziu ($p=0,6831$, teste G) e nem na intensidade dos eventos reprodutivos ($p=0,2066$ para flores e $p=0,1792$ para frutos). Apesar da ausência de relação entre o IC e as fenofases reprodutivas, houve relação entre o PAP da planta e sua intensidade de floração e de frutificação, tanto quando considerados todos os indivíduos ($p<0,0001$ para flores e frutos) como quando considerados somente os indivíduos que se reproduziram ($p=0,0016$ para flores e $p=0,0393$ para frutos). Para esta espécie também não houve relação entre o número de indivíduos com flores e as variáveis climáticas mensais utilizadas neste estudo (Tabela 1).

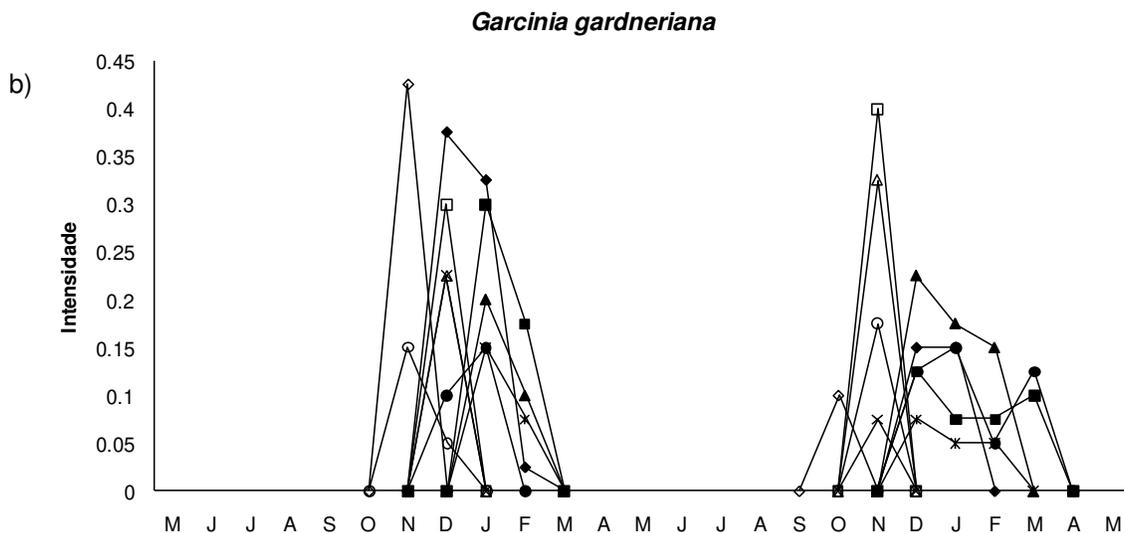
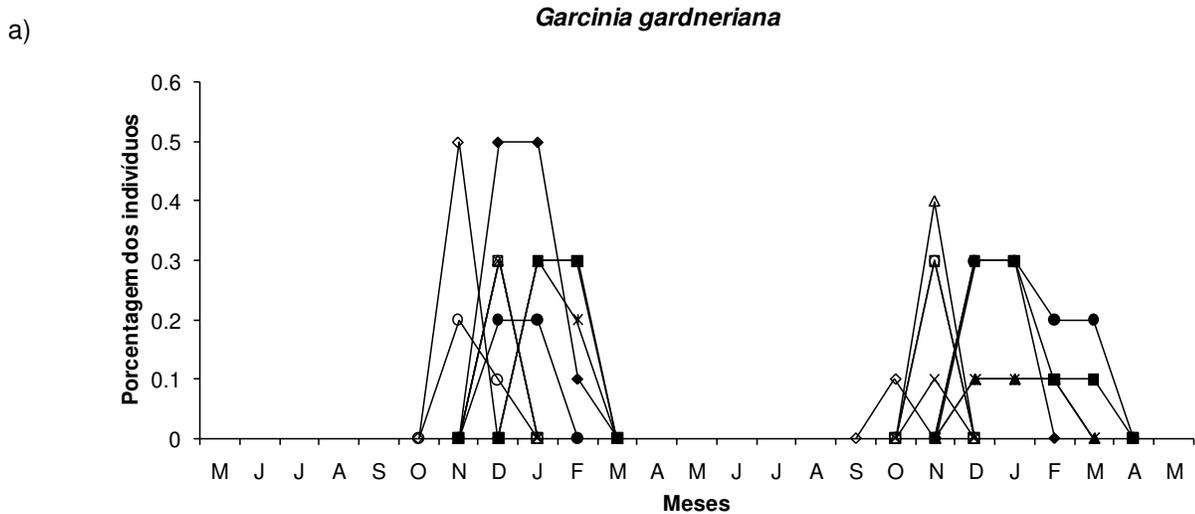


Figura 4: Produção de flores (símbolos vazios) e frutos (símbolos preenchidos) de *Garcinia gardneriana* entre os meses de maio de 2007 e maio de 2009 nas parcelas estudadas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Triângulos representam a parcela TB1, cruces a parcela TB2, losangos a parcela SM1, quadrados a parcela SM2 e círculos a parcela SM3. a) porcentagem dos indivíduos apresentando a determinada fenofase; b) porcentagem de intensidade das fenofases (soma dos escores de cada indivíduo dividido pelo máximo possível dos escores).

Discussão

Somente duas das quatro espécies estudadas apresentaram diferenças na fenologia reprodutiva de acordo com a altitude, uma delas com reprodução mais intensa na Floresta de Terras Baixas e a outra com reprodução mais intensa na Floresta Submontana, indicando que as respostas das plantas às mudanças ambientais e edáficas relacionadas à altitude irão depender de cada espécie. Outros autores encontraram resultados que indicam que a resposta das plantas em termos de fenologia reprodutiva à altitude variam de espécie para espécie: Castro *et al.* (2007) encontraram que para *Euterpe edulis* houve reprodução mais intensa (maior número de infrutescências e maior massa dos frutos) nas florestas de restinga e de planície em relação às florestas de encostas, Bertiller *et al.* (1990) encontraram que as fenofases reprodutivas de *Festuca palleescens* se apresentaram atrasadas nas áreas de maior altitude em relação às áreas de menor altitude na Patagônia, mas Bencke & Morellato (2002) encontraram que para sete de nove espécies não houve diferenças na fenologia reprodutiva quando comparadas áreas de restinga, planície e encosta.

Em uma abordagem da fenologia reprodutiva que considerava a comunidade como um todo, Morellato *et al.* (2000) não encontraram diferenças na fenologia reprodutiva entre as áreas de restinga, planície e encosta, e no presente trabalho, duas das quatro espécies não apresentarem diferenças na fenologia reprodutiva entre as cotas de altitude, o que sugere que para algumas espécies, as alterações ambientais e edáficas relacionadas à diferença de no máximo 300 m de altitude entre as áreas não são suficientes para causar diferenças na fenologia reprodutiva. Uma explicação alternativa seria de que essas espécies apresentam independência de fatores ambientais para sua reprodução, e que fatores endógenos determinariam a ocorrência

e a intensidade dos eventos fenológicos, como sugerido por Borchert (1983), já que estas duas espécies também não apresentaram relação entre o número de indivíduos com flores e nenhuma das variáveis climáticas consideradas.

A relação da proporção de indivíduos com flores e as variáveis ambientais também só foi evidente para duas das espécies, e as relações se deram em sentidos opostos, isto é, uma delas respondeu positivamente em termos de floração às temperaturas baixas e a outra respondeu negativamente às temperaturas baixas. Portanto, no presente trabalho, a relação do início das fenofases reprodutivas com as variáveis climáticas dependeu da espécie considerada, não sendo possível fazer previsões sobre os efeitos de um possível cenário de mudança climática na fenologia reprodutiva da comunidade como um todo. Outros trabalhos realizados em Floresta Atlântica encontraram relação entre a reprodução das plantas e variáveis climáticas (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Castro *et al.* 2007, Pereira *et al.* 2007), mas segundo Gunter *et al.* (2008), em um único ecossistema há uma variedade de fatores iniciadores das fenofases reprodutivas, principalmente em florestas pouco sazonais onde a disponibilidade de água não é o principal fator limitante na reprodução das plantas.

Somente a espécie de sub-dossel (*G. gardneriana*) não apresentou relação da fenologia reprodutiva com o IC, mas para esta espécie houve relação entre a intensidade de frutificação e o PAP mesmo quando considerados somente os indivíduos que se reproduziram. Williams-Linera (2003), estudando a variação da fenologia reprodutiva de espécies de sub-bosque, encontrou que a maioria das espécies não respondia ao microambiente de luz em termos de fenologia reprodutiva. Aparentemente, para espécies que passam todo o período de sua vida em condições

de baixa intensidade luminosa, a quantidade de luz não é um fator determinante para a sua reprodução, mas o tamanho do indivíduo é um fator que influencia significativamente a intensidade dos eventos fenológicos, já que segundo o sugerido por Borchert (1983), o início das fenofases reprodutivas de uma planta está mais ligado à fatores endógenos relacionados à sua condição de desenvolvimento do que à variações ambientais externas à planta. Além de *G. gardneriana*, *E. pentaphylla* também apresentou relação significativa do PAP com a intensidade de floração, mas não de frutificação, indicando que a quantidade de frutos que potencialmente poderiam ser formados depende do PAP, mas que outros fatores não considerados neste estudo (como por exemplo, presença de polinizadores ou eficiência das visitas em termos de polinização efetiva) interferem na quantidade de frutos que é de fato formada, fazendo com que esta seja independente do tamanho da árvore.

Já para as outras três espécies, o IC influenciou significativamente a proporção de indivíduos que se reproduziu e a intensidade dos eventos reprodutivos. Além do fato de a proporção de indivíduos que se reproduziu ter diferido entre os IC's, para *S. guianensis* e *V. bicuhyba* houve relação entre a intensidade dos eventos fenológicos e o PAP somente quando considerados todos os indivíduos, mas não quando considerados somente os reprodutivos. Assim, é possível que da mesma forma que o PAP, o IC atue mais como uma variável que diferencie entre indivíduos reprodutivos e não reprodutivos, de maneira semelhante ao encontrado por De Steven *et al.* (1987). Neste trabalho, não houve relação evidente entre a altura das palmeiras ou o microambiente de luz e a produção de inflorescências, e o efeito do ambiente de luz na produção das inflorescências se deu principalmente através de uma separação entre indivíduos reprodutivos e não reprodutivos. Assim, podemos inferir que, como o encontrado por De

Steven *et al.* (1987), para as espécies estudadas o PAP e o IC são bons indicadores de quais são os indivíduos reprodutivos, mas não são bons preditores da intensidade dos eventos fenológicos.

Por fim, duas das espécies aparentemente apresentam preferência de hábitat em sua fenologia reprodutiva, em termos de cota de altitude, uma delas apresentando preferência pela Floresta Submontana e outra pela Floresta de Terras Baixas. Essas duas espécies que apresentaram preferência de hábitat também foram as duas espécies que apresentaram resposta do número de indivíduos com flores para as variáveis climáticas, indicando que as maiores proporções de indivíduos reprodutivos ou de intensidades das fenofases são, provavelmente, reflexos das variações climáticas ou edáficas entre as áreas, que são indiretamente causadas pelas diferenças de altitude. Por outro lado, as três espécies de dossel/emergentes apresentaram maior reprodução quando em ambiente mais iluminado, o que poderia representar uma segunda variável de hábitat à qual as plantas respondem. Entretanto, como estas espécies também respondem ao tamanho dos indivíduos em termos de reprodução, é difícil separar o efeito da maior quantidade de luz que a árvore recebe do efeito de seu tamanho. Para isso, seria necessário o acompanhamento das fenofases de um número maior de indivíduos, que apresentassem grande amplitude de tamanho e de IC's, e idealmente, que fosse feita uma quantificação do número ou biomassa das sementes produzidas para que os efeitos do microambiente de luz e do tamanho das plantas em sua reprodução pudessem ser compreendidos com maior clareza.

Referências Bibliográficas

- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 237-248.
- BERTILLER, M.B., IRISARRI, M.P. & ARES, J.O. 1990. Phenology of *Festuca pallescens* in relation to topography in North-Western Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 1: 579-584.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and the control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A. & SANTOS, F.A.M. 2006. Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em uma floresta semidecídua do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 595-602.
- CASTRO, E.R, GALETTI, M. & MORELLATO, L.P.C. 2007. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany* 55: 725-735.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- DE STEVEN, D., WINDSOR, D.M., PUTZ, F.E. & DE LEON, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342-356.
- FOURNIER O., L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.

- GÜNTER, S., STIMM, B., CABRERA, M., DIAZ, M.L., LOJAN, M., ORDOÑEZ, E., RICHTER, M. & WEBER, M. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24: 247-258.
- KÖRNER, C. 2007. The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- KUDO, G., IDA, T.Y. & TANI, T. 2008. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology* 89: 321-331.
- LIEBSCH, D. & MIKICH, S.B. 2009. Fenologia reprodutiva de espécies vegetais da Floresta Ombrófila Mista do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 375-391.
- MARQUES, M.C.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 713-723.
- MARQUES, M.C.M., ROPER, J.J. & SALVALAGGIO, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical Forest in southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203-213.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A. BENCKE, C.C., ROMERA, E.C. & ZIPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study, *Biotropica* 32: 811-823.
- NORD, E.A. & LYNCH, J.P. 2009. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. *Journal of Experimental Botany* 60: 1927-1937.

- PEREIRA, R.A.S., RODRIGUES, E. & MENEZES-JÚNIOR, A.O. 2007. Phenological patterns of *Ficus cirtrifolia* (Moraceae) in a seasonal humid-subtropical region in Southern Brazil. *Plant Ecology* 188: 265-275.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, L.P.C. 2000. Fenologia das espécies arbóreas de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 13-26.
- VISSER, M.C. & BOTH, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society Series B* 272: 2561-2569.
- WILLIAMS-LINERA, G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica* 35: 28-36.
- WRIGHT, J.S. & VAN SCHAIK, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143: 192-199.
- ZAR, J.H. 1999. *Bioestatistical analysis*. 4th edition. Prentice-Hall Inc, New Jersey.

Capítulo 4: Influência do microhabitat no incremento diamétrico de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, SP.

Resumo

Entender as respostas de crescimento das árvores à condições ambientais distintas é de grande interesse tanto para a área de ecologia teórica, já que desempenhos diferenciais de plantas em habitats específicos podem ser entendidos como evidências da teoria da diferenciação de nichos, como para ações de manejo e restauração florestal, já que informações sobre que fatores causam variações no crescimento podem ser úteis nesse sentido. O objetivo deste trabalho foi avaliar o incremento diamétrico de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica, e investigar a relação deste incremento com a precipitação mensal, com o tamanho inicial das árvores e com condições de hábitat, dados pela cota altitudinal e pelo grau de iluminação de suas copas (IC). Em cada uma das cinco áreas estudadas, foram instaladas cintas dendrométricas em dez árvores de cada espécie, e o incremento diamétrico foi medido a intervalos mensais por um ano. As relações do incremento diamétrico com a precipitação e o perímetro inicial da árvore foram feitas por meio de correlações de Pearson, e as relações do incremento com o IC e com a cota altitudinal foram avaliadas por meio de um teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis. Houve grande variação nos valores de incremento para cada espécie, mesmo em uma mesma área. Somente *Eriotheca pentaphylla* apresentou relação significativa e positiva entre o incremento diamétrico e a precipitação mensal, mesmo tendo ocorrido déficit hídrico no período estudado, mostrando que em ambientes pouco sazonais como a Mata Atlântica as

respostas em termos de crescimento à precipitação podem variar entre as diferentes espécies, e que outros fatores devem influenciar o incremento diamétrico das árvores. A relação entre o perímetro inicial da árvore e seu incremento só foi significativa para *Sloanea guianensis*, mas houve relação do incremento com o IC tanto para *S. guianensis* como para *Virola bicuhyba*, indicando que possivelmente o IC é um fator de influência no crescimento das duas espécies, e que para *S. guianensis* esse incremento ainda varia de acordo com o tamanho da planta. As diferenças no incremento entre as parcelas ou entre as cotas de altitude só foram significativas para *S. guianensis*, essa ausência de significância nas diferenças para as demais espécies pode ser atribuída à grande variação observada entre os indivíduos de cada parcela. Somente para duas das espécies (*S. guianensis* e *V. bicuhyba*) foi possível observar indícios de desempenho diferencial das árvores em microhábitats específicos, que poderia ser interpretado como evidência da ocorrência do mecanismo de diferenciação de nichos. É possível que o incremento diamétrico das outras duas espécies responda a outras variáveis, que também variem espacialmente, e que não foram consideradas neste estudo. Além disso, também é possível que se outras variáveis abióticas fossem utilizadas, tivéssemos uma caracterização do ambiente mais refinada, o que poderia levar a um maior número de relações significativas entre o desempenho das plantas e os microhábitats avaliados.

Introdução

Entender os fatores que afetam o crescimento de árvores é de interesse central para ecólogos devido à sua implicação no entendimento da demografia de populações de árvores e da dinâmica de comunidades (Pélissier & Pascal 2000). Além disso, a

variação do crescimento em diferentes microhabitats pode ajudar a elucidar a existência de preferências de habitat entre as diferentes espécies, o que seria um indicativo da ocorrência da diferenciação de nichos, que é uma das teorias criadas para explicar a alta diversidade de espécies em florestas tropicais (Hubbell 2001, Wright 2001). A preferência de hábitat pode ser avaliada não só pelas diferenças de abundância de uma espécie entre diferentes hábitats, mas também pelos seus desempenhos diferenciais em hábitats distintos, o que seria forte evidência da diferenciação de nichos (Yamada *et al.* 2006). Além disso, informações sobre as taxas de crescimento em diferentes ambientes são desejáveis, pois elas podem ser utilizadas para concluir sobre os efeitos de uma gama variada de condições ambientais naturais no crescimento das árvores e na produtividade do ecossistema (Day 1985).

Cintas dendrométricas têm sido usualmente aplicadas na avaliação contínua de incremento em diâmetro do tronco de espécies arbóreas tropicais e subtropicais, pela facilidade de instalação, montagem, manutenção e leitura no campo, além do baixo custo (Ferreira-Fedele *et al.* 2004), e de não acarretar danos ao caule e ao câmbio (Silva *et al.* 2002). Por ser uma ferramenta para a medida de incremento do tronco bastante acurada (Bower e Blocker 1966), pode ser utilizada com sucesso para a avaliação da relação dos desempenhos diferenciais dos indivíduos em diferentes hábitats.

O acréscimo diamétrico de árvores pode variar entre diferentes espécies e entre indivíduos de uma mesma espécie, de acordo com a idade, estações do ano e condições microclimáticas (Silva *et al.* 2002, 2003). Worbes (1995) encontrou que em florestas tropicais a peridiodicidade no crescimento é iniciada quando há uma estação seca com precipitação mensal menor do que 50 mm. Muitas espécies apresentam

incremento diamétrico relacionado com as estações climáticas, com redução ou parada no incremento nas estações desfavoráveis (inverno nas zonas temperadas, estação seca ou alagamento nos trópicos - Conner e Day 1992, Worbes 1995, Silva *et al.* 2002, Lisi *et al.* 2008), mas outros estudos não encontraram relação direta entre parâmetros climáticos e os incrementos em diâmetro observados (Breitsprecher e Bethel 1990, Schongart *et al.* 2002). Assim, a influência da sazonalidade climática no incremento diamétrico das espécies arbóreas tropicais ainda permanece em aberto. Estudos investigando a relação entre o clima e o crescimento das árvores ainda não foram realizados em ambientes onde a sazonalidade do clima é pouco acentuada, como a Floresta Ombrófila Densa Atlântica, fazendo com que a influência do clima no crescimento das árvores nesse bioma seja totalmente desconhecida.

Além disso, grande parte dos estudos publicados sobre o crescimento e rendimento de florestas tropicais enfatiza apenas a escala de ecossistema ou povoamento florestal (Silva *et al.* 2002), praticamente inexistindo informações sobre o crescimento individual das espécies e sua variação entre localidades distintas e fazendo com que a resposta de diferentes espécies às condições de microhabitat sejam desconhecidas.

O objetivo deste trabalho foi estimar o crescimento diamétrico de quatro espécies arbóreas de Mata Atlântica pelo período de um ano, assim como testar a influência do tamanho inicial do indivíduo, do grau de iluminação de sua copa e da cota de altitude em que ele se localiza no seu incremento em diâmetro. Também foi avaliada a relação do incremento diamétrico das árvores com as variações mensais de precipitação por um período de doze meses. Pretendeu-se responder especificamente às seguintes questões:

1) O incremento diamétrico acumulado pelo período de um ano das árvores estudadas varia de acordo com o tamanho inicial das árvores?

2) O incremento diamétrico das espécies estudadas varia de acordo com condições de hábitat, dadas pela cota de altitude em que se localiza e pelo grau de iluminação de suas copas?

3) O incremento diamétrico mensal se relaciona com a precipitação mensal para as espécies estudadas?

Material e métodos

Procedimento de campo

Para a instalação das cintas dendrométricas, foram sorteados dez indivíduos para cada espécie estudada em cada uma das cinco parcelas de 1 ha utilizadas no presente trabalho. Na parcela SM2 só havia cinco indivíduos de *V. bicuhyba*, e na TB2 somente sete de *E. pentaphylla*; nestes casos não houve sorteio e as cintas foram instaladas em apenas cinco ou sete indivíduos, respectivamente. O estudo foi então iniciado com a instalação de 192 cintas, mas o número de cintas utilizadas nas análises foi ligeiramente menor (179) pois algumas cintas foram danificadas ou não se ajustaram corretamente ao tronco, e considerá-las poderia representar a inclusão de dados não confiáveis ao estudo.

As cintas tratam-se de tiras de aço inoxidável fixadas ao tronco através de uma mola que, tensionada, une as extremidades da cinta, deixando a mesma bem ajustada ao tronco e ao mesmo tempo permitindo o crescimento conforme vai sendo esticada (Figura 1). Uma das extremidades é posicionada no interior de uma “janela” na cinta

(que é cortada com tesoura), e o distanciamento da extremidade em relação ao término da “janela” é o crescimento diamétrico que foi mensalmente medido (Figura 2). As cintas foram instaladas no tronco a uma altura de 1,25 m em relação ao solo para facilitar a medição; em casos de irregularidade no tronco, a cinta foi instalada levemente mais acima, a ponto de não ficar sobre a parte irregular, e a altura de instalação e o perímetro do tronco nesta altura foram registrados. A instalação ocorreu em fevereiro de 2008, e as cintas foram medidas a intervalos mensais, sempre entre os dias 15 e 20 de cada mês, com um paquímetro digital (marca Mitutoyo, precisão de 0,01 mm). As três primeiras medições foram desconsideradas, pois na literatura é citado que estas estão dentro da fase de ajuste da banda ao tronco e por essa razão devem ser descartadas (Silva *et al.* 2002). As medições foram realizadas até maio de 2009, de forma a obtermos medições (desconsiderando o período de ajuste das cintas aos troncos) pelo período de doze meses.

Para a avaliação do efeito do grau de iluminação da copa no incremento diamétrico foi utilizado o índice de iluminação da copa proposto por Clark & Clark (1992), no qual um escore é atribuído a cada indivíduo analisado a partir do grau de exposição à luz de sua copa. Neste índice, 1= nenhuma luz direta (copa não iluminada diretamente por luz vertical ou lateral); 1,5= baixa iluminação lateral; 2= média iluminação lateral; 2,5= alta iluminação lateral; 3= 10-90% da copa exposta à luz vertical; 4= mais de 90% da copa exposta à luz vertical; e 5= copa completamente exposta à luz vertical. Para avaliar o efeito da altitude no incremento, foram utilizadas como categorias as cotas de altitude que representam a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB - cota até 100m) e a Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM - cota 200-400m).

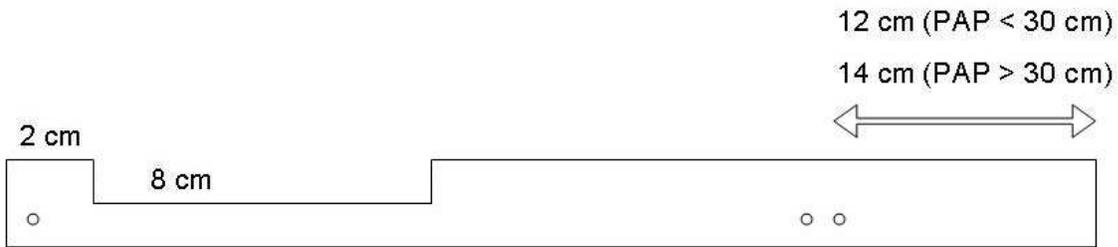


Figura 1: Modelo esquemático da cinta dendrométrica, antes de sua instalação. O comprimento total da cinta foi calculado como o PAP medido + 8 cm. A distância entre a extremidade da cinta e os furos onde se encaixam a mola depende do PAP medido, pois as molas para árvores com PAP < 30 cm são menores do que as molas utilizadas nas árvores com tamanho superior a este.



Figura 2: Fotografia ilustrando a forma como o incremento em diâmetro é medido.

Análise dos dados

Inicialmente, os dados de crescimento em perímetro foram transformados em crescimento diamétrico (por meio da divisão dos valores obtidos por π) para que fosse possível comparar os resultados do presente trabalho com os demais estudos encontrados na literatura, que usam em sua maioria os valores de incremento em diâmetro dos troncos das árvores.

A existência de uma relação entre o incremento diamétrico e o PAP (perímetro à altura do peito – 1,30 m) inicial foi verificada por meio de correlações de Pearson (Zar 1999). Para cada espécie, foram utilizados os valores de incremento acumulado ao longo dos 12 meses para cada indivíduo e seu valor de PAP medido no início do período de estudo. A correlação foi realizada no software Bioestat (versão 5.0), com um nível de significância de 95%.

A relação entre o incremento diamétrico e a precipitação mensal também foi avaliada por meio de uma correlação de Pearson (Zar 1999). Para cada espécie, foram somados os valores de incremento diamétrico de todos os indivíduos em cada um dos meses estudados; esses valores, e o valor de incremento somado para cada mês foi utilizado em uma correlação de Pearson, juntamente com os valores de precipitação mensal fornecidos pela estação meteorológica do IAC (Instituto Agronômico de Campinas) de Ubatuba. A correlação entre o incremento mensal e a precipitação também foi feita utilizando o software Bioestat, com um nível de significância de 95%.

Para investigar a influência do índice de iluminação da copa e da localidade no incremento diamétrico, primeiramente os indivíduos de cada espécie foram agrupados segundo os seguintes critérios: por parcela onde se encontravam, por cota altitudinal (TB e SM) e por índice de iluminação da copa (Clark e Clark 1992), e cada grupo de

dados relativo ao crescimento acumulado por um ano de cada indivíduo foi testado quanto à normalidade. Como na maioria dos casos os dados não apresentaram distribuição normal, foi feito um teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar 1999) para avaliar se as diferenças nas taxas de crescimento entre os grupos foram significativas. No caso de diferenças significativas, foram utilizados os testes de Dunn para avaliar quais foram os grupos que levaram à significância do teste de Kruskal-Wallis. Tanto os testes não paramétricos de Kruskal-Wallis como os testes de normalidade foram realizados no software Bioestat (versão 5.0).

Resultados

Após a exclusão dos dados referentes às cintas que foram danificadas ou removidas, restaram 179 cintas distribuídas entre as quatro espécies estudadas que serviram como base para os resultados das análises apresentadas a seguir. Os valores de incremento diamétrico acumulados por um ano por indivíduo variaram de 0,003 mm/ano a 12,557 mm/ano; os valores médios (com desvio padrão), máximos e mínimos observados para cada espécie encontram-se na Tabela 1. A espécie com maior valor de incremento médio foi *V. bicuhyba* e a espécie com menor valor de incremento médio foi *G. gardneriana*, mas houve grande variação entre os indivíduos de cada espécie, como pode ser observado pelos valores de desvio-padrão apresentados (Tabela 1). O valor médio de incremento acumulado, considerando todos os indivíduos avaliados conjuntamente, foi de 1,406 ($\pm 1,809$) mm/ano.

Tabela 1: Sumário dos valores de incremento diamétrico acumulado por um ano para as quatro espécies estudadas, em duas cotas altitudinais no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. TB1 e TB2 representam as parcelas localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (até 100 m de altitude), SM1, SM2 e SM3 representam as parcelas localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana (200-400 m de altitude). São apresentados os valores médios para cada espécie em cada uma das áreas (com desvio padrão entre parênteses), os valores máximo e mínimo de incremento obtido para cada área e o número de indivíduos avaliados no estudo.

	TB1	TB2	SM1	SM2	SM3	Todas
<i>Eriotheca pentaphylla</i>						
Número de indivíduos acompanhados	8	7	8	10	8	41
crescimento médio acumulado (dp)	1,89 (2,24)	1,02 (1,90)	1,21 (2,06)	0,51 (0,92)	0,60 (0,58)	0,99 (1,62)
crescimento máximo acumulado	5,656	5,296	6,172	2,266	1,451	6,172
crescimento mínimo acumulado	0,003	0,038	0,041	-0,101	-0,063	-0,101
<i>Garcinia gardneriana</i>						
Número de indivíduos acompanhados	9	10	10	9	9	47
crescimento médio acumulado (dp)	0,79 (0,74)	1,19 (1,39)	0,61 (0,59)	0,34 (0,43)	0,46 (0,55)	0,69 (0,85)
crescimento máximo acumulado	2,151	4,036	1,629	1,432	1,823	4,036
crescimento mínimo acumulado	0,031	0,143	0,003	0,057	0,050	0,003
<i>Sloanea guianensis</i>						
Número de indivíduos acompanhados	10	9	10	10	10	49
crescimento médio acumulado (dp)	2,11 (1,81)	1,76 (1,48)	0,50 (0,43)	0,39 (0,29)	0,94 (0,75)	1,13 (1,27)
crescimento máximo acumulado	6,213	4,758	1,270	0,900	2,323	6,213
crescimento mínimo acumulado	0,165	0,127	0,044	0,031	0,184	0,031
<i>Virola bicuhyba</i>						
Número de indivíduos acompanhados	9	8	10	5	10	42
crescimento médio acumulado (dp)	2,16 (1,27)	2,40 (2,64)	4,10 (3,65)	1,89 (2,51)	3,39 (2,39)	3,67 (2,35)
crescimento máximo acumulado	3,934	6,942	12,557	5,443	7,604	12,557
crescimento mínimo acumulado	0,445	0,012	0,038	0,060	0,025	0,012

Apesar da existência de um déficit hídrico durante o período estudado (Figura 4), o que poderia fazer com que as espécies respondessem à precipitação em termos de crescimento, somente *Eriotheca pentaphylla* apresentou relação significativa positiva entre o incremento diamétrico mensal e a precipitação do mesmo período ($p=0,0443$) (Tabela 2). *E. pentaphylla* chegou a apresentar eventos de decréscimo diamétrico nos meses mais secos. *Garcinia gardneriana* e *Sloanea guianensis* não apresentaram relação entre o incremento diamétrico mensal e a precipitação, apesar de ter havido variação no incremento entre os diferentes meses (Figura 5).

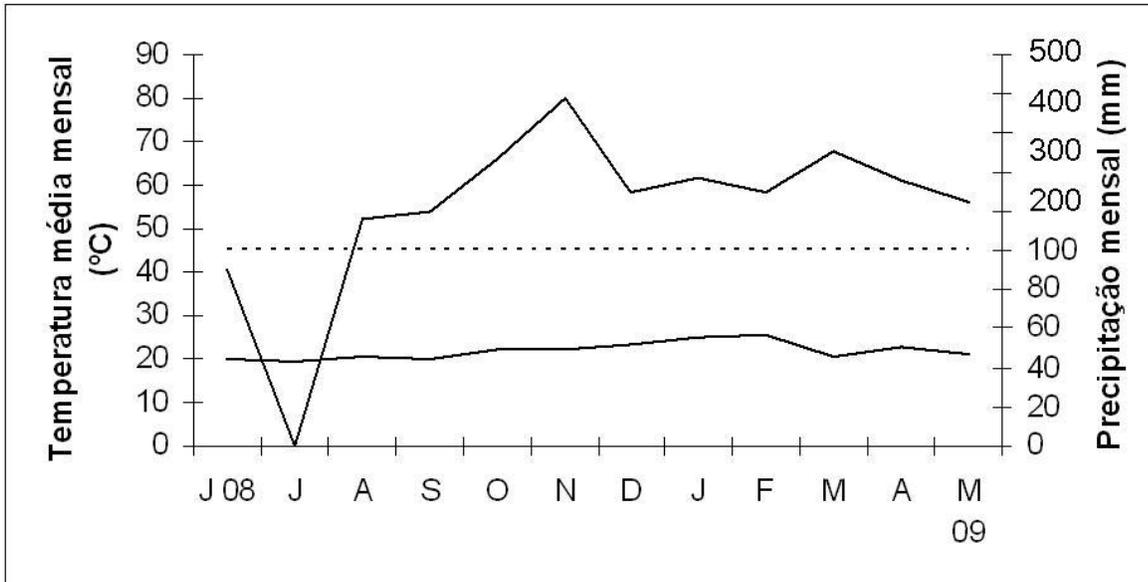


Figura 4: Diagrama climático construído com os dados de precipitação total e temperatura média da estação meteorológica do IAC de Ubatuba, SP, para o período de Junho de 2008 a Maio de 2009, período no qual o incremento diamétrico das árvores foi avaliado. O eixo à esquerda representa a temperatura (°C) e o eixo à direita representa a precipitação mensal (mm). A linha pontilhada representa o limiar do déficit hídrico, a linha superior representa a precipitação e a linha inferior representa a temperatura.

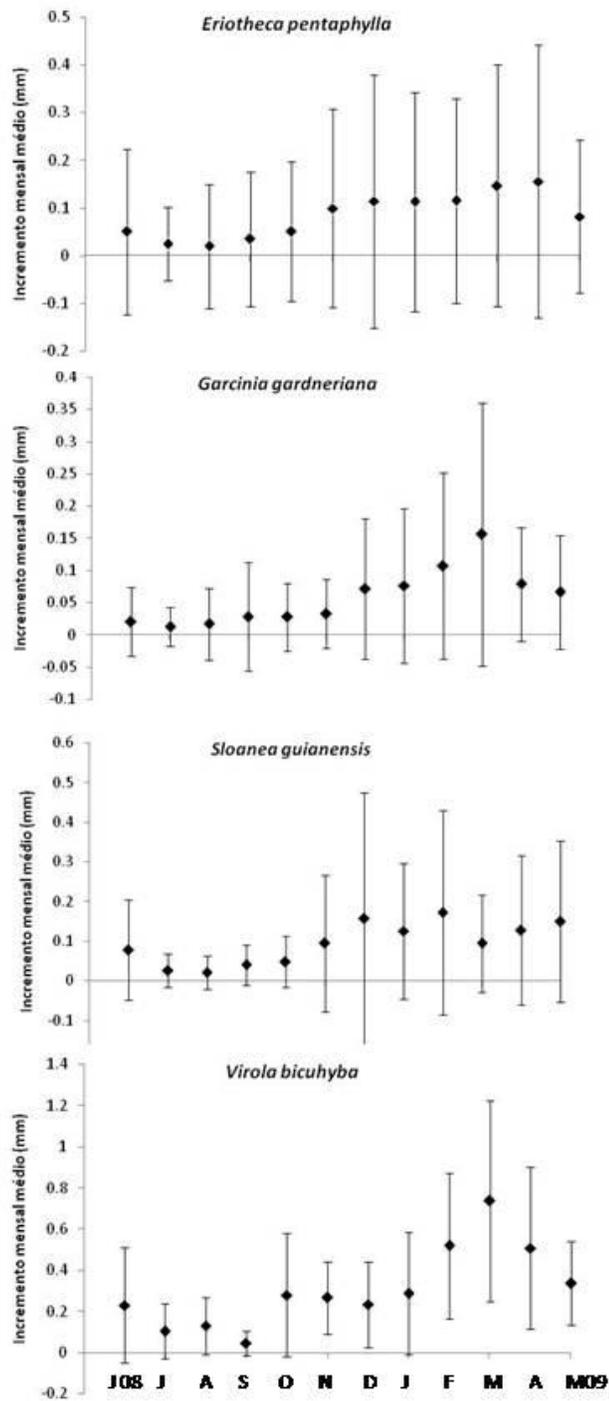


Figura 5: Variação do incremento diamétrico médio (a barra indica o desvio padrão) ao longo dos meses para as quatro espécies estudadas no Núcleo Pinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Tabela 2: Resultados das correlações de Pearson entre a precipitação mensal do mês corrente e o incremento diamétrico mensal para as espécies estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

	r (Pearson)	P
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	0,587	0,044
<i>Garcinia gardneriana</i>	0,408	0,187
<i>Sloanea guianensis</i>	0,340	0,278
<i>Virola bicuhyba</i>	0,572	0,051

A correlação entre o PAP inicial e o incremento diamétrico acumulado pelo período de um ano só foi significativa para *Sloanea guianensis* ($p=0,0041$, Tabela 3). Tanto para *Garcinia gardneriana* como para *Virola bicuhyba*, o incremento diamétrico foi claramente independente do PAP inicial (Tabela 3).

Tabela 3: Resultados das correlações de Pearson entre o incremento diamétrico acumulado por um ano e o PAP (perímetro do tronco na altura do peito – 1,30m) medido no início do período de estudo no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

	r (Pearson)	P
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	0,293	0,059
<i>Garcinia gardneriana</i>	0,056	0,704
<i>Sloanea guianensis</i>	0,402	0,004
<i>Virola bicuhyba</i>	0,154	0,328

Em relação às diferenças no incremento diamétrico entre as diferentes áreas ou cotas altitudinais estudadas, a única espécie que apresentou diferenças significativas foi *Sloanea guianensis* (Tabela 4). Para esta espécie, quando comparadas as cinco parcelas estudadas, TB1 apresentou valores de incremento significativamente maiores que SM2, e quando as parcelas foram agrupadas de acordo com a cota altitudinal em que se encontravam, as áreas localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB) apresentaram valores de incremento significativamente maiores que as áreas localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM).

Os valores de Índice de iluminação da copa (IC) obtidos para as árvores utilizadas neste estudo apresentaram valores de três, quatro ou cinco, mas para *Garcinia gardneriana*, que é espécie de sub-dossel, não foram observados valores “cinco” que seriam indicativos de mais de 90% da copa recebendo luz vertical direta.

Só houve relação entre o IC e o incremento diamétrico para *Sloanea guianensis* e *Virola bicuhyba*, e nos dois casos as árvores com copas mais iluminadas apresentaram maiores valores de incremento. Para *S. guianensis* as plantas com IC 3 tiveram incremento significativamente menor que as plantas com IC4 ou IC5, enquanto que o incremento não diferiu entre as plantas com IC4 e IC5. Já para *V. bicuhyba* só houve diferença significativa no incremento entre as árvores com IC3 e IC5, e as plantas com copas mais iluminadas apresentaram maior incremento (Tabela 4).

Tabela 4: Sumário dos testes de Kruskal-Wallis realizados para as espécies estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. “Entre parcelas” refere-se ao teste realizado comparando o incremento diamétrico entre as cinco áreas estudadas, “entre TB e SM” refere-se ao teste comparando o incremento entre as Florestas Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB) e Submontana (SM), e “entre IC’s” refere-se ao teste comparando o incremento entre árvores com diferentes Índices de iluminação da copa. São apresentados os valores do teste de Kruskal-Wallis e os valores de p entre parênteses.

	<i>E. pentaphylla</i>	<i>G. gardneriana</i>	<i>S. guianensis</i>	<i>V. bicuhyba</i>
entre as cinco parcelas	4,007 (0,405)	4,084 (0,394)	13,229 (0,01)	3,081 (0,544)
entre TB e SM	1,201 (0,273)	2,934 (0,086)	10,578 (0,001)	1,214 (0,270)
entre IC's	5,39 (0,067)	0,026 (0,871)	17,420 (<0,001)	8,630 (0,013)

Discussão

Segundo o encontrado na literatura, a peridiocidade no crescimento das árvores ocorreria em situações onde houvesse períodos com pluviosidade menor que 50 mm mensais (Worbes 1999). Entretanto, mesmo tendo ocorrido déficit hídrico e pluviosidade menor que 50 mm mensais ao longo do período estudado, somente *E. pentaphylla* apresentou relação significativa entre o incremento mensal e a precipitação, com maior incremento nos meses mais chuvosos. Worbes (1995), avaliando o incremento diamétrico de árvores na Venezuela, encontrou que espécies decíduas, como é o caso de *E. pentaphylla* (observação pessoal), apresentam um período de dormência cambial durante a estação seca, enquanto que espécies não-decíduas tendem a apresentar crescimento mais contínuo, o que poderia explicar a diferença nas respostas à

precipitação das espécies estudadas. A ocorrência de alguns eventos de diminuição no diâmetro do tronco nos meses mais secos, que é comumente mencionada na literatura, deve-se à contração da espessura da casca (Worbes 1999, Ferreira-Fedele *et al.* 2004) e à redução na quantidade de água estocada no parênquima do tronco no período de maior déficit hídrico, que é comum em espécies que possuem madeira de baixa densidade (Borchert & Rivera 2001).

Para *V. bicuhyba* houve tendência semelhante de maior incremento nos meses mais chuvosos, embora o valor de p para a correlação de Pearson não tenha sido significativo; esse resultado, aliado à evidente ausência de relação entre o incremento diamétrico e a precipitação para *S. guianensis* e *G. gardneriana*, pode indicar que a presença ou ausência de resposta do crescimento à precipitação é relacionada à decíduidade da espécie, já que a única espécie que apresentou relação evidente entre o incremento diamétrico e a precipitação foi a única espécie decídua dentre as estudadas. Assim, estudos que comparem a resposta do incremento diamétrico à precipitação, comparando um maior número de espécies decíduas e não-decíduas, se fazem necessários para que estas respostas à precipitação possam ser compreendidas e eventualmente generalizadas.

Por outro lado, outros autores encontraram que apenas uma parte das espécies respondia de maneira inequívoca à precipitação em termos de incremento diamétrico: Schongart *et al.* (2002), encontraram que somente duas de quatro espécies avaliadas apresentaram relação significativa entre incremento diamétrico e precipitação, mas a maioria de 23 espécies apresentou relação com o ciclo de alagamento da área. Já Silva *et al.* (2002), avaliando para diversas espécies de maneira conjunta a relação entre o incremento diamétrico e a precipitação, encontraram relação significativa entre estas

duas variáveis, e Vieira *et al.* (2004) encontraram relação significativa para as árvores de Manaus e Rio Branco, mas não para as árvores de Santarém, que apresentou, assim como Rio Branco, maior sazonalidade na precipitação. Os únicos trabalhos encontrados no Brasil para localidades extra-amazônicas foram os de Ferreira-Fedele *et al.* (2004) e de Lisi *et al.* (2008), ambos realizados em áreas de Floresta Estacional Semidecídua, e em ambos os trabalhos, os autores observaram que houve relação entre o incremento diamétrico e a precipitação mensal.

Aparentemente, quando a precipitação é fortemente sazonal, havendo períodos relativamente longos de déficit hídrico (como em Ferreira-Fedele *et al.* 2004 e Lisi *et al.* 2008), o incremento diamétrico se relaciona com a precipitação pois ocorre uma pausa no crescimento durante o período de déficit hídrico. Em localidades onde a precipitação não é claramente sazonal (como no presente trabalho, e também em Vieira *et al.* 2004), mesmo que ocorra déficit hídrico em alguns períodos, pode haver resposta em termos de crescimento para algumas espécies, enquanto que para outras o incremento diamétrico não responderá à precipitação. Outros fatores podem influenciar a variação temporal no crescimento das árvores, como características endógenas das plantas, que tenham sua expressão condicionada à alguma modificação ambiental, como a quantidade de radiação solar recebida (Brutsprecher e Bethel 1990).

No presente trabalho, foi observado que o crescimento das árvores, embora muito variável, apresentou periodicidade, com valores maiores no verão (estação chuvosa) e menor variação de valores no inverno, indicando que embora não haja uma relação direta do crescimento com a precipitação, este pode responder à outras variáveis que também sejam sazonais, como o fotoperíodo (Borchert & Rivera 2001), temperatura ou radiação solar incidente. Entretanto, mais trabalhos que enfatizem as

variações do incremento para cada espécie, e não para a comunidade arbórea como um todo, são necessários para que se compreenda as variações nas respostas do crescimento em relação às variáveis ambientais entre as diferentes espécies.

A ausência de relação entre o PAP inicial e o incremento diamétrico como regra geral (a única exceção foi *S. guianensis*) mostrou-se contrária aos resultados encontrados na maioria dos trabalhos publicados na literatura. Principalmente para as espécies que atingem o dossel, seria esperado que quanto maior a árvore, maior a quantidade de radiação solar que consegue interceptar e maior sua atividade fotossintética, aumentando seu crescimento (Hubbell *et al.* 1999). Entretanto, para *V. bicuhyba* e *E. pentaphylla*, que também são espécies de dossel ou emergentes, não houve relação entre o tamanho inicial da árvore e seu posterior incremento em diâmetro, mas *V. bicuhyba* apresentou relação significativa entre o incremento em diâmetro e o IC, assim como *S. guianensis*, e ambas apresentaram maiores valores de incremento para as árvores com copas mais iluminadas.

Apesar de diversos autores terem encontrado relação significativa entre o incremento diamétrico e o PAP inicial da árvore, com maiores árvores apresentando maiores incrementos (Vieira *et al.* 2004, 2005, Silva *et al.* 2002), Clark e Clark (1999), estudando nove espécies (sete não pioneiras, duas pioneiras) em Barro Colorado encontraram que o crescimento em diâmetro não se relacionava com o tamanho inicial da árvore para seis das espécies, mas se relacionava fortemente com o IC para todas elas. No presente trabalho, o fato de uma das espécies não ter apresentado relação entre o incremento diamétrico e seu PAP inicial, mas ter apresentado relação significativa entre o incremento e seu IC, pode indicar que o IC é um melhor preditor do incremento diamétrico do que o tamanho da árvore, apesar de as variáveis “tamanho da

árvore” e “IC” serem frequentemente relacionadas já que quanto maior a árvore, maior a quantidade de radiação solar que ela irá interceptar (Hubbell 1999). Por outro lado, o fato de o incremento diamétrico responder ao IC indica que há certa flexibilidade nas taxas de crescimento de uma espécie. Compreender como ocorrem essas respostas das taxas de crescimento pode ser de grande relevância quando se pensa em planos de reflorestamento de áreas degradadas nos trópicos com fins de conservação (Clark e Clark 1994), e também para as recentes metodologias propostas para restauração de áreas degradadas no estado de São Paulo com finalidade de aproveitamento econômico da madeira (Preiskorn *et al.* 2009).

O incremento diamétrico diferiu entre as áreas, e também entre as cotas de altitude, somente para *S. guianensis*, e não para as outras três espécies estudadas. Essa ausência de variação significativa entre as parcelas pode ser devido à grande variação entre os indivíduos de uma mesma área, como também foi observado por Day (1985) e Vieira *et al.* (2004), o que novamente evidencia a plasticidade de crescimento entre os indivíduos de uma mesma espécie, sendo que esta variação não depende diretamente da cota altitudinal, exceto para *S. guianensis*. Para esta espécie, ao contrário do que se esperaria, o incremento não foi maior nas localidades em que ela ocorre com maior abundância, o que representaria um desempenho diferencial nas áreas onde a espécie ocorre preferencialmente, mas isso pode ser um efeito da menor proporção de árvores com copas mais iluminadas nas parcelas da Floresta Ombrófila Densa Submontana.

Por fim, somente para *S. guianensis* e para *V. bicuhyba* foi possível observar indícios de desempenho diferencial das árvores em microhábitats específicos, que poderia ser interpretado como evidência da ocorrência do mecanismo de diferenciação

de nichos, para a primeira espécie dado pelo IC e pela cota altitudinal, e para a segunda espécie somente pelo IC. É possível que o incremento diamétrico das outras duas espécies responda a outras variáveis, que também variem espacialmente, e que não foram consideradas neste estudo. Assim, se outras variáveis abióticas, como tipo de solo, fossem utilizadas, um maior número de relações significativas entre o desempenho das plantas e os microhábitats fossem encontradas. Por outro lado, diversos autores encontraram resultados inconclusivos nesse sentido, com algumas espécies apresentando evidências da diferenciação de nichos, e outras mostrando evidências no sentido contrário, i.e, que as espécies são ecologicamente equivalentes em suas características demográficas (Gravel *et al.* 2006). Esse tipo de resultado poderia sugerir que, ao invés dos processos neutros e de diferenciação de nichos serem mutuamente exclusivos, eles ocorrem de maneira complementar, e a importância relativa de cada tipo de processo seria variável em diferentes comunidades (Gravel *et al.* 2006).

Referências Bibliográficas

AYRES, M., AYRES JR., M. & A.A.S. SANTOS. 2007. BIOESTAT VERSÃO 5.0.

Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá. Disponível para download em:

<http://www.mamiraua.org.br/download/index.php?dirpath=./BioEstat%205%20Portugues&order=0>

BORCHERT, R. & G. RIVERA. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology* 21: 213-221.

- BOWER, D.R. & W.W. BLOCKER. 1966. Accuracy of bands and tape for measuring diameter increments. *Journal of Forestry* 64: 21-22.
- BREITSPRECHER, A. & J.S. BETHEL. 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71: 1156-1164.
- CLARK, D.A. & D.B. CLARK. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- CLARK, D.A. & D.B. CLARK. 1994. Climate-induced variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology* 82: 865-872.
- CLARK, D.A. & D.B. CLARK. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9: 981-997.
- CONNER, W.H. & J.W. DAY. 1992. Growth of *Taxodium distichum* (L.) Rich. And *Nyssa aquatica* L. from 1979-1985 in four Louisiana swamp stands. *American Midland Naturalist* 127: 290-299.
- DAY, F.P. 1985. Tree growth rates in the periodically flooded great Dismal Swamp. *Castanea* 50: 89-95.
- FERREIRA-FEDELE, L., TOMAZELLO-FILHO, M., BOTOSSO, P.C. & E. GIANNOTTI. 2004. Periodicidade do crescimento de *Esembeckia leiocarpa* Engl. (guarantã) em duas áreas da região sudeste do estado de São Paulo. *Scientia Florestalis* 65: 141-149.
- GRAVEL, D., CANHAM, C.D., BEAUDET, M. & C. MESSIER. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 339-409.

- HUBBELL, S.P. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- HUBBELL, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- LISI, C.S., FO, M.T., BOTOSSO, P.C., ROIG, F.A., MARIA, V.R.B., FERREIRA-FEDELE, L. & A.R.A. VOIGT. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in Southeast Brazil. *IAWA Journal* 29: 189-207.
- PÉLISSIER, R. & J.P. PASCAL. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 16: 429-446.
- PREISKORN, G.M., PIMENTA, D., AMAZONAS, N.T., NAVE, A.G., GANDOLFI, S., RODRIGUES, R.R., BELLOTTO, A. & M.C.S. CUNHA. 2009. Metodologias de restauração para fins de aproveitamento econômico (Reserva Legal e áreas agrícolas). *In* RODRIGUES, R.R., SANTIN BRANCALION, P.H. & I. ISERNHAGEN (Orgs.). Pacto pela restauração da Mata Atlântica: referencial dos conceitos e ações de restauração florestal. Instituto Bioatlântica, LERF/ESALQ, São Paulo.
- SCHONGART, J., PIEDADE, M.T.F., LUDWIGHAUSEN, S., HORNA, V. & M. WORBES. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 581-597.
- SILVA, R.P., SANTOS, J., TRIBUZY, E.S., CHAMBERS, J.Q., NAKAMURA, S., & N. HIGUCHI. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree

growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166: 295-301.

SILVA, R.P., NAKAMURA, S., AZEVEDO, C.P., CHAMBERS, J.Q., ROCHA, R.M., PINTO, A.C.M., SANTOS, J., & N. HIGUCHI. 2003. Uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores da bacia do Rio Cuieiras. *Acta Amazonica* 33: 67-84.

VIEIRA, S., CAMARGO, P.B., SELHORST, D., SILVA, R., HUTYRA, L., CHAMBERS, J.Q., BROWN, I.F., HIGUCHI, N., SANTOS, J., WOFSY, S.C., TRUMBORE, S.E. & L.A. MARTINELLI. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia* 140: 468-479.

VIEIRA, S., TRUMBORE, S., CAMARGO, P.B., SELHORST, D., CHAMBERS, J.Q., HIGUCHI, N. AND L.A. MARTINELLI. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *PNAS* 52: 18502-18507.

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

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

WRIGHT, S.J. 2001. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

YAMADA, T., TOMITA, A., ITOH, A., YAMAKURA, T., OHKUBO, T., KANZAJI, M., TAN, S. & ASHTON, P. 2006. Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot. *Journal of Vegetation Science* 17: 559-566.

ZAR, J.H. 1999. Bioestatistical analysis. 4th edition. Prentice-Hall Inc, New Jersey.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo buscou testar a ocorrência de dois processos que são frequentemente usados para explicar a alta diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais, por meio de uma abordagem populacional, utilizando como objeto de estudo quatro espécies arbóreas de Floresta Atlântica: os processos dependentes da densidade de coespecíficos e da distância da planta parental e o processo de diferenciação de nichos.

Para nenhuma das espécies estudadas foi encontrada relação entre a densidade total de indivíduos e as taxas de mortalidade e de recrutamento. Entretanto, nas áreas de maior abundância, foram encontradas relações entre os indivíduos mortos e os demais indivíduos da população, assim como diminuição da agregação conforme se considera classes de tamanho maiores, que podem ser interpretadas como evidências dos processos dependentes de densidade. Aparentemente, os processos dependentes de distância ou densidade só se mostram importantes em situações de densidade bastante elevada, sendo assim improvável que este mecanismo isoladamente seja responsável pela manutenção da grande diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais.

A ocorrência do processo de diferenciação de nichos se mostrou em termos da preferência de hábitat, principalmente pela associação entre o número de indivíduos e o índice de declividade das subparcelas (IDP). Por outro lado, poucas associações significativas foram observadas com a porcentagem de abertura de dossel, indicando que na escala observada, o microambiente de luz não é um fator determinante da abundância de indivíduos das espécies estudadas. As variáveis referentes à dinâmica das populações estudadas (mortalidade, recrutamento e crescimento dos indivíduos

com PAP < 15 cm) apresentaram poucas relações significativas com as variáveis ambientais (IDP e abertura do dossel), o que pode ser um reflexo do baixo número de eventos registrados. Estudos que englobem um maior intervalo de tempo entre os censos ou maiores áreas de estudo poderiam fazer com que um maior número de eventos de mortalidade e recrutamento fosse observado. Além disso, sugere-se que em estudos futuros que busquem evidências de preferências de hábitat, seja feita uma caracterização mais refinada do ambiente por meio do uso de um maior número de variáveis ambientais, já que o nicho ocupado por cada espécie apresenta muitas dimensões e neste trabalho só consideramos a associação da demografia das populações com a declividade, a altitude e o microambiente de luz.

Também houve preferência de hábitat de duas das espécies estudadas em termos de fenologia reprodutiva, que se deu com maior intensidade em uma das cotas altitudinais. Esta ainda é uma abordagem que tem recebido pouca atenção na literatura, mas o presente trabalho evidencia que a fenologia reprodutiva é um aspecto relevante no estudo de preferências de hábitat, já que ela pode ser interpretada como uma medida de desempenho dos indivíduos no microambiente que eles ocupam. Ao contrário da fenologia reprodutiva, o incremento diamétrico das árvores com PAP \geq 15 cm não variou significativamente com a cota altitudinal para nenhuma das espécies estudadas, provavelmente devido à grande variação dentro de cada amostra. Entretanto, duas das espécies tiveram taxas de crescimento significativamente maiores em microambientes de luz mais iluminados, o que é uma evidência de um aspecto de preferência de hábitat destas espécies. Além disso, o fato de algumas espécies apresentarem respostas em termos de crescimento às condições de ambiente distintas

pode ser de grande importância e deve ser levado em consideração quando do uso destas espécies em projetos de restauração florestal.

Por fim, suponho que, isoladamente, nem a dependência de densidade e nem a diferenciação de nichos sejam os únicos responsáveis pela manutenção da grande diversidade de espécie, mas ao contrário, esses processos não são mutuamente exclusivos e devem atuar de maneira conjunta na manutenção da alta diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais.