

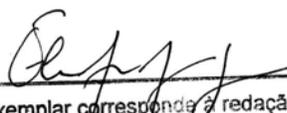
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



VANESSA ROSSETO

ASPECTOS DA HISTÓRIA DE VIDA DE
QUATRO ESPÉCIES DE *TRICHILIA* (MELIACEAE)
NA RESERVA DE SANTA GENEVRA, CAMPINAS (SP)


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

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de Mestre
em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

Campinas, 2007

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

R735a Rosseto, Vanessa
Aspectos da história de vida de quatro espécies de
Trichilia (Meliaceae) na Reserva de Santa Genebra,
Campinas (SP) / Vanessa Rosseto. – Campinas, SP: [s.n.],
2007.

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

1. *Trichilia*. 2. Plantas - Ontogenia. 3. Padrão
espacial. I. Santos, Flavio Antonio Maês dos. II.
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Life history aspects of four *Trichilia* (Meliaceae) species in the Reserva de Santa Genebra, Campinas (SP).

Palavras-chave em inglês: *Trichilia*; Plants - Ontogeny; Spatial pattern.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestre em Ecologia.

Banca examinadora: Flavio Antonio Maês dos Santos, Serglus Gandolfi, Flavio Nunes Ramos.

Data da defesa: 01/08/2007.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

BANCA EXAMINADORA

DATA DA DEFESA: 01/08/2007

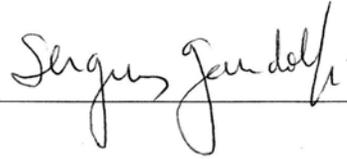
Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (Orientador)



Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos



Prof. Dr. Sergius Gandolfi



Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio

DEDICATÓRIA

Aos meus pais Hélio e Antonia pelo apoio, dedicação e exemplo de vida.

Ao meu querido companheiro Marcilio pelo seu amor,
estímulo e por me fazer acreditar em um mundo melhor
todos os dias.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, Aquele que me acompanha em todos os momentos da minha vida. Às “forças da natureza” pela proteção dos perigos da mata, em especial do bicho-homem, principalmente nos momentos de solidão.

Ao meu doce xiru, Marcilio, por todo seu apoio, paciência e participação ativa em todas as etapas deste trabalho.

Ao Flavio pela contribuição essencial na minha formação acadêmica ao longo desses seis anos.

Aos professores membros da pré-banca e banca pelas sugestões e críticas: Fernando Roberto Martins, Flavio Nunes Ramos, Ivany Ferraz Marques Válio e Sergius Gandolfi.

À Fundação Municipal José Pedro de Oliveira pela autorização para a realização deste trabalho. Aos funcionários da Reserva de Santa Genebra pelo apoio para a viabilização do trabalho durante os muuuuuuitos dias de campo.

Ao CNPq pelo suporte financeiro, em forma de bolsa de mestrado.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia pelo apoio financeiro complementar. Aos professores da Ecologia por contribuírem para a minha formação no vasto mundo da Ecologia e estímulo do meu senso-crítico. À secretária do programa, Célia, pelo auxílio nos trâmites burocráticos, sempre de forma simpática e solícita.

Aos muitos amigos que foram essenciais no trabalho de campo: Guilherme, Juce, Marcos, Mariana, Marianne, Mário, Rafael, Rossana e Sandro. Um agradecimento muito especial aos três incansáveis e dedicados companheiros de campo: Marcilio, Ricardo e Valdevino.

Aos colegas de laboratório pelas contribuições importantes para a elaboração deste trabalho, em especial ao Rafael e ao Roque.

Aos meus familiares e amigos pela compreensão, apoio e amizade durante a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
MATERIAL E MÉTODOS GERAL	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9
Capítulo 1. A heterogeneidade ambiental de três fisionomias florestais em um fragmento no sudeste brasileiro	13
RESUMO	13
INTRODUÇÃO	14
MATERIAL E MÉTODOS	16
RESULTADOS	20
DISCUSSÃO	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
FIGURAS E TABELAS	39
Capítulo 2: A ontogenia de <i>Trichilia</i> spp. (Meliaceae) em um fragmento florestal no sudeste brasileiro	49
RESUMO	49
INTRODUÇÃO	50
MATERIAL E MÉTODOS	52
RESULTADOS	56
DISCUSSÃO	62
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
FIGURAS E TABELAS	73
Capítulo 3: Padrão espacial de espécies de <i>Trichilia</i> (Meliaceae) em um fragmento florestal no sudeste brasileiro	93
RESUMO	93
INTRODUÇÃO	94
MATERIAL E MÉTODOS	96
RESULTADOS	100
DISCUSSÃO	103
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	109
FIGURAS E TABELAS	114
Considerações Finais	125

RESUMO

A coexistência de espécies arbóreas em florestas tropicais pode estar associada com a partição dos recursos, através da utilização diferencial dos recursos ambientais ao longo do tempo e espaço. O objetivo do trabalho foi avaliar quais os possíveis mecanismos relacionados com a coexistência de espécies arbóreas simpátricas, *Trichilia* sp. (Meliaceae), em três fisionomias florestais em um fragmento urbano de Campinas, SP. Para tanto, foram feitos três questionamentos centrais: (1) Qual a heterogeneidade ambiental de três fisionomias florestais (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta)? (2) As espécies de *Trichilia* apresentam características estruturais divergentes ao longo da ontogenia, que possibilitem a coexistência das espécies? (3) O padrão espacial das espécies de *Trichilia* varia nas diferentes fisionomias e possíveis diferenças estão associadas com fatores ambientais específicos? Para o estudo foram utilizadas três escalas espaciais: escala fisionômica (comparação dos descritores ambientais entre as fisionomias), escala local (comparação entre áreas dentro de uma mesma fisionomia) e escala microlocal (comparação entre parcelas de uma mesma área). A umidade do solo foi o único fator ambiental divergente entre a Floresta de Maria-Preta (MP) e a Floresta Estacional Semidecídua (FES), enquanto que a Floresta Paludosa (FP) não diferiu. MP foi considerada uma floresta monodominante, porque a espécie arbórea maria-preta, *Diatenopteryx sorbifolia* (Sapindaceae), representou mais de 50% do número de indivíduos e área basal na comunidade arbórea. Supõe-se que a monodominância esteja associada com características do solo. Na escala local e microlocal observou-se grande heterogeneidade ambiental e, em muitos casos, áreas de diferentes fisionomias foram mais semelhantes entre si, do que áreas em uma mesma fisionomia. Ao longo da ontogenia as espécies divergiram entre si na morfologia (presença de caule descamado em *T. clausenii* e crescimento clonal em *T. elegans*) e no tamanho. O padrão espacial das espécies de *Trichilia* não variou nas diferentes fisionomias, exceto em uma área com maior valor de umidade do solo na FP, com a ocorrência apenas de *T. pallida*. O padrão espacial de *Trichilia* não foi associado com a heterogeneidade ambiental, com exceção do alagamento, que aparentemente é um fator restritivo para a maioria das espécies arbóreas. Com isso, sugere-se que a coexistência das espécies de *Trichilia* analisadas esteja mais relacionada com diferenças na ocupação do estrato vertical que cada espécie ocupa do que com diferenças nas preferências ambientais. Além disso, supõe-se que a elevada heterogeneidade ambiental encontrada em todas as fisionomias, possibilite às espécies explorar uma ampla gama de condições ambientais, que podem estar relacionadas com a não preferência de algumas espécies por um habitat específico.

ABSTRACT

Tree species coexistence in tropical forests can be associated with resource partitioning through differential utilization of environmental resources along the time and space. The study evaluated coexistence mechanisms associated with sympatric tree species of *Trichilia* sp. (Meliaceae), in three physiognomies in an urban fragment in Campinas, SP. We approach three questions: (1) Which is the existing environmental heterogeneity in three different physiognomies of the forest fragment (Semideciduous Forest, Swamp Forest and Maria-Preta Forest)? (2) Have *Trichilia* species structural characteristics divergent along of the ontogeny that makes possible the species coexistence? (3) Are the spatial patterns of *Trichilia* species variable in the physiognomies analyzed and are possible differences related to specific environmental factors? We evaluated these questions in three spatial scales: a physiognomy scale (variations of environmental factors among physiognomies), a local scale (variations among places in the same physiognomy) and microlocal scale (variations among plots in the same place). The soil moisture was the only one environmental variable that differed between Maria-Preta Forest (MP) and Semideciduous Forest (FES), while Swamp Forest (FP) not differed. MP was considered a monodominant forest, because a tree species “maria-preta”, *Diatenopteryx sorbifolia* (Sapindaceae), presenting more than 50% of individual numbers and basal area in the tree community. We presumed that monodominance is associated with soil characteristics. High environmental heterogeneity was observed in local and microlocal scale. In many cases, places of different physiognomies were more similar than places in a same physiognomy. *Trichilia* species diverged through ontogeny in morphology (presence of scaled off stem in *T. clausenii* and clonal growth in *T. elegans*) and in size. Spatial pattern of *Trichilia* species not varied in the different physiognomies, except for one sample with greater soil moisture in the FP, where only *T. pallida* occurred. Spatial pattern of *Trichilia* was not associated with environmental heterogeneity, except for the flooding, that seeming was restrictive to the establishment of the majority of the species. Then we supposed that *Trichilia* species coexistence is more associated with differences in the vertical strata that each species occupies than with differences in environmental preferences. Furthermore, we suggests that the high environmental heterogeneity encountered found in all physiognomies, makes possible to the species explore an ample gamma of ambient, that can be related with no preference of species for specific habitats.

Introdução Geral

A história de vida das espécies resulta da interação entre a ontogenia e o ambiente (Begon *et al.* 1990; Crawley 1997). A ontogenia consiste na seqüência de etapas de desenvolvimento de um dado organismo, desde o seu nascimento até a sua morte (Gatsuk *et al.* 1980). Ao longo da ontogenia ocorrem alterações estruturais nos indivíduos e modificações nos requerimentos ambientais (Gatsuk *et al.* 1980). Sendo assim, a avaliação da história de vida das espécies deve levar em conta as diversas etapas de desenvolvimento dos organismos.

As etapas de desenvolvimento são delimitadas geneticamente, contudo a heterogeneidade ambiental pode determinar variações entre indivíduos de uma mesma espécie, com relação à forma e a ocupação do ambiente (Hutchings 1997). A heterogeneidade ambiental espacial se refere à distribuição descontínua dos fatores bióticos e abióticos ao longo do espaço (Dale 1999), produzindo assim áreas favoráveis ou desfavoráveis para o estabelecimento dos indivíduos, de acordo com as necessidades de cada espécie.

Segundo Hutchinson (1957), cada espécie pode ser caracterizada pelos recursos ambientais necessários para o seu desenvolvimento, requerimentos de habitat e tolerância a certas características ambientais. Tal descrição da espécie é denominada nicho fundamental, sendo definido como um espaço multidimensional, no qual cada eixo descreve o comportamento da espécie em relação a um determinado fator ambiental (Hutchinson 1957). Contudo, o conceito de nicho não leva em conta somente a relação da espécie com os fatores ambientais, mas também a interação com outras espécies, resultando no que é definido como nicho realizado (Hutchinson 1957). Portanto, o conceito de nicho realizado abrange tanto a interação de uma espécie com o ambiente quanto interações intra e interespecíficas (Hutchinson 1957).

A partir de então, uma série de teorias foram desenvolvidas, utilizando o conceito de nicho para explicar a maior diversidade em florestas tropicais e os mecanismos de coexistência das espécies

arbóreas (Grubb 1977; Ricklefs 1977; Denslow 1987). A heterogeneidade espacial e temporal do ambiente, característica de florestas tropicais, assim como a existência de nichos preferenciais, possibilitaria a partição dos recursos, garantindo assim a coexistência das espécies (Grubb 1977; Ricklefs 1977; Denslow 1987). A diferenciação de nichos tem sido associada principalmente com a variação na disponibilidade de luz na floresta (Denslow 1980; Núñez-Farfán & Dirzo 1988; Trichon *et al.* 1998; Nicotra *et al.* 1999; Svenning 2000; Poorter & Arets 2003). Outros fatores incluem a distribuição preferencial de espécies arbóreas com relação à topografia (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Clark *et al.* 1995; Cielo-Filho *et al.* 2007), características físico-químicas do solo (Davies *et al.* 1998; Oliveira-Filho *et al.* 2001), umidade do solo (Marques & Joly 2000; Souza & Martins 2004) e camada de serapilheira (Molofsky & Augspurger 1992).

Contudo, um número significativo de espécies arbóreas em florestas tropicais não apresenta associação com um tipo de habitat ou condições ambientais específicas (Hubbell & Foster 1990; Pitman *et al.* 1999; Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001). Além disso, um grande número de espécies comuns possui semelhanças em termos dos requerimentos para a regeneração (Hubbell & Foster 1990). Com isso, florestas tropicais apresentam desde espécies altamente especializadas (Souza & Martins 2004) até espécies comuns generalistas, que se estabelecem em uma ampla gama de ambientes (Hubbell & Foster 1990).

Espécies do mesmo gênero compartilham uma série de características moleculares, anatômicas, morfológicas e ecológicas (Judd *et al.* 2002). A coexistência de espécies simpátricas do mesmo gênero pode estar associada com variações, em termos da distribuição espacial das espécies (Davies *et al.* 1998; Simon & Hay 2003; Costa 2006), padrão de ramificação e relações alométricas (Sposito & Santos 2001a; Sposito & Santos 2001b; Costa 2006), padrão arquitetural (Hamilton 1985; Sposito & Santos 2001b; Aiba & Nakashizuka 2005), altura máxima dos indivíduos adultos (Davies *et al.* 1998; Sposito & Santos 2001a) e alocação de biomassa para as folhas (Aiba & Nakashizuka 2005).

O objetivo do trabalho foi avaliar alguns possíveis mecanismos relacionados com a coexistência de espécies arbóreas de um mesmo gênero, *Trichilia* sp. (Meliaceae) em três fisionomias florestais em um fragmento urbano de Campinas (Reserva de Santa Genebra). Para isso, o trabalho foi organizado em três capítulos com objetivos específicos, mas intrinsecamente relacionados entre si. No primeiro capítulo realizou-se uma quantificação da heterogeneidade espacial de descritores bióticos e abióticos de três fisionomias florestais (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta) em diferentes escalas, com o objetivo de avaliar quais fatores ambientais são mais relevantes na separação dos habitats e a magnitude das diferenças entre tais fisionomias. No segundo capítulo investigou-se a ontogenia das espécies de *Trichilia* e verificaram-se diferenças entre as espécies na forma e sua relação com a heterogeneidade ambiental, para avaliar se as espécies apresentam características divergentes ao longo da ontogenia. No terceiro capítulo identificou-se o padrão espacial das espécies de *Trichilia*, em diferentes escalas, e relacionou-se tal distribuição com a heterogeneidade ambiental, a fim de avaliar se há ocupação diferencial de acordo com o habitat e relação com um fator ambiental específico.

Material e Métodos Geral

Área de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'S e 47°06'W), conhecida popularmente como Mata de Santa Genebra (Morellato & Leitão-Filho 1995), localizada no distrito de Barão Geraldo, Campinas (SP). Até 1981 a área pertencia à Fazenda Santa Genebra (Morellato & Leitão-Filho 1995). A partir dessa data, o fragmento florestal foi doado pelos proprietários da fazenda para a prefeitura municipal de Campinas (Morellato & Leitão-Filho 1995). A área é administrada pela Fundação Municipal José Pedro de Oliveira, sendo a maior Unidade de Conservação Municipal do Brasil (Morellato & Leitão-Filho 1995). Em 1985 a Mata de Santa Genebra foi enquadrada na categoria

de Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE), segundo a legislação brasileira (Decreto Federal nº91.885). A proteção legal da Mata de Santa Genebra em forma de Unidade de Conservação, assim como a proximidade com a Universidade Estadual de Campinas, propiciou a realização de mais de 100 trabalhos científicos no maior fragmento florestal do município de Campinas (Morellato & Leitão-Filho 1995).

A Mata de Santa Genebra apresenta 251,77 ha, com altitudes entre 580-670 m (Leitão-Filho 1995) O clima é classificado como Cwa no sistema de Köppen, com temperatura média anual de 20,6°C e precipitação total anual de aproximadamente 1360 mm, concentrada na estação úmida de novembro a abril (Leitão-Filho 1995). O fragmento é composto principalmente por Floresta Estacional Semidecídua e áreas disjuntas de Floresta Paludosa, em algumas zonas mais baixas, que correspondem a cerca de 15% da área de estudo (Leitão-Filho 1995). Além disso, há uma região de aproximadamente 0,5 ha, denominada Floresta de Maria-Preta, composta em grande parte por espécies restritas a este área, baixa diversidade arbustivo-arbórea e dossel com predominância de uma espécie arbórea, *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk (maria-preta) (Nave 1999).

A área de estudo apresenta uma série de sinais de degradação florestal, isto é, perda da estruturação da fisionomia florestal, principalmente em função do isolamento do fragmento, cujas conseqüências incluem o efeito de borda pronunciado; presença de grande quantidade de clareiras grandes, com mais de 500 m²; hiper-abundância de lianas, principalmente nas clareiras; presença de uma área queimada há 26 anos, que se encontra em lento processo de recomposição florestal (Castellani & Stubblebine 1993; Matthes 1995; Farah 2003; Rozza 2003). O acelerado processo de degradação da Mata de Santa Genebra foi observado em diversos estudos científicos, que evidenciaram os efeitos de tal degradação sobre uma série de táxons: borboletas (Brown & Freitas 2002); répteis (Sazima & Manzani 1995), aves (Aleixo & Vielliard 1995), mamíferos (Monteiro Filho 1995) e espécies arbóreas (Pizo 1997; Silva Matos & Watkinson 1998; Souza & Martins 2004). Com isso, a

partir do final da década de 90, estudos de caráter aplicado, que abordavam os efeitos de práticas de manejo sobre o processo de regeneração florestal, passaram a ser desenvolvidos com maior frequência na área de estudo (Rozza 2003; Farah 2003).

Amostragem

Para o estudo foram escolhidas as três fisionomias florestais presentes dentro do fragmento: Floresta Estacional Semidecídua (FES1), Floresta Paludosa (FP) e Floresta de Maria-Preta (MP). Em cada fisionomia foram alocadas três áreas de 0,1 ha cada (Figura 1). Cada área foi dividida em 40 parcelas de 5 x 5 m (25 x 40 m), denominadas FES1-i, FPi e MPi, que correspondem as áreas da Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. Adicionalmente, na Floresta Estacional Semidecídua foram alocadas três áreas contíguas de 0,1 ha (75 x 40 m), denominada FES2, com o objetivo de se avaliar a heterogeneidade ambiental de áreas dispostas de forma adjacente comparado com áreas distantes entre si.

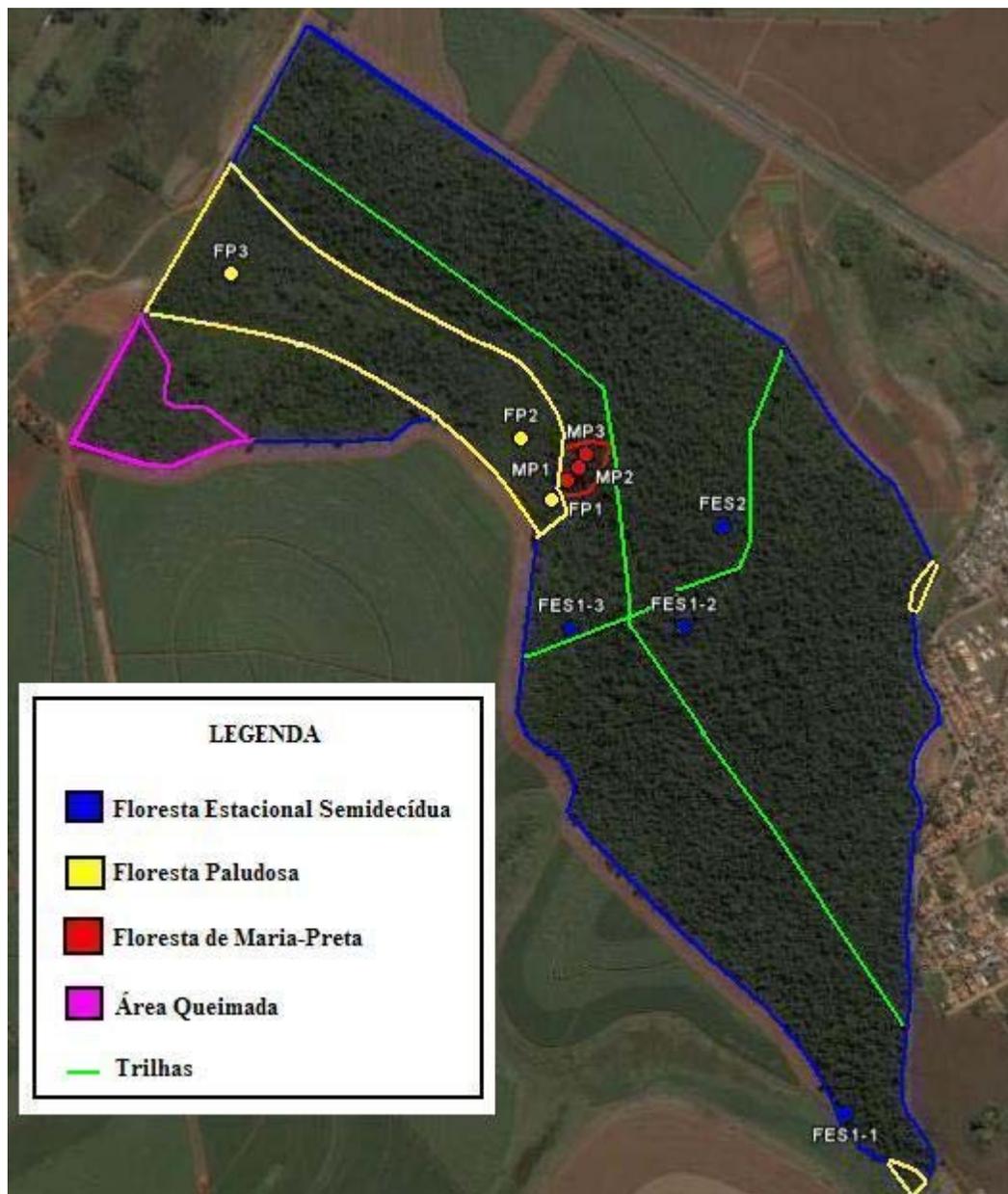


Figura 1. Mapa do local de estudo, com indicações das fisionomias florestais presentes no fragmento, a área queimada (contorno adaptado de Rozza 2003), as principais trilhas e a alocação das áreas em cada fisionomia. FES2= Floresta Estacional Semidecídua 2. FES1-i, FPi e MPi correspondem as áreas da Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. Imagem e pontos localizados através do programa *Google Earth*.

Referências Bibliográficas

- Aiba, M. & Nakashizuka, T. (2005). Sapling structure and regeneration strategy in 18 *Shorea* species co-occurring in tropical rainforest. *Annals of Botany* 96: 313-321.
- Aleixo, A. & Vielliard, J.M.E. (1995). Composição e dinâmica da comunidade de aves da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12: 493-511.
- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Cambridge.
- Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. (2002). Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: structure, instability, environmental correlates, and conservation. *Journal of Insect Conservation* 6: 217-231.
- Castellani, T.T. & Stubblebine, W.H. (1993). Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 181-203.
- Cielo-Filho, R.; Gneri, M.A. & Martins, F.R. (2007). Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a seasonal semideciduous forest in SE Brazil. *Plant Ecology* 190: 189-203.
- Clark, D.A.; Clark, D.B.; Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Costa, R.C. (2006). Distribuição espacial e relações alométricas de espécies de Vochysiaceae em fragmentos de Cerrado no município de Itirapina, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Unicamp.
- Crawley, M.J. (1997). Life history and environment. In: (Crawley, M.J. ed.). *Plant Ecology*. 2ª ed. Blackwell Science, London, pp 73-131.
- Dale, M.R.T. (1999). *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, London.
- Davies S.J., Palmiotto P.A., Ashton P.S., Lee H.S. & Lafrankie J.V. (1998). Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662–673.
- Decreto Federal nº 91.885. (1995). *Diário Oficial da União*, Brasília.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Farah, F.T. (2003). Favorecimento da regeneração de um trecho degradado de floresta estacional semidecidual. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Gatsuk L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.

- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Hamilton, C.W. (1985). Architecture in neotropical *Psychotria* L. (Rubiaceae): dynamics of branching and its taxonomic significance: *American Journal of Botany* 72: 1081-1088.
- 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. & Foster, R.B. (1990). The fate of juveniles trees in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In: (S. Bawa & M. Hadley eds). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Unesco, Paris. pp 317-341.
- Hutchings, M.J. (1997). The structure of plant populations. In: *Plant Ecology* (M. J. Crawley). 2^a ed. Blackwell Science, London. pp. 342-348.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 415-457.
- Leitão-Filho, H.F. (1995). A vegetação da reserva de Santa Genebra. Em: Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (eds). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 97-136.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, (2002). *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sianuer Associates, Inc., Massachusetts. 2^a edition.
- Marques, M.C.M. & Joly, C.A. (2000). Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Botânica Brasílica* 14: 133.
- Matthes, L.A.F. (1995). Dinâmica da sucessão secundária em mata, após a ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas, São Paulo. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992). The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Monteiro Filho, E.L.A. (1995). Os mamíferos da Santa Genebra. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 86-92.
- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (1995). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas.
- Nave, A.G. (1999). Determinação de unidades ecológicas num fragmento de floresta nativa, com auxílio de sensoriamento remoto. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz, Piracicaba.

- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L e Iriarte, S.V.B (1999). Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nuñez-Farfán, J. & Dirzo, R. (1988). Within-gap heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-284.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. (1994). Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a Tropical Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113: 99-124.
- Oliveira-Filho, A.T.; Curi, N.; Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. (2001). Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 58: 139-158.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.; Silman, M.R. & Nuñez, P. (1999). Tree species distributions in a upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Pizo, M.A. (1997). Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13: 559-578.
- Poorter, L. & Arets, 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.
- Ricklefs, R.E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.
- Rozza, A.F. (2003). Manejo e regeneração de trecho degradado de floresta estacional semidecidual: Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Sazima, I. & Manzani, P.R. (1995). As cobras que vivem numa reserva florestal urbana. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 78-82.
- Simon, M.F. & Hay, J.H (2003). Comparison of common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315-326.
- Silva Matos, D.M. & Watkinson, A.R. (1998). The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2004). Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research* 19: 521-532.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M. (2001a) Architectural patterns of eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *Flora* 196: 215-226.

- Sposito, T. C. & Santos, F.A.M. (2001b) Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88: 939-949.
- Svenning, J-C. (2000). Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32: 252-261.
- Trichon, V., Walter, J.-M.N. & Laumonier, Y. (1998). Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000). Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464-478.

Capítulo 1. A heterogeneidade ambiental de três fisionomias florestais em um fragmento no sudeste brasileiro

Resumo

A distribuição espacial heterogênea dos fatores ambientais em florestas tropicais influencia diretamente a regeneração de espécies arbóreas e pode ser variável de acordo com o tipo de fisionomia florestal. Para se avaliar a heterogeneidade ambiental de três fisionomias florestais: Floresta Estacional Semidecídua (FES), Floresta Paludosa (FP) e Floresta com espécie arbórea dominante no dossel, conhecida como Floresta de Maria-Preta (MP), foram utilizados descritores abióticos (abertura do dossel, umidade do solo e profundidade da camada de serapilheira) e descritores bióticos (abundância, altura total e área basal de árvores; cobertura de bambus; e grau de cobertura de lianas sobre a copa das árvores). A heterogeneidade ambiental foi comparada em três escalas espaciais: escala fisionômica (variação dos descritores ambientais entre as fisionomias), escala local (variação entre áreas dentro de uma mesma fisionomia) e escala microlocal (variação entre parcelas de uma mesma área). Na escala fisionômica verificou-se que MP é uma floresta monodominante, pois a espécie maria-preta, *Diatenopteryx sorbifolia* (Sapindaceae), foi dominante em termos de número de indivíduos e área basal na comunidade arbórea. Apenas a umidade do solo diferiu entre FES e MP, com a última apresentando menores valores de umidade do solo. Esse resultado, assim como aspectos diferentes de coloração e compactação do solo presentes nesta fisionomia indicam que o solo pode estar associado com a monodominância. Na escala local, em geral os descritores apresentaram distribuição heterogênea em todas as fisionomias, com destaque para FP, que exibiu desde uma área com valor mediano de umidade do solo (cerca de duas vezes maior do que as outras fisionomias), até uma área que exibiu valores de umidade do solo similares às fisionomias mais secas. Na escala microlocal, os descritores ambientais exibiram padrões variados de distribuição espacial, indo desde padrões mais homogêneos, como a cobertura de bambus nas parcelas da MP, até padrões heterogêneos, como a distribuição da umidade do solo nas parcelas da FP. Sugere-se que padrões de distribuição dos fatores ambientais em pequenas escalas podem determinar padrões em escalas mais amplas, como observado para a umidade do solo na FP. A elevada heterogeneidade ambiental encontrada em todas as fisionomias, assim como a presença de espécies que se estabelecem em uma ampla gama de condições ambientais podem ser mecanismos relacionados à ausência de preferência de algumas espécies arbóreas por um habitat específico.

Palavras-chave: Heterogeneidade Ambiental, Floresta Estacional Semidecídua; Floresta Paludosa, Floresta Monodominante.

Introdução

A heterogeneidade ambiental se refere à distribuição descontínua dos fatores abióticos e bióticos ao longo do tempo e no espaço (Dale 1999). Tal heterogeneidade influencia na germinação, estabelecimento, sobrevivência e distribuição de espécies vegetais (Ricklefs 1977; Deslow 1980; Núñez-Farfán & Dirzo 1988; Dale 1999; Svenning 2000), podendo a heterogeneidade ambiental ser estimada usando descritores quantitativos e qualitativos (Li & Reynolds 1995).

A luz é considerada um dos principais fatores abióticos, sendo determinante para a germinação, estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas tropicais (Denslow 1987; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Svenning 2000). A distribuição da umidade do solo é importante principalmente em áreas onde há estresse hídrico, pois apenas poucas espécies conseguem germinar e sobreviver em tais condições (Kozlowski 1984; Crawley 1997a). Já a camada de serapilheira pode dificultar a regeneração de espécies arbóreas, através da inibição do desenvolvimento dos estádios ontogenéticos de semente e plântula, devido à captação de luz espectral (Vazquez-Yanes *et al.* 1990); atuação como uma barreira mecânica que pode provocar danos físicos às plântulas (Clark & Clark 1989; Scariot 2000; Portela 2002); ou produção de compostos alelopáticos (Datta & Chatterjee 1980).

Os descritores bióticos clássicos utilizam como parâmetros a abundância, a riqueza e a estrutura de comunidades (Morin 1999). A heterogeneidade espacial da vegetação, não apenas de árvores, mas também de outras formas de vida, como lianas e bambus, pode adicionar mais variações ambientais em áreas florestais. As lianas apresentam elevada abundância e diversidade, principalmente em florestas tropicais (Schnitzer & Bongers 2002). Lianas competem com árvores por luz, água e compostos nutricionais (Dillenburg *et al.* 1993) e, em grande abundância, podem causar excessivo peso para árvores, levando à quebra dos ramos (Putz 1984; Stevens 1987). Já os bambus, em geral, geram denso sombreamento abaixo de suas copas, por causa do agrupamento dos indivíduos (Oliveira-Filho *et al.*

1994), além de produzirem grande quantidade de serapilheira, modificando assim as condições ambientais em florestas.

Em estudos sobre heterogeneidade ambiental é indispensável considerar a escala de estudo, que consiste na extensão e granulação da amostra (Li & Reynolds 1995; Dale 1999). A relação entre fatores bióticos e abióticos varia de acordo com a escala de estudo, e nem sempre um padrão que é importante em uma escala é determinante em outra (Levin 1992). Portanto, são necessários estudos em diversas escalas, a fim de avaliar padrões e inferir sobre processos ecológicos (Levin 1992).

Em florestas tropicais, uma série de espécies apresenta distribuição exclusiva em um tipo de habitat (Pitman *et al.* 1999; Souza 2004) e/ou associação com determinadas condições ambientais, como luminosidade (Trichon *et al.* 1998; Nicotra *et al.* 1999), características físico-químicas do solo (Davies *et al.* 1998; Oliveira-Filho *et al.* 2001), umidade do solo (Marques & Joly 2000; Souza & Martins 2005), topografia (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Clark *et al.* 1995; Cielo-Filho *et al.* 2007) e profundidade da camada de serapilheira (Vazquez-Yanes *et al.* 1990; Molofsky & Augspurger 1992). Com isso, a quantificação da heterogeneidade espacial entre diferentes tipos de habitats é importante no sentido de avaliar quais fatores ambientais são mais relevantes na separação dos habitats e a magnitude das diferenças entre tais áreas. Para se avaliar a heterogeneidade espacial de alguns descritores ambientais em diferentes fisionomias florestais (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa, Floresta com espécie dominante no dossel) em um mesmo fragmento, foram propostas as seguintes questões: (1) Há variação espacial dos descritores abióticos (abertura do dossel, umidade do solo, camada de serapilheira) em diferentes escalas? (2) Há variação espacial de descritores bióticos (abundância, altura total e área basal de árvores; cobertura de bambus; e grau de cobertura de lianas sobre a copa das árvores) em diferentes escalas? (3) Os descritores ambientais analisados estão associados entre si? Espera-se encontrar padrões de distribuição dos fatores ambientais variados nas fisionomias avaliadas, assim como a relação entre os fatores ambientais analisados, pois supõe-se que cada fisionomia apresente características ambientais particulares.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'S e 47°06'W), localizada no município de Campinas (SP), sudeste do Brasil (Decreto Federal nº91.885). O fragmento apresenta 251,77 ha com altitudes entre 580-670 m (Leitão-Filho 1995). O clima é classificado como Cwa no sistema de Köppen, com temperatura média anual de 20,6°C e precipitação total anual de aproximadamente 1360 mm, concentrada na estação úmida de novembro a abril (Leitão-Filho 1995). O fragmento é composto em sua maior parte por Floresta Estacional Semidecídua (85% do fragmento), mas apresenta áreas disjuntas de Floresta Paludosa nas zonas mais baixas, que correspondem a cerca de 15% da vegetação (Leitão-Filho 1995). Além disso, há uma região de aproximadamente 0,5 ha, composto, em grande parte, por espécies arbustivas e arbóreas restritas a este local, e dossel formado basicamente por uma espécie, *Diatenopteryx sorbifolia* (Sapindaceae), conhecida como maria-preta, e que devido às suas peculiaridades é chamada de Floresta de Maria-Preta (Nave 1999).

Amostragem e coleta de dados

Com base nessas informações foram escolhidas as três fisionomias florestais presentes dentro do fragmento: Floresta Estacional Semidecídua (FES1), Floresta Paludosa (FP) e Floresta de Maria-Preta (MP). Em cada fisionomia foram alocadas três áreas de 0,1 ha cada. Cada área foi dividida em 40 parcelas de 5 x 5 m (25 x 40 m), denominadas FES1-i, FPi e MPi, que correspondem as áreas da Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. No estudo foram avaliadas três escalas: escala fisionômica, escala local e escala microlocal. A escala fisionômica se refere à variações ambientais entre fisionomias florestais; a escala local abrange a variação entre áreas dentro de uma mesma fisionomia florestal; e a escala microlocal corresponde à variação espacial dos descritores analisados entre parcelas, dentro de uma mesma área. Adicionalmente, na Floresta

Estacional Semidecídua foram alocadas três áreas contíguas de 0,1 ha (75 x 40 m), denominada FES2, com o objetivo de se avaliar se a heterogeneidade ambiental difere das três áreas distantes entre si.

A abertura do dossel foi avaliada utilizando fotografias hemisféricas obtidas com uma máquina fotográfica digital *Nikon Coolpix 950* com lente conversora FC-E8 autofocus *Nikon* 8 mm com ângulo de 180° (olho-de-peixe), colocada a 1,30 m do solo. Foi tirada uma foto no centro de cada parcela durante os meses de maio e junho de 2006, das 7h às 9h e após as 16h, ou durante todo o dia no caso de dias nublados. As fotos foram analisadas no programa *Gap Light Analyser* versão 2.0 (Frazer *et al.* 1999).

A umidade do solo foi medida pelo método gravimétrico. As amostras foram coletadas durante o mês de junho de 2006, na estação seca. No centro de cada parcela foram coletadas amostras de solo, de aproximadamente 20g, a 20 cm de profundidade. Porém, em parcelas da Floresta Paludosa cujo centro era alagado, foram coletadas amostras o mais próximo possível do centro, em pontos não-alagados, pois as espécies de *Trichilia* avaliadas não ocorrem em áreas alagados (observação pessoal). A umidade do solo foi calculada através da equação: $(\text{peso úmido} - \text{peso seco})/\text{peso úmido}$ e utilizou-se a porcentagem de umidade do solo.

A profundidade de serapilheira foi avaliada utilizando um fino arame graduado, sendo a serapilheira pressionada com as mãos, a fim de diminuir o efeito de folhas levantadas sobre a amostragem. Para saber se o arame realmente tinha tocado o solo, a serapilheira ao lado era removida para verificar se o arame não tinha penetrado no solo. A profundidade de serapilheira foi medida em quatro pontos de cada parcela.

Para avaliar a estrutura da comunidade arbórea foram escolhidas árvores com perímetro do tronco à altura do peito (PAP) $\geq 15\text{cm}$, sendo medidas a altura total e o PAP de cada árvore. Posteriormente, foi calculado o diâmetro e a área basal dessas árvores. Para cada árvore foi estimado o grau de cobertura de lianas sobre a copa e o grau de quebra dos ramos, utilizando quatro classes (0-

25%, >25-50%, >50-75%, e acima 75% de grau de cobertura de lianas sobre as árvores ou grau de quebra). A cobertura de bambus do gênero *Merostachys* sp. e *Chusquea* sp. foi estimada por parcela utilizando quatro classes que representam 0-25%, >25-50%, >50-75%, e acima 75% de cobertura de bambus.

Análises estatísticas

Na escala fisionômica e escala local, a heterogeneidade espacial dos descritores analisados foi avaliada através dos *box-plots* ou diagramas de caixa. Os valores das medianas com os seus respectivos intervalos de confiança foram comparados graficamente, para verificar diferenças significativas entre áreas (Mc Gill *et al.* 1978). Os *box-plots* foram feitos no programa *Systat* versão 10.2 (SPSS 2000).

Na escala fisionômica e local, as fisionomias e áreas foram associadas com os descritores ambientais avaliados, por meio do método de ordenação de Análise dos Componentes Principais (ter Braak 1995). Para isso utilizou-se o programa Fitopac (Sheperd 2004).

Na escala microlocal, também foram usadas as informações dos diagramas de caixa, pois a amplitude dos diagramas indica a magnitude de variação espacial dos dados. Além disso, avaliou-se a correlação espacial dos dados, característica intrínseca da maioria dos descritores biológicos, que assumem dependência espacial dos dados (Legendre & Fortin 1989). Tal característica viola a independência entre unidades amostrais, pressuposto básico para utilização de ferramentas da estatística paramétrica (Zar 1999). Para verificar se os descritores ambientais apresentavam autocorrelação espacial foram utilizados correlogramas, que são gráficos cujos valores de autocorrelação espacial são colocados na ordenada em função da distância entre as unidades amostrais (Legendre & Fortin 1989). Como valor de autocorrelação espacial foi escolhido o índice Z de Moran, que considera os intervalos de confiança dos dados, permitindo maior facilidade na observação do gráfico (Doak *et al.* 2006). São considerados significativos apenas os valores de autocorrelação espacial

que estejam dentro do intervalo de confiança (Doak et al. 2006). Para testar a significância do correlograma como um todo foi utilizada a correção de Bonferroni, que considera testes múltiplos (Legendre & Fortin 1989).

Para avaliar a relação entre os descritores analisados na escala microlocal foi usada a correlação parcial de Mantel, análise que considera dados com autocorrelação espacial (Legendre & Fortin 1989). Foram feitas correlações entre duas variáveis de cada vez, utilizando dados de cada parcela. Para testar a significância das correlações foram feitos testes de permutação aleatória à *posteriori*, 5000 vezes para cada correlação. As correlações, assim como os testes de significância, foram feitos no programa *Passage* versão 1.1 (Rosenberg 2001).

Nas correlações entre os descritores ambientais foi avaliada separadamente a abundância de duas espécies arbóreas, dada a importância de tais espécies nas fisionomias onde estão presentes. A primeira é *Diatenopteryx sorbifolia* (maria-preta), espécie dominante no dossel na Floresta de Maria-Preta. A outra espécie é *Euterpe edulis* (palmito), palmeira arborescente abundante em muitos locais na Floresta Paludosa (observação pessoal). Através de observações de campo, verificou-se que os palmitos apresentam poucas lianas sobre suas copas. Com isso, será analisada a correlação entre a cobertura de lianas sobre os palmitos e sobre as outras espécies arbustivo-arbóreas separadamente. Além disso, através de observação de campo, verificou-se que os indivíduos adultos de palmito apresentam distribuição agregada, portanto, será analisada separadamente a distribuição espacial dos palmitos e das outras espécies presentes na Floresta Paludosa, a fim de verificar se os palmitos contribuem para uma possível distribuição agregada da comunidade arbustivo-arbórea.

Foi testada a associação entre o grau de cobertura de lianas e o grau de quebra dos ramos, para verificar se a elevada abundância de lianas está correlacionada com a maior taxa de danos às árvores, através da correlação parcial de Mantel (Rosenberg 2001).

Resultados

Escala Fisionômica

As três fisionomias analisadas exibiram elevada heterogeneidade espacial dos fatores analisados, principalmente a umidade do solo na Floresta Paludosa. Apenas a umidade do solo diferiu entre a Floresta Estacional Semidecídua e a Floresta de Maria-Preta, enquanto para todos os outros descritores ambientais houve sobreposição dos dados entre as fisionomias.

A abertura do dossel em todas as fisionomias foi menor do que 10% (Figura 1a e 1b; Figura 2a). FP exibiu tendência de maiores valores de porcentagem de abertura do dossel, com 73,3% das parcelas com aberturas entre 5 e 10%. Já na MP 43,3% das parcelas apresentaram porcentagens de abertura do dossel entre 5% e 10%, enquanto que na FES1 35,8% das parcelas, apresentaram tais valores.

A Floresta Paludosa apresentou tendência de maiores valores de umidade do solo, mas não diferiu das outras fisionomias. Já a Floresta Estacional Semidecídua e a Floresta de Maria-Preta diferiram em termos da umidade do solo, com a MP apresentando menores valores de umidade (Figura 2b e 2c).

Além disso, na Floresta Estacional Semidecídua o solo apresentou coloração marrom-avermelhada e havia muitas raízes a 20 cm de profundidade (Figura 1c). Já na floresta de maria-preta o solo era marrom-alaranjado e havia poucas raízes a 20 cm de profundidade do solo (Figura 1d). O solo na Floresta Paludosa apresentou coloração cinza e observou-se extravasamento do lençol freático em muitas parcelas (Figura 1e).

A profundidade de serapilheira foi similar entre a FES e a MP, enquanto que na FP observou-se uma tendência de menor profundidade da camada de serapilheira (Figura 2d).

A abundância de árvores não diferiu entre as fisionomias, mas a FP apresentou tendência de maiores valores de abundância do que nas outras fisionomias analisadas (Figura 2e; Tabela 1). Já a altura total e a área basal foram similares entre as fisionomias (Figura 2f, Figura 3g).

Os bambus estiveram presentes em todas as fisionomias, mas foram concentrados principalmente na Floresta Estacional Semidecídua (Figura 3a). A cobertura de lianas foi espacialmente heterogênea em todas as fisionomias (Figura 3b).

Escala local

Na escala local observou-se distribuição heterogênea dos fatores ambientais e, em muitos casos, os descritores ambientais apresentaram padrões mais similares entre áreas de diferentes fisionomias, do que entre áreas em uma mesma fisionomia.

As áreas da FP foram associadas com maiores valores de abertura do dossel, umidade do solo e abundância de árvores (Figura 4). Em geral, as áreas da MP foram associadas com maiores valores de profundidade da camada de serapilheira (Figura 4). Já as áreas da FES apresentaram padrão mais heterogêneo com FES1-1 e FES1-3 sendo associadas com maiores valores de cobertura de bambus e cobertura de lianas sobre as árvores, enquanto FES1-2 apresentou comportamento mais semelhante com as áreas da MP do que com as outras áreas da FES (Figura 4).

A abertura do dossel e a umidade do solo apresentaram maior heterogeneidade espacial na Floresta Paludosa, com todas as áreas diferindo entre si (Figura 2). No caso da umidade do solo observou-se desde uma área com valores similares às áreas de outras fisionomias (FP3), até uma área com valor mediano de umidade de 34% (FP2) (Figura 2b).

A profundidade de serapilheira não diferiu entre áreas na FES, mas nas outras fisionomias pelo menos uma área apresentou menores valores do que as outras áreas (Figura 2d).

A abundância, altura total e área basal das árvores diferiram em pelo uma das áreas para todas as fisionomias analisadas (Figura 2e, 2f e 2g).

Os bambus estiveram concentrados principalmente nas áreas da FES (Figura 3a). Já a cobertura de lianas foi mais intensa nas áreas da FES e FP (Figura 3b).

Escala microlocal

Os descritores ambientais analisados exibiram padrões variados de distribuição na escala microlocal, indo de padrões mais homogêneos, como a distribuição da camada de serapilheira nas parcelas da FES, até padrões heterogêneos, como a distribuição da umidade do solo nas parcelas da FP.

A abertura do dossel apresentou pequena variação entre as parcelas (Figura 2a). Na maior parte das áreas a abertura do dossel não foi estruturada espacialmente, e mesmo áreas com correlogramas totais significativos apresentaram a maior parte dos coeficientes de autocorrelação individuais aleatórios (Figura 5a).

A umidade do solo apresentou pequena amplitude de variação nas parcelas localizadas na FES e MP (Figura 2c). Contudo, em duas áreas na FP observou-se grande variação da umidade do solo entre as parcelas (Figura 2b). A maioria das áreas apresentou autocorrelação espacial, exibindo correlogramas com formatos similares, principalmente nas áreas da FP e FES (Figura 5b).

A profundidade de serapilheira apresentou pequena variação entre as parcelas em todas as fisionomias (Figura 2d), e foi agregada nas primeiras classes de distância na maioria das áreas (Figura 5c).

A abundância de árvores exibiu maior amplitude de variação nas parcelas da FP (Figura 2e), e apenas duas áreas na FP exibiram autocorrelação espacial (Figura 5d). A altura total e a área basal de árvores apresentaram grande variação entre árvores em todas as parcelas, independente da fisionomia (Figura 2f e 2g).

A cobertura de bambus apresentou grande heterogeneidade espacial nas áreas da FES (Figura 3a), e foi agregada, principalmente nas primeiras classes de distância (Figura 5e). Já a cobertura de lianas apresentou grande variação entre as parcelas de todas as áreas (Figura 3b) e exibiu autocorrelação espacial, principalmente na MP (Figura 5f).

Na área FES2, apenas a abertura do dossel e a abundância de árvores apresentaram distribuição espacial aleatória, enquanto que os outros descritores apresentaram agregação espacial (Figura 6).

Na análise em separado da distribuição espacial do palmito e das outras espécies na Floresta Paludosa, verificou-se que os palmitos apresentaram distribuição espacial agregada, principalmente nas primeiras classes de distância, em todas as áreas da FP (Figura 7a). Já os indivíduos das outras espécies exibiram padrão aleatório, indicando que os indivíduos de *Euterpe edulis* apresentaram grande contribuição para a distribuição agregada encontrada para as duas áreas da Floresta Paludosa (Figura 7b).

Relação entre os descritores ambientais na escala microlocal

Não foi observada, na maioria dos casos, associação entre os descritores ambientais (Tabela 2). Destaca-se a associação positiva entre a taxa de cobertura de lianas e o grau de quebra dos ramos encontrada em pelo menos uma das áreas em todas as fisionomias (Tabela 2).

Para as correlações entre os palmitos e os descritores ambientais, observou-se correlação positiva entre a umidade do solo e a abundância de palmitos em FP1 (0,332; $p < 0,01$); correlações positivas entre abundância de palmitos e a cobertura de lianas em FP1 (0,483; $p < 0,01$) e FP3 (0,578; $p < 0,01$). Para as outras espécies da Floresta Paludosa, observaram-se correlações positivas entre a abundância e a umidade do solo em FP2 (0,130; $p = 0,08$) e FP3 (0,153; $p = 0,01$).

As correlações positivas entre a abundância de palmitos e a cobertura de lianas encontradas nas áreas da floresta paludosa seriam indicativos de que quanto maior o número de palmitos, maior o grau de cobertura de lianas nas copas, resultado contrário à expectativa inicial. Contudo, observando-se os dados, verificou-se que nas áreas da FP, a porcentagem de cobertura de lianas em palmitos em geral foi baixa, enquanto que para as outras espécies arbustivo-arbóreas observou-se grande taxa de cobertura de

lianas (Figura 8). Tais resultados indicam que em parcelas onde há maior abundância de palmitos as lianas se concentram nas árvores das outras espécies.

No caso da correlação em separado dos indivíduos de maria-preta com os descritores ambientais, não observou-se correlações significativas.

Discussão

Escala Fisionômica

Florestas paludosas são caracterizadas por apresentarem microtopografia irregular, com áreas mais altas não alagadas (morros), entremeadas por canais de água (Toniato *et al.* 1998, Marques & Joly 2000; Souza & Martins 2005) que podem ser alagados parcial ou permanentemente durante o ano, dependendo do local; coloração acinzentada do solo, característica de solos hidromórficos (Ivanauskas *et al.* 1997; Toniato *et al.* 1998); maior abertura do dossel, comparado com florestas não alagadas (Bianchini *et al.* 2001, Souza e Martins 2005); e maior densidade de indivíduos arbóreos (Leitão-Filho 1995, Ivanauskas *et al.* 1997), conforme também observado neste estudo. Contudo, a maior heterogeneidade ambiental encontrada na Floresta Paludosa não implica necessariamente na presença de um número mais diversificado de locais adequados para a germinação de espécies arbóreas, já que grande parte das espécies não consegue germinar e se estabelecer em locais alagados (Kozłowski 1984) ou com elevados valores de umidade do solo.

A Floresta de Maria-Preta também parece ser um local restritivo para o estabelecimento de grande parte das espécies arbóreas que ocorrem na Floresta Estacional Semidecídua, evidenciado pela presença de espécies exclusivas a esta fisionomia (Nave 1999), baixa diversidade arbustivo-arbórea (Nave 1999), dominância de maria-preta no dossel, e de outras espécies como *Actinostemon klotschii* Muell Arg. e *Metrodorea nigra* A St. Hil. no sub-bosque. A Floresta de Maria-Preta pode ser caracterizada como um tipo de floresta monodominante, pois na maior parte das áreas apresenta 50%

do número de indivíduos ou da área basal compostos por uma espécie, atributos que definem uma floresta monodominante (Hart *et al.* 1989; Connell & Lowman 1989). A presença de florestas monodominantes tem sido associada com a tolerância das espécies dominantes à ambientes estressantes, como áreas alagadas (Marimon & Lima 2001), solos com alta concentração de Mg (Villela & Proctor 2002) ou com características auto-ecológicas de tais espécies, como baixa taxa de predação de sementes e herbivoria (Hart *et al.* 1989; Connell & Lowman 1989; Nascimento & Proctor 1996; Nascimento & Proctor 2001); presença de ectomicorrizas (Connell & Lowman 1989); produção maciça de sementes (Marimom & Felfili 2006); produção de compostos alelopáticos (Villela & Proctor 1999).

A menor umidade do solo e coloração alaranjada na Floresta de Maria-Preta, características que diferiram daquelas observadas na Floresta Estacional Semidecídua, são indicativos de que esta fisionomia pode estar localizada em uma mancha de solo diferente, como por exemplo, um solo com baixos valores nutricionais. Com isso, supõe-se que o solo pode ser o fator restritivo para o estabelecimento de espécies arbóreas, de modo que poucas espécies conseguem tolerar a baixa umidade do solo e possíveis déficits nutricionais. Por outro lado, pode-se supor também que a presença de maria-preta é o fator que inibe o estabelecimento de outras espécies. A ausência de correlação entre a abundância de indivíduos de maria-preta e a umidade do solo indica que aparentemente a espécie não influencia os níveis de umidade do solo, devido a uma possível maior taxa de evapotranspiração apresentada por esta espécie. A igualdade na estrutura da comunidade e na abundância de árvores entre a Floresta de Maria-Preta e a Floresta Estacional Semidecídua indica que a espécie em questão também não influenciou tais parâmetros da comunidade. Considerando as características da maria-preta, observou-se que esta ocorre em locais com diferentes situações de umidade do solo (Ivanauskas & Rodrigues 2000, Daniel & Arruda 2005), indicando que a espécie tolera diversas condições hídricas de solo. A tolerância por diferentes tipos de solo também foi observada para a espécie monodominante *Peltogyne gracilipes* (Fabaceae, Caesalpinioideae) na região amazônica (Nascimento *et al.* 1997;

Villela & Proctor 1999). Com isso, há maiores evidências de que o solo seja o fator restritivo para o estabelecimento de muitas espécies arbóreas nesta fisionomia e que a espécie em questão tolere tais condições estressantes. De qualquer forma, são necessários estudos posteriores, principalmente de caráter experimental, para avaliar quais os fatores associados com a monodominância.

A camada de serapilheira está relacionada com a composição das espécies presentes no local, a incidência de vento, o deslocamento da serapilheira para locais externos à sua produção e com a taxa de decomposição da serapilheira (Facelli & Pickett 1991). A tendência de menor profundidade de serapilheira encontrada na Floresta Paludosa pode estar associada com a taxa de decomposição de serapilheira mais rápida do que florestas não alagadas (Day 1983); com a remoção de serapilheira para outros locais, devido ao escoamento da água pelos canais.

Lianas são um importante componente estrutural em florestas tropicais (Schnitzer & Bongers 2002). Em um trecho de Floresta Estacional Semidecídua na área de estudo, Morellato & Leitão-Filho (1996) encontraram 136 espécies de lianas, enquanto o número de espécies arbustivo-arbóreas foi 130. Na Reserva de Santa Genebra tem-se observado um aumento da abundância de lianas ao longo dos anos (Morellato & Leitão-Filho 1995) e em uma área que foi queimada há 26 anos, o processo de regeneração florestal tem sido lento, principalmente em função da elevada abundância de lianas (Rozza 2003; Farah 2003). Nesta área foram executadas práticas de manejo (corte de lianas) e observou-se que após o corte, o processo de regeneração florestal era acelerado (Rozza 2003; Farah 2003). No caso de áreas maduras, como as amostradas neste estudo, lianas podem produzir um excessivo peso para as árvores, aumento o risco de mortalidade destas, podendo se constituir em um fator de degradação por si só (Tabanez & Viana 2000).

Escala Local

A heterogeneidade espacial dos descritores analisados na escala local, encontrada em todas as fisionomias, mesmo para áreas próximas, indica que dentro de uma mesma fisionomia as espécies vegetais encontrarão condições ambientais diversificadas, que podem inibir ou favorecer o estabelecimento e desenvolvimento de tais espécies.

A variação local na distribuição de luz em todas as fisionomias pode estar associada com diferenças na abundância e distribuição de espécies decíduas e semidecíduas na floresta. Florestas Estacionais Semidecíduas apresentam de 20 a 50% de suas espécies decíduas ou semidecíduas, isto é, espécies que perdem total ou parcialmente suas folhas durante a estação seca, permitindo assim maior entrada de luz no sub-bosque da floresta (IBGE 1993). No caso da área de estudo, as espécies decíduas e semidecíduas correspondem a 55,6% das espécies arbóreas (Morellato 1995). No período de queda das folhas, os níveis de luminosidade abaixo das copas de espécies decíduas podem ser sete vezes maiores do que abaixo das copas de espécies perenifólias (Gandolfi 2000). Portanto, áreas com maior número de espécies decíduas e semidecíduas podem atuar como clareiras temporárias, permitindo assim uma maior entrada de luz nos estratos inferiores da floresta. Além disso, as variações na distribuição de luz podem estar associadas com diferenças entre as espécies decíduas e semidecíduas no período de deciduidade das folhas.

A heterogeneidade espacial da umidade do solo na Floresta Paludosa na escala local pode estar associada com variações espaciais do alagamento, como o nível e afloramento do lençol freático, calha, volume e velocidade da água (Rodrigues 1982). Além da heterogeneidade espacial da umidade do solo, a Floresta Paludosa exibiu heterogeneidade temporal, apresentando diminuição dos locais alagados e aumento de locais bem drenados (Souza & Martins 2005). A presença de áreas com valores de umidade do solo iguais às outras fisionomias indica que há locais na Floresta Paludosa, pelo menos no período seco, com condições de umidade do solo similares às fisionomias mais secas, que podem atuar como

locais adequados para a germinação e estabelecimento de espécies que não toleram o alagamento. Mas, são necessárias análises temporais mais detalhadas, a fim de avaliar a dinâmica do alagamento, em diferentes pontos da Floresta Paludosa, e como tal variação temporal influencia nas taxas de germinação e estabelecimento das espécies arbóreas.

No estudo observou-se que as áreas mais próximas à borda do fragmento, cerca de 10-30 m da borda, exibiram elevada cobertura por lianas, além de maior taxa de danos às árvores, presença de várias árvores tombadas, e maior número de árvores com rebrotas do que outras áreas. Tais fatores podem estar associados com os efeitos da fragmentação florestal, como os efeitos de borda que incluem alterações abióticas (aumento da incidência de vento, luminosidade, temperatura) e alterações bióticas (modificação da composição e estrutura da comunidade arbórea, aumento da incidência de lianas e de espécies exóticas, entre outros) (Murcia 1995).

Escala microlocal e relação entre os descritores ambientais

A heterogeneidade ambiental em escala microlocal é relacionada com variações espaciais de locais adequados para a germinação e estabelecimento de espécies de plantas (Hutchings 1997). Neste estudo foram encontrados padrões variados de distribuição espacial dos descritores ambientais na escala microlocal. Além disso, padrões de distribuição dos descritores ambientais similares em diferentes fisionomias não necessariamente estão relacionados com os mesmos processos, e por isso, em alguns casos, são discutidos em separado, de acordo com a fisionomia.

A distribuição aleatória da abertura do dossel, encontrada na maioria das áreas indica que a luz é um recurso imprevisível em pequenas escalas (Souza & Martins 2005). Tal imprevisibilidade pode estar condicionada a uma série de fatores, como a composição das espécies, principalmente as decíduas e semidecíduas (Bianchini *et al.* 2001), composição e estrutura dos estratos inferiores (Nicotra *et al.* 1999), arquitetura e formato das copas (Nicotra *et al.* 1999) e cobertura de lianas sobre as árvores. No

estudo observou-se que muitas parcelas com elevada cobertura de lianas apresentaram baixos valores de abertura do dossel exibindo, em muitos casos, dossel praticamente ausente, mas com árvores no sub-bosque cobertas por lianas. Com isso, a utilização apenas de medidas de abertura do dossel, para investigação do grau de perturbação de florestas deve ser feita com cautela e, se possível, conjuntamente com outras medidas.

No caso da Floresta Paludosa, além dos fatores citados, a distribuição espacial aleatória da luz pode estar associada com a imprevisibilidade da microtopografia presente na Floresta Paludosa. Em regiões onde os canais de água sejam mais extensos, inclusive formando pequenas poças, possivelmente a abertura do dossel é mais elevada do que em regiões não alagadas. Outro fator que pode estar associado com a heterogeneidade espacial da luz na Floresta Paludosa é a composição da comunidade arbórea. Um exemplo que explicita a relação entre a abertura de luz e a composição da comunidade é a correlação positiva encontrada entre a abertura do dossel e a abundância de palmitos, observada em FP2. Nesta área, o dossel é composto basicamente por palmitos. A arquitetura das palmeiras e o formato das folhas podem influenciar na entrada de luz para o sub-bosque, pois há incidência de luz entre as folhas e a copa dos indivíduos desta espécie. Com isso, tal dossel apresenta zonas extensas de luz, diferente de um dossel composto por espécies dicotiledôneas, onde se verifica maior sobreposição das copas.

A contribuição sobre a produção de serapilheira pode ser dada por diferentes formas de vida. As correlações positivas encontradas entre a profundidade da camada de serapilheira e a cobertura de lianas, assim como entre a profundidade de serapilheira e a cobertura de bambus, indicam que lianas e bambus apresentam grande contribuição para a formação da camada de serapilheira.

Em geral, os estudos têm encontrado grande heterogeneidade na distribuição da serapilheira no solo (Santos & Válio 2002), inclusive em escalas menores do que um metro (Molofsky & Augspurger 1992). Contudo, a presença de autocorrelação em pequena escala pode estar relacionada com a distribuição agregada de algumas espécies decíduas e semidecíduas, tanto no dossel como no sub-

bosque. Além disso, observou-se maior quantidade de serapilheira em clareiras de árvores caídas recentemente, de modo que tais perturbações naturais também podem ter influenciado na agregação na escala microlocal.

A correlação positiva entre o grau de quebras dos ramos de árvores e o grau de cobertura de lianas, encontrada em áreas de todas as fisionomias, reforça a hipótese de que o excessivo peso das lianas sobre as árvores pode aumentar a incidência de danos às árvores, afetando negativamente o crescimento de espécies arbóreas (Putz 1984, Stevens 1987), e retardando o recrutamento de indivíduos jovens para a fase adulta (Fonseca 2001). Contudo, são necessários estudos experimentais a fim de verificar relações de causa e efeito, pois pode-se supor também que as lianas infestem, com maior intensidade, árvores que já apresentavam maior taxa de danos, devido a outros fatores, como degradação natural dos ramos. Além disso, são necessários estudos de campo e experimentais, a fim de avaliar como diferentes espécies arbóreas são afetadas pela cobertura de lianas, devido à características das árvores, como formato da copa, propriedades físicas da madeira - como densidade e elasticidade - assim como características das lianas, como forma de ligação à árvore. Ressalta-se que as correlações positivas entre o grau de cobertura de lianas e o grau de quebras de ramos foram verificadas em geral em áreas com baixa cobertura de lianas (FES1-2 e MP1) ou com densidade elevada de palmitos (FP1 e FP2). Para a maioria das áreas não se verificou a correlação discutida, pois as lianas estão presentes em elevada abundância em praticamente toda sua extensão, principalmente nas áreas da Floresta Estacional Semidecídua, o que pode ter mascarado a relação entre o grau de cobertura de lianas e a taxa de danos às árvores.

No caso dos palmitos, assim como em outras palmeiras, as características do tronco e da copa dificultam a infestação por lianas (Schnitzer & Bongers 2002) e, com isso, observou-se que em parcelas onde havia alta abundância de palmitos, as outras espécies arbustivo-arbóreas exibiram maior cobertura de lianas. Tal resultado evidencia que em regiões onde há maior ocorrência de palmeiras, as

árvores de outras espécies podem ser sobrecarregadas de lianas, o que pode induzir à maior taxa de danos a essas árvores.

A distribuição agregada de bambus, observada em todas as escalas de estudo, pode estar relacionada com as estratégias reprodutivas de bambus. Em geral, bambus ocupam clareiras e se reproduzem vegetativamente, pois demoram longos períodos para produzirem estruturas florais e, logo depois, morrem (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Com isso, bambus colonizam novas áreas através da expansão dos rizomas e podem ser associados negativamente com espécies arbustivas e arbóreas (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Tabarelli & Mantovani 2000; Ferraz 2004), possivelmente devido à competição por recursos e espaço com tais espécies (Oliveira-Filho *et al.* 1994). A correlação negativa entre a abundância de árvores e a cobertura de bambus em uma área da Floresta Estacional Semidecídua é um indicativo de que bambus podem influenciar negativamente a comunidade arbórea. Contudo, são necessários estudos considerando indivíduos jovens de espécies arbustivo-arbóreas sob diferentes graus de cobertura de bambus para se avaliar o efeito dos bambus sobre a regeneração de tal comunidade.

O padrão espacial de árvores é o resultado conjunto da distribuição de espécies individuais (Crawley 1997b). A distribuição espacial da comunidade arbórea pode ser tanto um produto de padrões espaciais agregados, como foi o caso do palmito, como de distribuições espaciais aleatórias. A distribuição espacial aleatória de árvores, assim como a grande variabilidade da estrutura da comunidade arbórea na escala microlocal, encontrada para a maioria das áreas, indica que árvores do dossel e sub-bosque fornecem condições ambientais diversificadas para os indivíduos que regeneram abaixo de suas copas na escala microlocal. Espécies do dossel podem atuar como filtros ecológicos, através da facilitação ou inibição da germinação e estabelecimento de indivíduos sob suas copas, o que pode estar associado com a manutenção da diversidade em florestas tropicais (Souza 2007).

A detecção de padrões de distribuição dos descritores ambientais em diferentes escalas indica que padrões ambientais em pequenas escalas podem influenciar padrões em escalas mais amplas, como

no caso da variação microlocal da umidade do solo na Floresta Paludosa, que determinou a grande amplitude de variação deste descritor na fisionomia em questão. A grande variabilidade espacial na distribuição dos fatores ambientais dentro de todas as fisionomias, em alguns casos com áreas de diferentes fisionomias mais semelhantes entre si, do que com áreas da mesma fisionomia, indicam que os habitats em questão fornecem um amplo espectro de condições ambientais, que podem ser similares entre si. A elevada heterogeneidade ambiental encontrada em todas as fisionomias, assim como a presença de espécies que se estabelecem em uma ampla gama de condições ambientais, pode ser um dos mecanismos relacionados com a não preferência por um habitat específico, observado para um grande número de espécies em florestas tropicais.

Referências Bibliográficas

- Bianchini, E., Pimenta, J.A. & Santos, F.A.M. (2001). Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semideciduous forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44: 269-276.
- Cielo-Filho, R.; Gneri, M.A. & Martins, F.R. (2007). Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a seasonal semideciduous forest in SE Brazil. *Plant Ecology* 190: 189-203.
- Clark, D.B & Clark, D.A. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55: 225-230.
- Clark, D.A.; Clark, D.B.; Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Crawley, M.J. (1997a). Life history and environment. In: (Crawley, M.J. ed.). *Plant Ecology*. 2^a ed. Blackwell Science, Oxford, pp 73-131.
- Crawley, M.J. (1997b). The structure of plant communities. In: (Crawley, M.J. ed.). *Plant Ecology*. 2^a ed. Blackwell Science, Oxford, pp 475-531.
- Connell, J.H. & Lowman, M.D. (1989). Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist* 134: 88-119.
- Dale, M.R.T. (1999). *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Daniel, O. & Arruda, L. (2005). Fitossociologia de um fragmento de floresta estacional semidecidual aluvial às margens do rio Dourados, MS. *Scientia Forestalis* 68: 69-86.
- Davies S.J., Palmiotto P.A., Ashton P.S., Lee H.S. & Lafrankie J.V. (1998). Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662–673.
- Datta, S.C. & Chatterjee, A.K. (1980). Allelopathic potential of *Polygonum orientale* in relation to germination and seedling growth of weeds. *Flora* 169: 459-465.
- Day, F.P. (1983). Effects of flooding on leaf litter decomposition in microcosms. *Oecologia* 56: 180-184.
- Decreto Federal nº 91.885 (1985). Diário Oficial da União, Brasília.
- Deslow, J.S. (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (suppl.): 47-55.
- Deslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.

- Dillenburg, L.R.; Whigham, D.F. Teramura, A.H. & Forseth, I.N. (1993). Effects of below and aboveground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quiquefolia* on the growth of tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* 93: 48-54.
- Doak, D.; Pollock, J.; Rose, A.; Knowlton, J.; Booth, M. & Parker, I (2006). Statistical/Modeling tools for design and analysis of conservation monitoring data. Depart of Ecology and Evolut. Biology UC Santa Cruz. <http://bio.research.ucsc.edu/people/doaklab/natconserv/index.html>. Citado em 17 de outubro de 2006.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- Farah, F.T. (2003). Favorecimento da regeneração de um trecho degradado de floresta estacional semidecidual. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Ferraz, D.K. (2004). Ecologia de populações de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) na reserva florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Fonseca, M.G (2001). Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no município de Campinas, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0. Imaging software extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gandolfi, S. (2000). História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Hart, T.B.; Hart, J.A. & Murphy, P.G. (1989). Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* 133: 613-633.
- Hutchings, M.J. (1997). The structure of plant populations. In: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. 2^a ed. Oxford Blackwell, Oxford, pp. 325-358.
- IBGE (1993). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Mapa da vegetação do Brasil. Rio de Janeiro.
- Ivanauskas, N.M.; Rodrigues, R.R. & Nave, A.G.(1997). Aspectos ecológicos de um trecho de floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 139-153.

- Ivanauskas, N.M. & Rodrigues, R.R. (2000). Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 291-304.
- Kozlowski, T.T. (1984). *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando.
- Legendre, P. & Fortin, M.-J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Leitão-Filho, H.F. (1995). A vegetação da reserva de Santa Genebra. Em: Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (eds). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 97-136.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Li, H. & Reynolds, J.F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284.
- Marimon, B.S. & Lima, E.S. (2001). Caracterização fitofisionômica e levantamento florístico preliminar no Pantanal dos rios Mortes Araguaia, Cocalinho, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 15: 213-229.
- Marimon, B.S. & Felfili, J.M. (2006). Chuva de sementes em uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. em uma floresta mista adjacente no Vale do Araguaia, MT, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 20: 423-432.
- Marques, M.C.M. & Joly, C.A. (2000). Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 107-112.
- Mc Gill, R., Tukey, J.W. & Larsen, W.A. (1978). Variations of Box Plots. *The American Statistician* 32: 12-16.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992). The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Morellato, P.C. (1995). As estações do ano na floresta. Em: Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (eds). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 37-41.
- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (1996). Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (1995). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas.
- Morin, P.J. (1999). *Community Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

- Nascimento, M.T. & Proctor, J. (1996). Seed attacks by beetles and leaf-cutter ants on *Peltogyne gracilipes* Ducke (Caesalpinaceae) on Maracá Island, Brazilian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 12: 723-727.
- Nascimento, M.T. & Proctor, J. (2001). Leaf herbivory on three species in a monodominant and two other *terra firme* forests on Maraca Island, Brazil. *Acta Amazônica* 31: 27-38.
- Nascimento, M.T.; Proctor, J. & Villela, D.M. (1997). Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 54: 1-38.
- Nave, A.G. 1999. Determinação de unidades ecológicas num fragmento de floresta nativa, com auxílio de sensoriamento remoto. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz, Piracicaba, SP.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L & Iriarte, S.V.B (1999). Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nuñez-Farfán, J. & Dirzo, R. (1988). Within-gap heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-284.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. (1994). Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous Forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113: 99-124.
- Oliveira-Filho, A.T.; Curi, N.; Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. (2001). Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 58: 139-158.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.; Silman, M.R. & Nuñez, P. (1999). Tree species distributions in a upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Portela, R.C.Q. (2002). Estabelecimento de plântulas e jovens de espécies arbóreas em fragmentos florestais de diferentes tamanhos. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Putz, F.E. (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Ricklefs, R.E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 111: 376-381.
- Rodrigues, R.R. (1982). Análise de um remanescente de vegetação natural às margens do rio Passa Cinco, Ipeúna, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Rosenberg, M.S. (2001). Passage: Pattern analysis, spatial statistics, and geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.
- Rozza, A.F. (2003). Manejo e regeneração de trecho degradado de floresta estacional semidecidual: Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Santos, S.L. & Válio, I.F.M. (2002). Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 89-92.
- Scariot, A. (2000). Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32: 662-669.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223-230.
- Shepherd, G.J. (2004). Fitopac 1.6. Manual do usuário. Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2004). Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research* 19: 521-532.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2005). Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180:161-173.
- Souza, F.M. (2007). Associações entre as espécies arbóreas do dossel e do subosque em uma Floresta Estacional Semidecidual. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- SPSS, INC (2000). SYSTAT version 10.2, standard version. SPSS, Inc. Chicago.
- Stevens, G.C. (1987). Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.
- Svenning, J.C. (2000). Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32: 252-261.
- Tabanez, A.A.J. & Viana, V.M. (2000). Patch structure within Brazilian Atlantic Forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32: 925-933.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. (2000). Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- ter Braak, C.J.F. (1995). Ordination. In: Jongman, R.H.G.; ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Toniato, M.T.Z.; Leitão-Filho, H.F. & Rodrigues, R.R. (1998). Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 197-210.

- Trichon, V.; Walter, J.-M.N. & Laumonier, Y. (1998). Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.; Rincón, E.; Sanchez-Coronado, M.E.; Huante, P.; Toledo, J.R. & Barradas, V.L.(1990). Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Villela, D.M. & Proctor, J. (1999). Litterfall mass, chemistry and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Biotropica* 31: 198-211.
- Villela, D.M. & Proctor, J. (2002). Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 34: 334-347.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey.

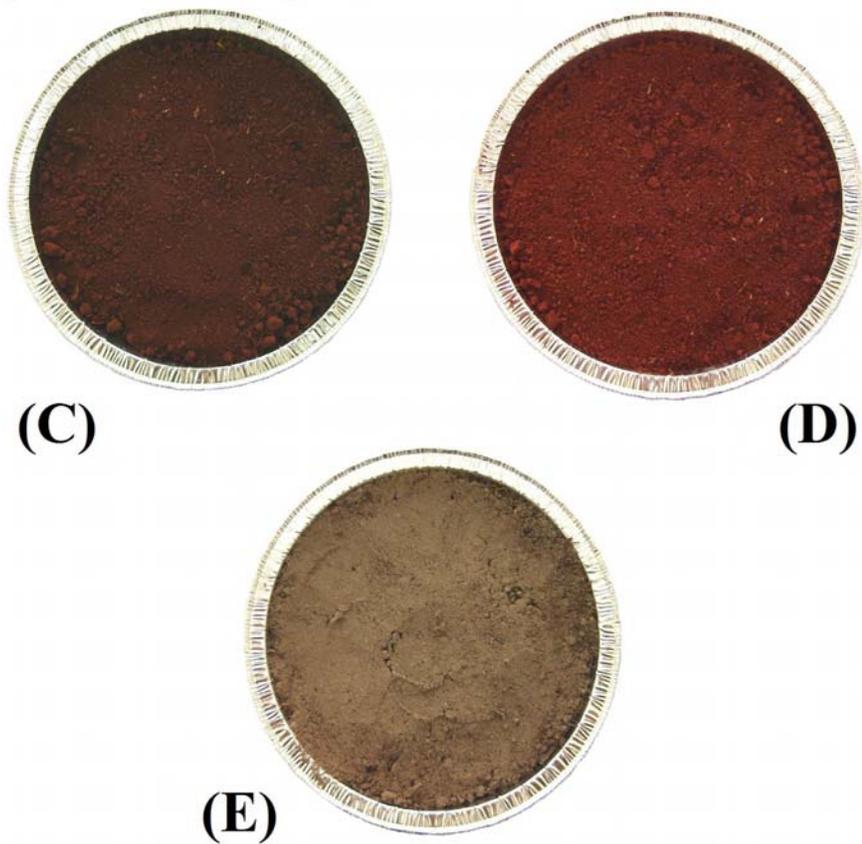
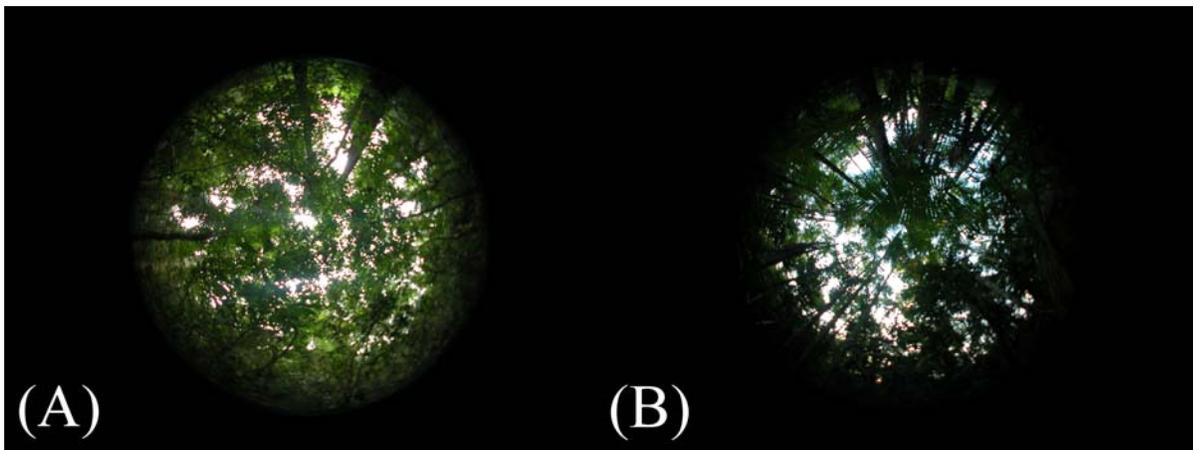


Figura 1. Imagens de algumas medidas ambientais avaliadas. Fotos hemisféricas da abertura do dossel composto majoritariamente por espécies dicotiledôneas (A) e dossel composto predominantemente por palmitos (B). Amostras de solo da Floresta Estacional Semidecídua (C), Floresta de Maria-Preta (D) e Floresta Paludosa (E).

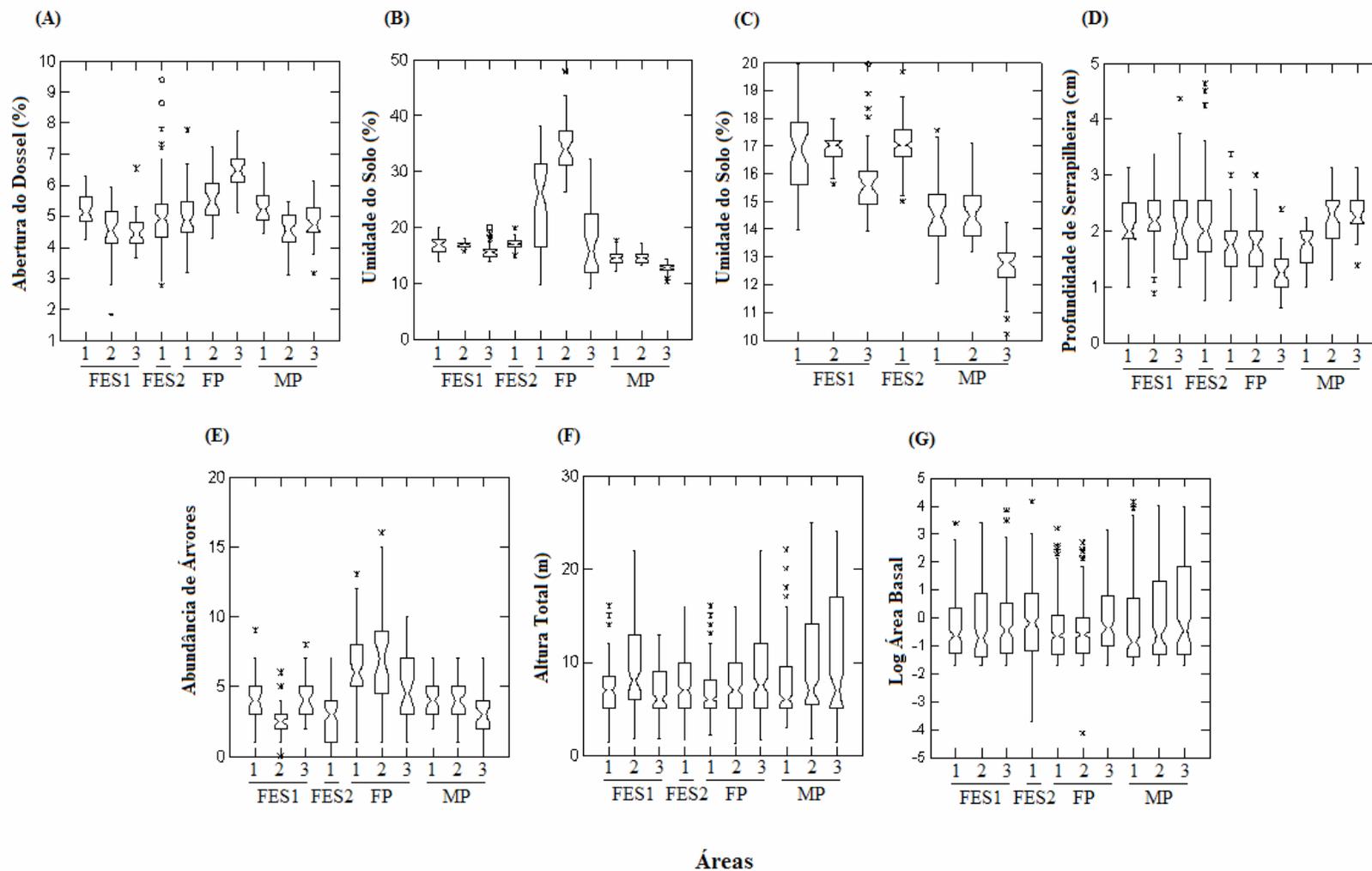


Figura 2. Distribuição das medidas quantitativas nas áreas de todas as fisionomias avaliadas. FES1-i, FPi e MPi representam áreas da Floresta Estacional Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 = Floresta Estacional Semidecídua 2. (A) Abertura do dossel; (B) Umidade do solo; (C) Detalhe da umidade do solo nas Áreas da Floresta Estacional Semidecídua (FES) e da Floresta de Maria-Preta (MP); (D) Profundidade da camada de serapilheira (cm); (E) Número de árvores com PAP ≥ 15 cm, por parcela; (F) Altura total das árvores; (G) Log da área basal das árvores, medida em cm^2 (Log usado devido à grande amplitude de variação dos dados). O box-plot representa a mediana, os quartis e valores máximos e mínimos. Os asteriscos indicam valores acima/abaixo do limite dos dados. A sobreposição dos intervalos de confiança indica igualdade entre as áreas.

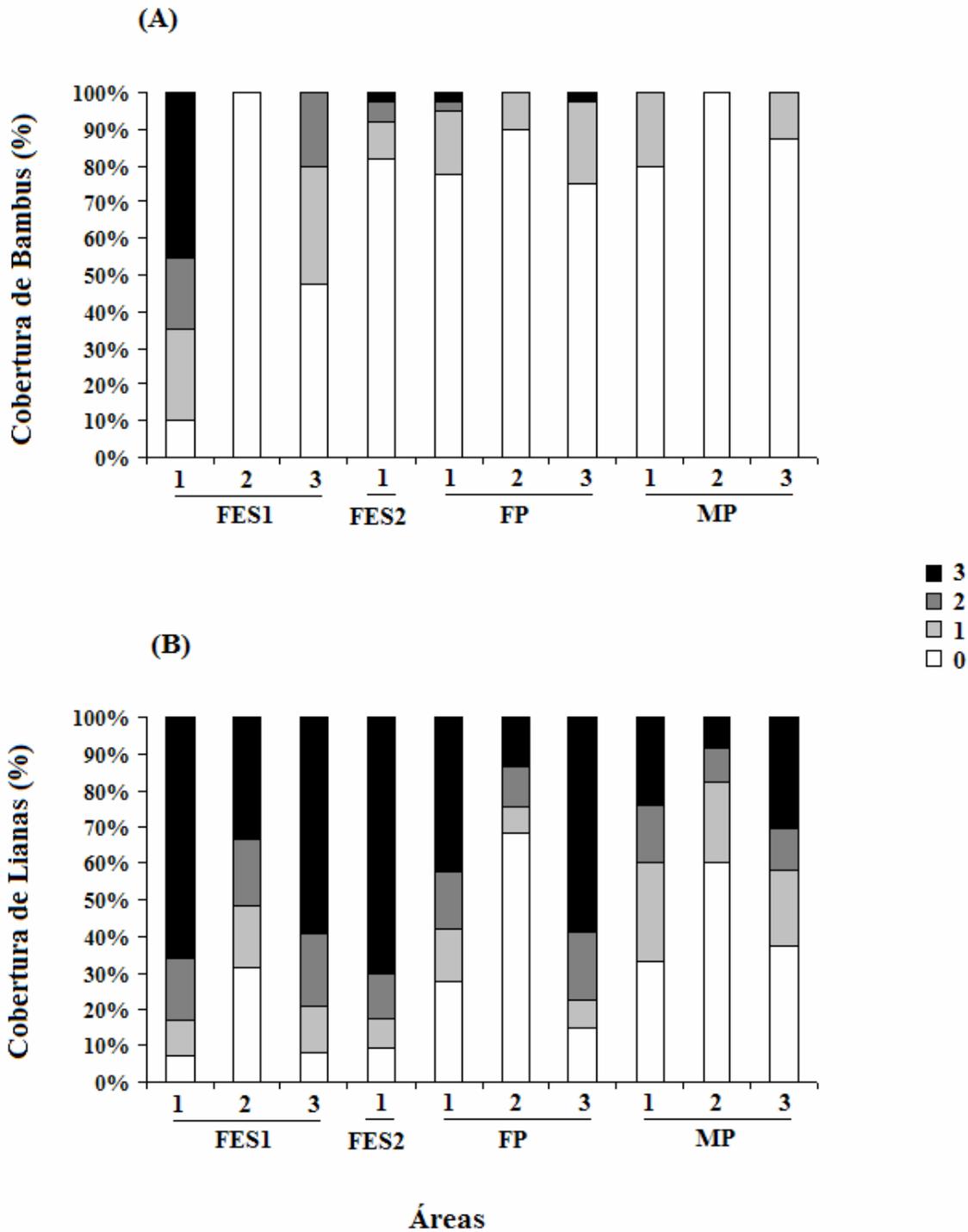


Figura 3. Distribuição das medidas semi-quantitativas avaliadas no estudo, indicando a variação das classes de cobertura de bambus por parcela (A) e a porcentagem de indivíduos em cada classe de cobertura de lianas (B). 0, 1, 2 e 3, que correspondem a 0-25%, >25-50%, >50-75%, e acima 75% da cobertura ou cobertura das medidas avaliadas. FES1-i, FPi e MPi representam áreas da Floresta Estacional Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 = Floresta Estacional Semidecídua 2.

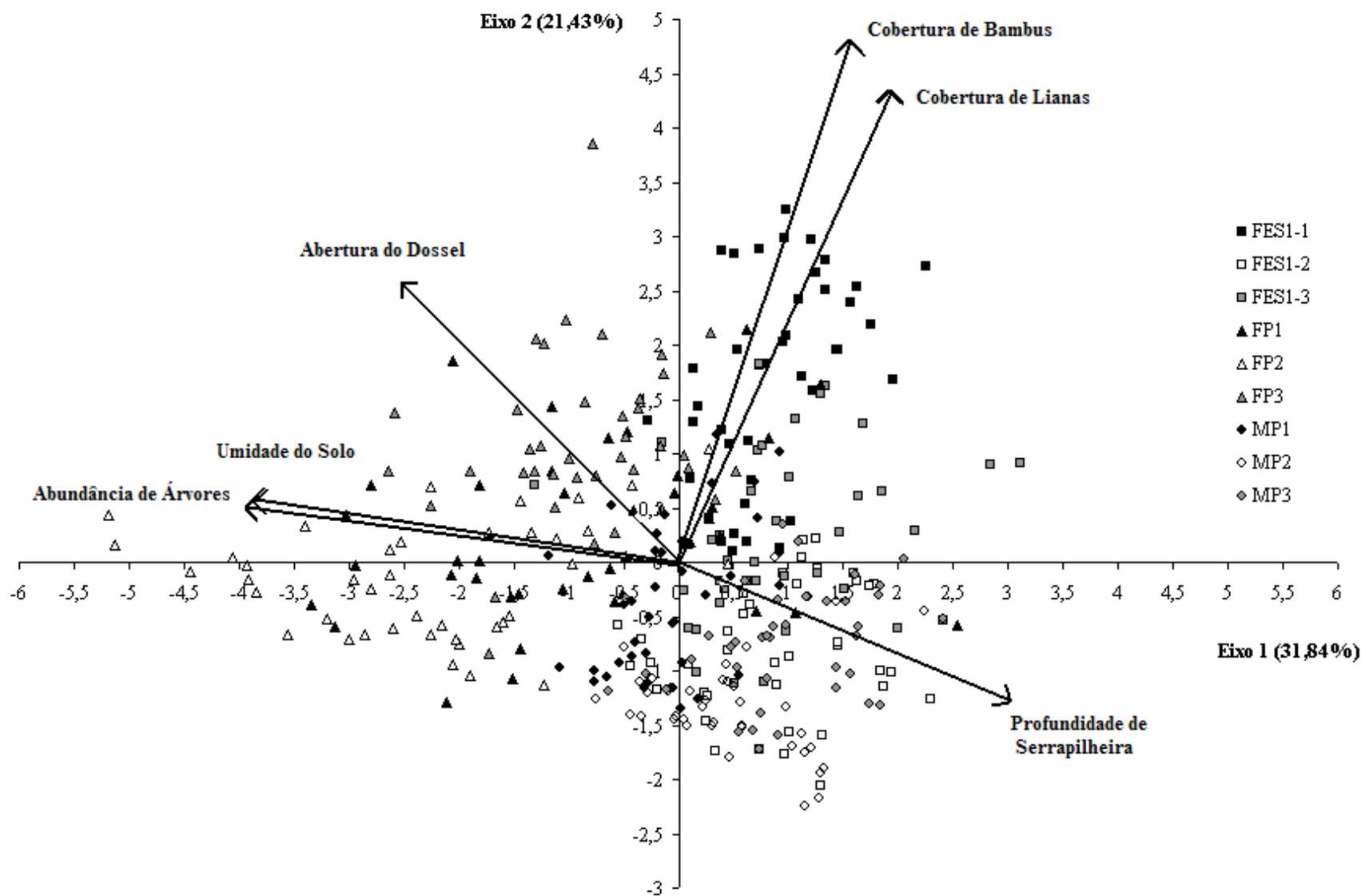


Figura 4. Biplot de ordenação produzido pela análise de componentes principais (PCA), usando dados de 360 parcelas e seis variáveis ambientais. Quadrados indicam áreas da Floresta Estacional Semidecídua 1, triângulos representam áreas da Floresta Paludosa e círculos indicam áreas da Floresta de Maria-Preta.

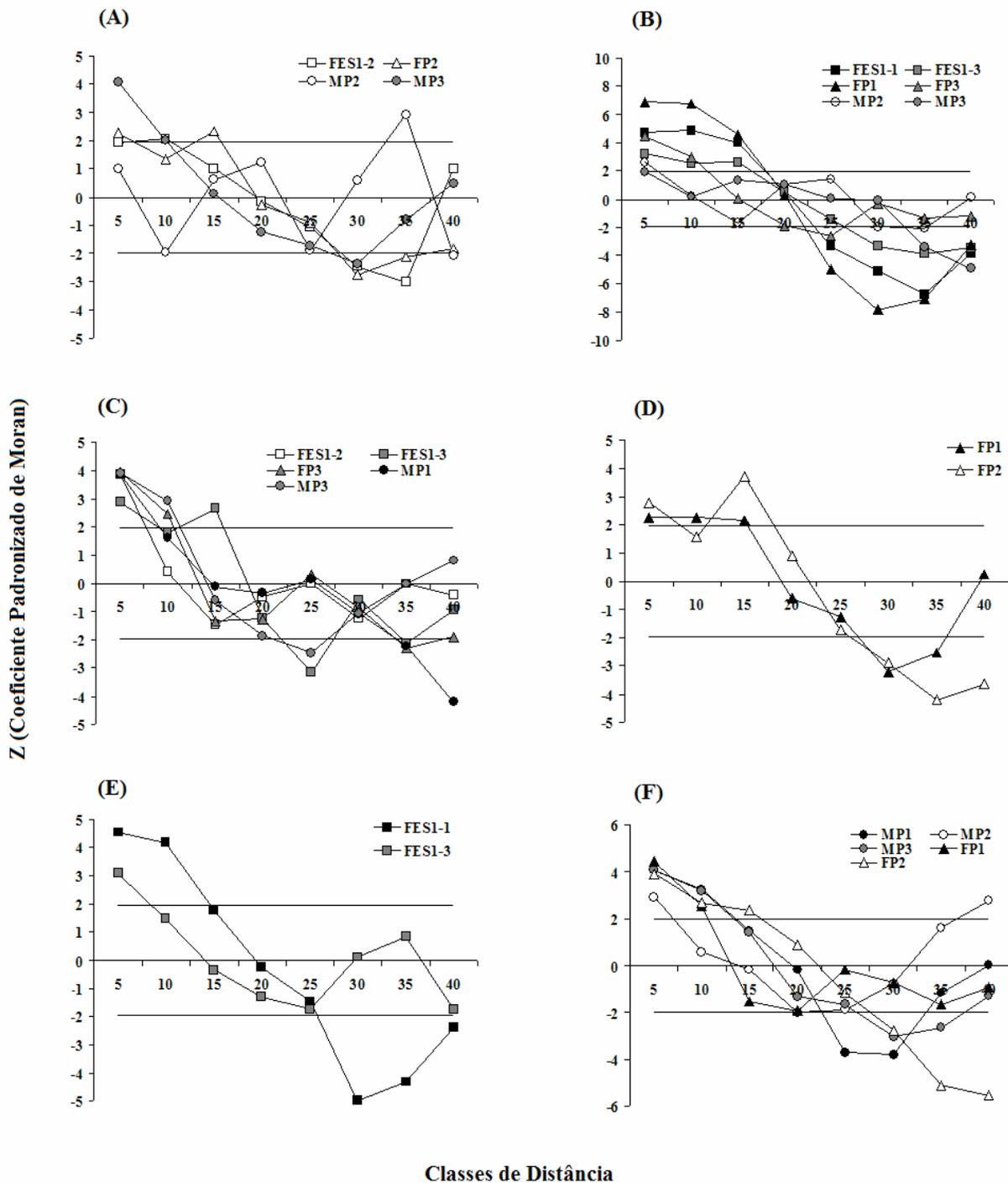


Figura 5. Distribuição espacial da abertura do dossel (A), umidade do solo (B), profundidade de serapilheira (C), abundância de árvores (D), cobertura de bambus (E) e cobertura de lianas (F), considerando classes de distância entre as parcelas. Os valores entre as linhas indicam padrão aleatório para classes de distância individuais. São mostrados apenas os correlogramas significativos, considerando a correção de Bonferroni. FES1-i, FPi e MPi representam áreas de Floresta Estacional Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente.

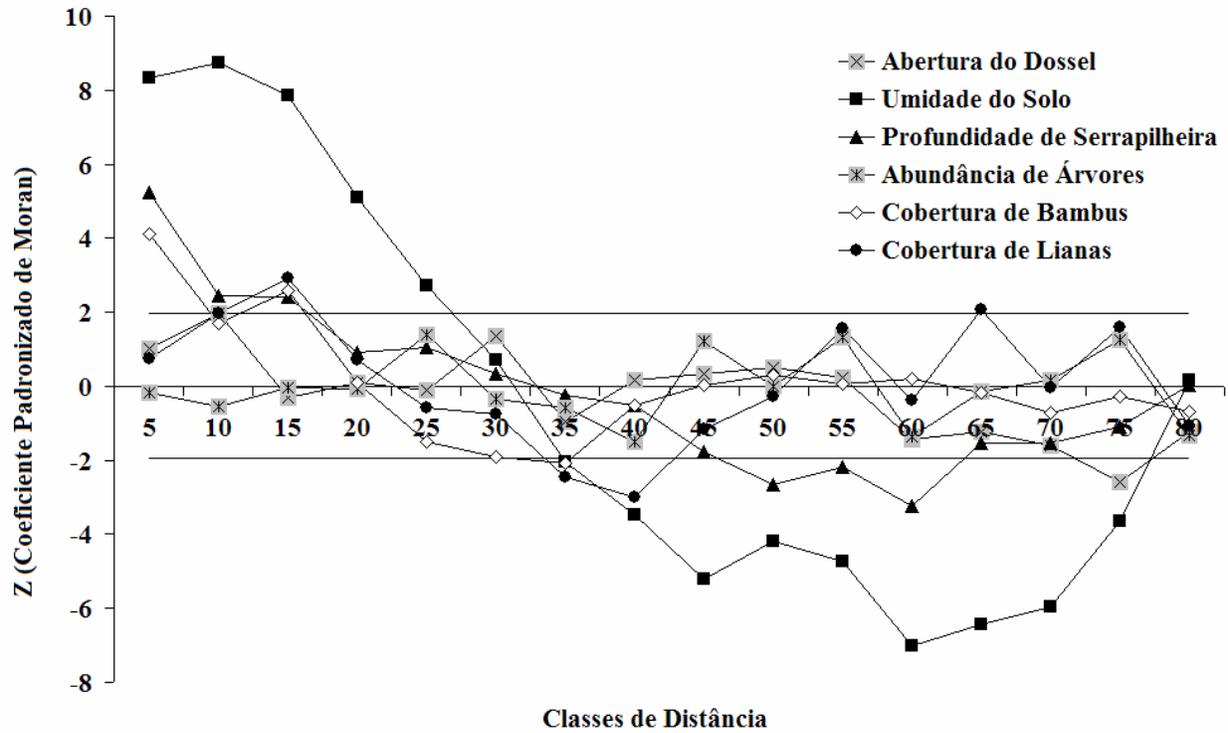


Figura 6. Distribuição espacial de descritores ambientais na área da Floresta Estacional Semidecídua 2 (FES2) de 0,3 ha. Os descritores com símbolos em cinza representam correlogramas não significativos, indicando padrão aleatório de distribuição. Os valores entre as linhas indicam padrão aleatório para classes de distância individuais.

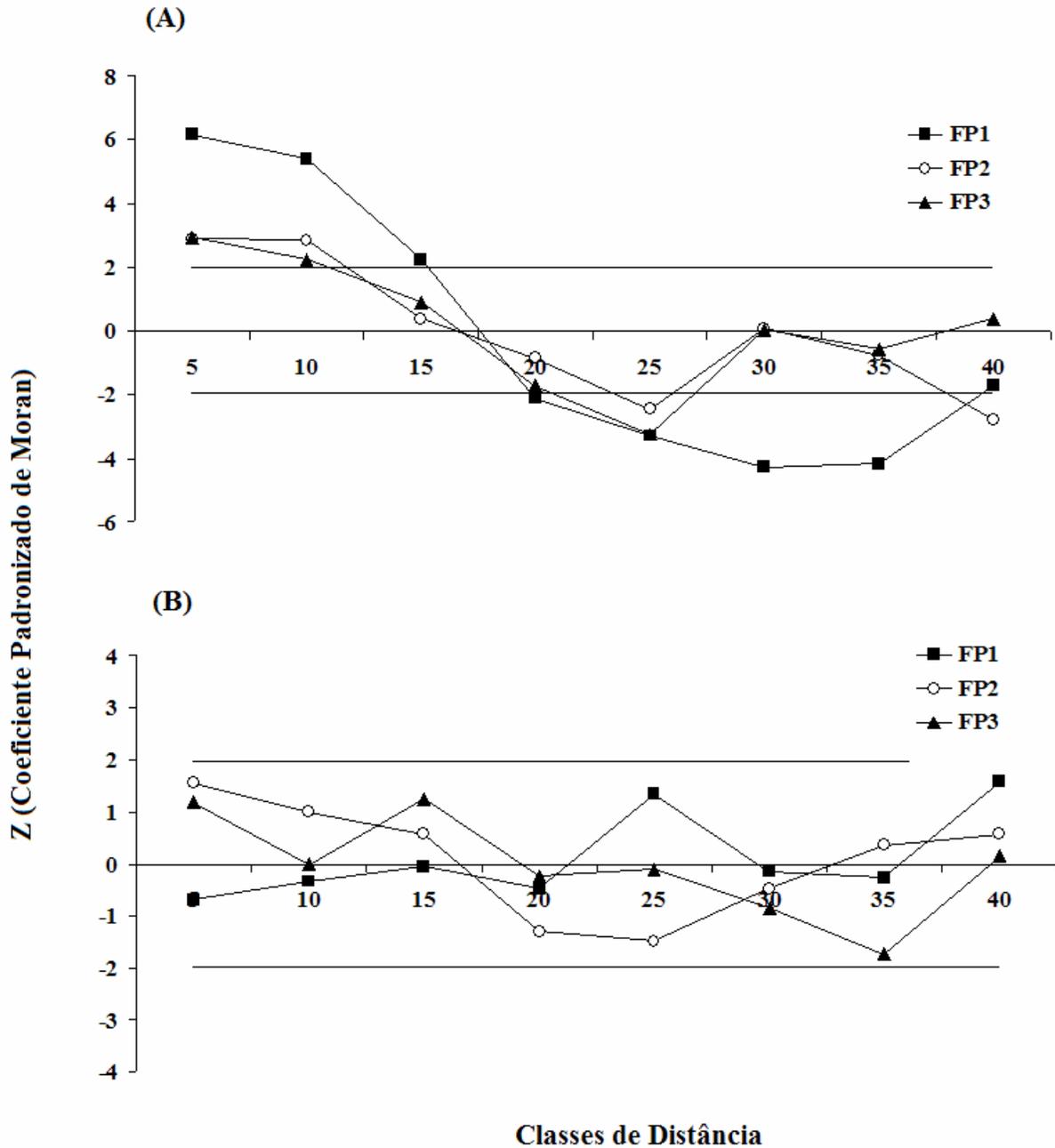


Figura 7. Representação da distribuição espacial de indivíduos de palmitos (a) e árvores de outras espécies (b) nas áreas da Floresta Paludosa. Os valores entre as linhas indicam padrão aleatório para classes de distância individuais.

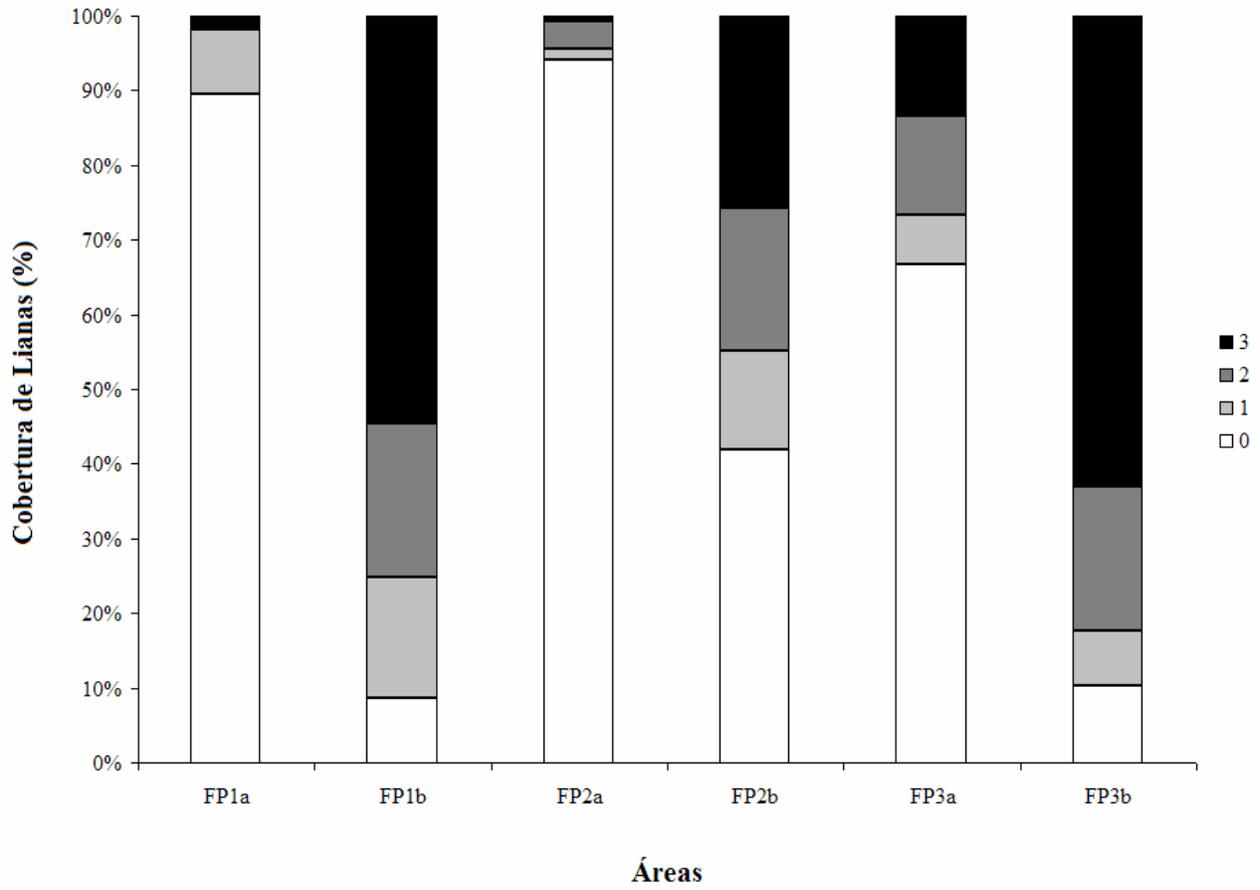


Figura 8. Distribuição da cobertura de lianas sobre os palmitos (a) e sobre as outras árvores (b) nas áreas da Floresta Paludosa (FP).

Tabela 1. Descrição das áreas em termos de parâmetros da comunidade arbórea com PAP ≥ 15 cm. FES1-i, FPI e MPi representam áreas de Floresta Estacional Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 = Floresta Estacional Semidecídua 2.

Áreas	Características da comunidade arbustivo-arbórea (altura do dossel, espécies mais comuns)	Abundância de Árvores	% de Árvores Mortas	% de Rebrotos
FES1-1	Dossel de 10-15 m. <i>Croton</i> sp. (25%)	168	21 (12%)	26 (15%)
FES1-2	Dossel de 15-20 m. <i>Pachystroma longifolium</i> (23%) e <i>Piptadenia gonoacantha</i> (12%)	98	5 (5%)	7 (7%)
FES1-3	Dossel de 10-15 m. <i>Croton</i> sp. (43%)	163	15 (9%)	7 (4%)
FES2	Dossel de 10-15 m, com muitas clareiras de 25m ² e 100 ² . <i>Pachystroma longifolium</i> (17%) e <i>Piptadenia gonoacantha</i> (11%)	315	41 (13%)	38 (12%)
FP1	Dossel de 10-15 m com <i>Croton</i> sp. (24%). Sub-bosque: <i>Euterpe edulis</i> (26%).	258	16 (6%)	51 (20%)
FP2	Dossel de 10-15 m com <i>Euterpe edulis</i> (51%). Sub-bosque: <i>Euterpe edulis</i> (46%).	292	18 (6%)	21 (7%)
FP3	Dossel de 10-15 m com <i>Syagrus romanzoffiana</i> (16%). Sub-bosque: <i>Euterpe edulis</i> (11,5%).	195	15 (8%)	11 (6%)
MP1	Dossel de 15-20 m. <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> (38%). Sub-bosque: <i>Actinostemon</i> sp (29%).	165	11 (7%)	12 (7%)
MP2	Dossel de 15-20 m. <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> (82%). Sub-bosque: <i>Metrodorea nigra</i> (21%) e <i>Actinostemon</i> sp. (18%).	154	11 (7%)	7 (4%)
MP3	Dossel de 15-20 m. <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> (78%). Sub-bosque: <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> (15%) e <i>Actinostemon</i> sp (11%).	122	7 (6%)	2 (2%)

Tabela 2. Correlações entre as variáveis analisadas na escala microlocal. AC indica ausência de correlação. (*) indica correlações não avaliadas. FES1-i, FPi e MPi representam áreas de Floresta Estacional Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 = Floresta Estacional Semidecídua 2.

Descritor	Umidade do solo	Camada de Serapilheira	Abundância de árvores	Cobertura de bambus	Cobertura de lianas	Quebra dos ramos
Abertura do dossel	FES2 0,158; p=0,01 MP3 -0,147; p=0,03	AC	FP2 0,337; p<0,00 MP2 -0,110; p=0,04	AC	*	*
Umidade do solo	-	FES2 0,206; p=0,01 FP1 0,106; p=0,05 FP2 -0,118; p=0,05	FES1-1 0,181; p=0,01	*	*	*
Camada de serapilheira	-	-	FP1 0,219; p=0,02	FES1-3 0,116; p=0,05	FES1-1 0,237; p=0,02 FP2 0,204; p=0,01	*
Abundância de árvores	-	-	-	FES1-3 -0,086; p=0,02	*	AC
Cobertura de lianas	-	-	-	AC	-	FES1-2 0,171; p<0,00 FP1 0,236; p<0,00 FP2 0,369; p<0,00 MP1 0,678; p<0,00

Capítulo 2. A ontogenia de *Trichilia* spp. (Meliaceae) em um fragmento florestal no sudeste brasileiro

Resumo

A coexistência de espécies aparentadas filogeneticamente pode estar relacionada com padrões diversificados de ocupação do estrato vertical em florestas, que podem ser expressos pela presença de caracteres ontogenéticos divergentes e por variações de tamanho e relações alométricas entre tais espécies. O objetivo do trabalho foi verificar se há diferenças na ontogenia de espécies do mesmo gênero (*Trichilia*) e a relação da heterogeneidade ambiental com a forma dos indivíduos. Para isso, foram escolhidas três fisionomias florestais em um mesmo fragmento: Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta (Floresta Monodominante). Os descritores ambientais escolhidos foram: descritores abióticos (abertura do dossel, umidade do solo, profundidade da camada de serapilheira) e bióticos (abundância de árvores e cobertura de bambus). Identificaram-se e caracterizam-se quatro estádios ontogenéticos: juvenil, jovem I, jovem II e adulto (fase vegetativa e fase reprodutiva). Como *T. clausenii* apresentou um caracter morfológico adicional foram caracterizados os estádios adulto jovem e adulto maduro (indivíduo com caule descamado). Para todas as espécies, os estádios no início da ontogenia diferiram dos estádios adultos, com relação à altura total e diâmetro do caule e a relação alométrica entre altura e diâmetro. Também se observaram diferenças na ontogenia das espécies. A espécie arbustiva *T. elegans*, por exemplo, apresentou crescimento clonal, grande quantidade de indivíduos reprodutivos ($\frac{1}{4}$ da população), indivíduos no início da ontogenia maiores do que os indivíduos das outras espécies, indicando que espécies do mesmo gênero podem diferir com relação à estratégia de regeneração. Foram detectadas variações morfométricas (altura da primeira ramificação e fuste), mas em geral não houve diferenças na relação altura total e diâmetro do caule, nas diferentes fisionomias, considerando um mesmo estágio ontogenético. Para *T. clausenii* observou-se que indivíduos no início da ontogenia podem apresentar caminhos ontogenéticos divergentes. Em geral, a variação da altura total para indivíduos juvenis não esteve associada com nenhum descritor ambiental específico. Com isso, sugere-se que as espécies analisadas se estabelecem e se desenvolvem de forma similar em florestas com diferentes condições ambientais. Para tais espécies, supõe-se que padrões diversificados de ocupação vertical da floresta através de variações morfológicas e morfométricas entre os estádios ontogenéticos sejam mecanismos importantes para a coexistência das espécies.

Palavras-chave: estádios ontogenéticos; *Trichilia*; heterogeneidade ambiental; coexistência.

Introdução

A ontogenia representa a seqüência de etapas de desenvolvimento de um dado organismo, que vai desde o seu nascimento até a sua morte (Gatsuk *et al.* 1980). Tais etapas de desenvolvimento em plantas são denominadas de estádios ontogenéticos, sendo descritos por caracteres morfológicos e morfométricos (Gatsuk *et al.* 1980). Cada estágio ontogenético que se sucede é caracterizado pelo aparecimento de estruturas que eram ausentes nos estádios precedentes e/ou pelo desaparecimento de descritores presentes nos estádios iniciais de desenvolvimento (Gatsuk *et al.* 1980). Em estudos de ecologia populacional, em geral os indivíduos são classificados de acordo com o tamanho ou a idade (Hutchings 1997). Contudo, indivíduos de uma mesma espécie com o mesmo tamanho, não necessariamente estão na mesma etapa de desenvolvimento, podendo apresentar requerimentos ecológicos distintos (Gatsuk *et al.* 1980).

Características morfométricas, como o tamanho do tronco e da copa e relações alométricas entre tais medidas, freqüentemente têm sido utilizadas para auxiliar na caracterização e divisão dos estádios ontogenéticos (Souza *et al.* 2000; Souza *et al.* 2003; Ferraz 2004; Miranda-Melo 2004; Furtado 2005). A relação alométrica entre a altura e o diâmetro do caule indica a quantidade de suporte que a planta requer, considerando as condições ambientais atuais (Claussen & Maycock 1995). Tal relação pode variar ao longo da ontogenia, de acordo com a história de vida das espécies (O'Brien *et al.* 1995; Sterck & Bongers 1998). A relação entre a altura e o diâmetro de plantas também pode ser descrita em termos da estabilidade mecânica que tal relação alométrica proporciona ao indivíduo. Três modelos teóricos de estabilidade mecânica são conhecidos: modelo de similaridade geométrica, modelo de similaridade elástica e modelo de estresse constante. No modelo de similaridade geométrica, o incremento em altura (H) é acompanhado de um incremento proporcional em diâmetro (D), segundo a relação $D \propto H^1$ (Rich *et al.* 1986). No modelo de similaridade elástica, a altura varia na proporção de $2/3$ do diâmetro, segundo a relação $D \propto H^{3/2}$ (McMahon 1973). No modelo de estresse constante, a altura e o diâmetro

variam de acordo com a relação $D \propto H^2$, de modo que há um maior incremento em diâmetro para equilibrar as pressões causadas por forças laterais, como pelo vento (Dean & Long 1986).

A variabilidade dos fatores ambientais ao longo do tempo e no espaço, definida como heterogeneidade ambiental (Li & Reynolds 1995), pode determinar diferenças nas medidas de tamanho e relações alométricas dentro de um mesmo estágio ontogenético (Gatsuk 1980). A heterogeneidade ambiental pode ser representada pela variação na distribuição de descritores bióticos, como a riqueza e abundância da comunidade (Morin 1999), e por descritores abióticos como luz, atributos do solo, microclima entre outros (Levin 1992).

Padrões diversificados de ocupação vertical do espaço podem ser um dos mecanismos que explicam a coexistência de espécies aparentadas filogeneticamente (Thomas 1996). Estudos apontam que espécies arbóreas da mesma família ou gênero podem diferir em aspectos da forma dos indivíduos, como altura máxima dos indivíduos adultos (Davies *et al.* 1998; Sposito & Santos 2001a), relação altura total e diâmetro do caule (Sposito & Santos 2001a; Costa 2006), padrão arquitetural (Hamilton 1985; Sposito & Santos 2001b; Aiba & Nakashizuka 2005) e alocação de biomassa para as folhas (Aiba & Nakashizuka 2005). Diferenças na forma encontradas para espécies próximas filogeneticamente podem estar associadas com variações na distribuição dos requerimentos ambientais, como luminosidade (Sposito & Santos 2001a; 2001b; Aiba & Nakashizuka 2005).

Com o objetivo de se avaliar a ontogenia de espécies do mesmo gênero (*Trichilia*) e verificar se variações na forma dos indivíduos estão associadas com a heterogeneidade ambiental, são propostas as seguintes questões: (1) quais são, e como são caracterizados os estádios ontogenéticos de quatro espécies do gênero *Trichilia*? (2) Medidas de tamanho do tronco e relações alométricas diferem entre os estádios ontogenéticos de cada espécie? (3) variações morfológicas e morfométricas dentro de um mesmo estágio estão correlacionadas com a heterogeneidade ambiental, considerando a forma dos indivíduos em diferentes fisionomias florestais em um fragmento (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta Monodominante)?

Como a variação de características estruturais entre espécies aparentadas filogeneticamente pode estar associada com a coexistência de tais espécies (Thomas 1996; Aiba & Nakashizuka 2005), espera-se encontrar diferenças entre as espécies em termos dos caracteres morfológicos que determinam as mudanças entre os estádios de desenvolvimento. Além disso, espera-se que ocorram modificações de tamanho e nas relações alométricas ao longo da ontogenia (Sterck & Bongers 1998). A presença de alterações na forma dos indivíduos nas diferentes fisionomias, pode indicar mecanismos de plasticidade fenotípica como resposta a diferentes tipos de habitat.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'S e 47°06'W), localizada no município de Campinas (SP), sudeste do Brasil. O fragmento florestal de 251,77 ha está localizado em zona urbana e apresenta altitudes entre 580-670 m (Leitão-Filho 1995). O clima é classificado como Cwa no sistema de Köppen, com temperatura média anual de 20,6°C e precipitação total anual de aproximadamente 1360 mm, concentrada na estação úmida de novembro a abril (Leitão-Filho 1995). O fragmento é composto principalmente por Floresta Estacional Semidecídua, mas apresenta áreas disjuntas de Floresta Paludosa, em algumas zonas mais baixas, que correspondem a cerca de 15% da área de estudo (Leitão-Filho 1995). Florestas paludosas apresentam microtopografia irregular, com canais de água e áreas mais altas, não alagadas, onde se estabelece a maioria das espécies que consegue tolerar altos níveis de umidade do solo (Ivanauskas *et al.* 1997; Toniato *et al.* 1998; Marques & Joly 2000; Souza & Martins 2005). A área de estudo também apresenta uma floresta monodominante de aproximadamente 0,5 ha. A espécie monodominante no dossel é *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk (Sapindaceae), conhecida como maria-preta, por isso tal floresta foi denominada Floresta de Maria-

Preta (Capítulo 1). Supõe-se que a monodominância na área de estudo esteja associada com características do solo, como menor umidade do solo (Capítulo 1).

Espécies estudadas

O gênero *Trichilia* apresenta 70 espécies, sendo o maior gênero da família Meliaceae no Brasil, com 43 gêneros (Pennington *et al.* 1981). Na área de estudo há registros de ocorrência de seis espécies deste gênero: *T. catigua*, *T. casaretti*, *T. claussenii*, *T. elegans*, *T. hirta* e *T. pallida* (Nave 1999; Morellato 2004). Contudo, *T. casaretti* e *T. hirta* são representadas por poucos indivíduos na área de estudo, não sendo avaliadas neste trabalho. *T. catigua*, *T. claussenii* e *T. pallida* apresentam hábito arbóreo, enquanto que *T. elegans* apresenta hábito arbustivo (Morellato 2004). As espécies apresentam flores unissexuais, em geral são dióicas, sendo polinizadas por mariposas, abelhas e vespas (Morellato 2004). Os frutos são circundados por um arilo fino ou carnosos, em geral vermelho, sendo atrativos para aves frugívoras (Morellato 2004). Em cada fruto há uma ou duas sementes (Klein 1984). *T. catigua*, *T. elegans* e *T. pallida* apresentam folhas compostas pinadas ou imparipinadas, enquanto que *T. claussenii*, em geral, possui folhas compostas trifolioladas (Klein 1984; Pastore 2003). As espécies são esciófilas ou de luz difusa e seletivas higrófilas (Klein 1984). No Brasil, em geral, estão presentes principalmente em florestas estacionais semidecíduas, mas ocorrem também em matas ciliares, floresta paludosa (no caso de *T. pallida*) e, com menos frequência, em florestas ombrófilas (Klein 1984; Pastore 2003).

Amostragem e coleta de dados

Para o estudo foram escolhidas três fisionomias florestais dentro do fragmento: Floresta Estacional Semidecídua (FES), Floresta Paludosa (FP) e Floresta de Maria-Preta (MP). Em cada fisionomia foram alocadas três áreas de 0,1 ha (25 x 40 m) cada, subdivididas em 40 parcelas de 5 x 5

m. Adicionalmente, na Floresta Estacional Semidecídua foram alocadas três áreas contíguas de 0,1 ha (75 x 40 m), denominada FES2, com o objetivo de se avaliar se a heterogeneidade ambiental difere das três áreas distantes entre si. Portanto, consideraram-se três escalas de estudo: a escala fisionômica, que se refere à variações ambientais entre fisionomias florestais; a escala local, que abrange a variação entre áreas dentro de uma mesma fisionomia florestal; e a escala microlocal, que corresponde à variação espacial dos descritores analisados entre parcelas, dentro de uma mesma área.

Durante o período de janeiro a março de 2006 foram identificados e marcados todos os indivíduos das quatro espécies de *Trichilia* em cada parcela. Um indivíduo foi definido como um tronco único saindo no nível do solo. Para cada indivíduo foi anotada a altura total e o diâmetro do tronco à altura do solo (DAS). A altura total foi medida desde a base do caule até a estípula apical para indivíduos até 4 m e estimada para indivíduos acima desta altura. Também foi medida a altura da primeira ramificação para indivíduos mais jovens e a altura do fuste, pois diferenças de tais medidas podem estar associadas com variações nas condições de luminosidade. O fuste é uma ramificação permanente, sendo definido como o ponto de inversão ecológica, isto é, o momento que a planta passa a investir em mais de um eixo de crescimento de forma permanente. A altura do fuste foi definida como a distância do solo até o ponto de inversão morfológica. Para plantas que não apresentavam a primeira ramificação ou fuste, mas exibiam sinais de sua presença anterior, também foi anotada tal medida.

Lianas podem atuar como parasitas estruturais de árvores e sua hiper-abundância pode induzir a quebra dos ramos (Putz 1984; Stevens 1987). Para verificar se elevadas taxas de cobertura de lianas são associadas com maior frequência de danos para as espécies de *Trichilia* foi estimado o grau de cobertura de lianas sobre a copa das árvores de cada indivíduo. Também foi estimado o grau de quebra dos ramos, utilizando quatro classes (0-25%, >25-50%, >50-75%, e acima 75%) de grau de cobertura de lianas sobre as árvores ou grau de quebra dos ramos.

Para a caracterização dos estádios ontogenéticos foram anotadas características morfológicas como presença/ausência de ramificação; presença/ausência de fuste; número e tamanho dos folíolos de alguns ramos; coloração e descamação do caule e presença/ausência de estruturas reprodutivas.

Para associar a heterogeneidade ambiental com a forma dos indivíduos de *Trichilia* foram utilizados descritores abióticos (abertura do dossel, umidade do solo e profundidade da camada de serapilheira) e descritores bióticos (abundância de árvores com PAP ≥ 15 cm e cobertura de bambus) (Tabela 1). Informações detalhadas sobre a coleta dos dados ambientais, assim como os resultados obtidos, são encontradas no Capítulo 1.

Análises estatísticas

Para verificar diferenças entre as medidas de tamanho (altura total e diâmetro do caule) ao longo da ontogenia, as distribuições de tamanho dos indivíduos de cada estágio foram comparadas através de diagramas de caixa (“box-plots”). As distribuições foram comparadas graficamente e as áreas foram consideradas iguais quando ocorreu sobreposição dos intervalos de confiança das medianas (Mc Gill *et al.* 1978). Os diagramas de caixa foram feitos no programa *Systat* versão 10.2 (SPSS 2000). Também foram feitos diagramas de caixa para comparar a altura da primeira ramificação e do fuste nas diferentes áreas.

A avaliação das relações alométricas entre a altura e o diâmetro ao longo da ontogenia, e dentro de um mesmo estágio em diferentes áreas foram feitas através de regressões entre a altura total e o DAS para cada estágio ontogenético. Os coeficientes lineares (a) e angulares (b) das regressões foram comparados entre os diferentes estádios ontogenéticos. Para avaliar a significância das regressões e compará-las em termos dos coeficientes da reta, foram feitas análises de covariância e testes *a posteriori* de Scheffé, que indicam quais regressões diferem entre si. Para isso foi utilizado o programa Ancova 33 (Santos 1997). Os coeficientes angulares (b) de cada estágio ontogenético foram

comparados com os coeficientes dos três modelos teóricos de estabilidade mecânica, através da sobreposição do erro padrão de b, fornecido pelo programa Ancova 33 (Santos 1997).

Para verificar se há correlação entre o tamanho (altura) dos indivíduos de estádios ontogenéticos iniciais com um descritor ambiental específico foi utilizada a correlação parcial de Mantel, por meio do programa *Passage* versão 1.1 (Rosenberg 2001). Tal correlação é uma ferramenta de análise espacial, pois utiliza uma matriz de distância entre as unidades amostrais (Rosenberg 2001), já que no caso da área de estudo os descritores ambientais estão autocorrelacionadas no espaço (Tabela 1). Para testar a significância das correlações foram feitos testes de permutação aleatória *a posteriori*, 5000 vezes para cada correlação. Foram usados apenas indivíduos no início da ontogenia porque acredita-se que haja maior correspondência entre os descritores ambientais coletados no período do estudo com o estabelecimento e crescimento dos indivíduos nos estádios iniciais de desenvolvimento do que com os indivíduos adultos.

Resultados

Caracterização dos estádios ontogenéticos

Durante a ontogenia das espécies de *Trichilia* estudadas, alguns descritores morfológicos e morfométricos foram constantes entre os estádios ontogenéticos, como o tamanho dos folíolos e características morfológicas do caule, para a maioria das espécies (Tabela 2).

Das quatro espécies de *Trichilia*, apenas *T. claussenii* exibiu um caracter morfológico adicional na caracterização dos estádios ontogenéticos. Para nenhuma das espécies foi possível identificar o estágio plântula. Foram identificados e caracterizados quatro estádios: Juvenil, Jovem I, Jovem II e Adulto (Adulto Jovem e Adulto Maduro para *T. claussenii*) (Figura 1, Figura 2).

Juvenil (Ju): indivíduo sem cotilédones. Presença de caule lenhoso com um único eixo de crescimento, sem ramificações. Neste estágio foram encontrados tanto indivíduos com folhas com apenas um folíolo quanto indivíduos com folhas com mais de um folíolo (Figura 1).

Para *T. clausenii*, dos 175 indivíduos amostrados neste estágio, 110 indivíduos (63% do total) apresentaram folhas unifolioladas e 65 indivíduos (37% do total) apresentaram pelo menos uma folha com mais de um folíolo. Para as outras espécies, pelo menos 93% dos indivíduos apresentaram folhas com mais de um folíolo.

Jovem I (JvI): indivíduo com caule ortotrópico, com ramos laterais descartáveis.

T. clausenii apresentou tanto indivíduos com folhas unifolioladas quanto indivíduos com folhas com mais de um folíolo. Dos 110 indivíduos amostrados, 12 (11% do total) apresentavam folhas unifolioladas e 98 indivíduos (89% do total) apresentaram pelo menos uma folha com mais de um folíolo. Para tal espécie este estágio foi denominado Jovem, pois não foi possível identificar o estágio Jovem II.

Para as outras espécies, todos os indivíduos nesse estágio apresentaram folhas com mais de um folíolo.

Jovem II (JvII): indivíduo com fuste, portanto, com um ponto de inversão morfológica. Apresenta altura mais baixa do que o menor indivíduo reprodutivo. *T. clausenii* não apresentou indivíduos reprodutivos no período do estudo, portanto não foi possível identificar tal estágio.

Adulto: indivíduo que apresenta fuste e a altura maior ou igual a do menor indivíduo reprodutivo observado durante o estudo. A altura mínima deste estágio para *T. elegans*, *T. catigua* e *T. pallida* foi de 0,80 m, 2,90 m e 3,10 m, respectivamente. Não foram observados indivíduos reprodutivos de *T. clausenii*. Partindo dos resultados observados para as outras espécies de *Trichilia*, de que todos os indivíduos adultos reprodutivos apresentaram fuste, classificaram-se indivíduos de *T. clausenii* com fuste como adultos, pois potencialmente apresentam capacidade reprodutiva, por apresentarem copa bem ramificada.

Para *T. clausenii* o estágio adulto foi subdividido em adulto jovem e adulto maduro.

Adulto Jovem (AJ): indivíduo com fuste e com caule marrom de textura lisa. Neste estágio todos os indivíduos apresentaram a maioria das folhas com três folíolos.

Adulto maduro (AM): indivíduo com fuste e caule com casca esfoliada em grandes placas irregulares, que se descolam da árvore, exibindo uma casca mais interna, ligeiramente irregular, com coloração marrom-rosada. Alguns indivíduos apresentaram caule totalmente descamado, que aparentemente não retorna à textura do caule do estágio adulto jovem.

Para as outras espécies de *Trichilia* o estágio adulto foi dividido em duas fases: adulto vegetativo e adulto reprodutivo. O indivíduo adulto vegetativo (AV) apresenta as características citadas acima, mas no período do estudo não apresentou estruturas reprodutivas ou indícios delas, seja porque nunca se reproduziu, ou porque no período de coleta de dados não se reproduziu. O indivíduo adulto na fase reprodutiva (AR) apresentou estruturas reprodutivas, como flores e/ou frutos.

A caracterização dos estádios ontogenéticos proposta não pode ser aplicada para indivíduos com mais de 75% de quebra, que não apresentam resquícios de fuste, e caule não descamado para *T. clausenii*, pois é impossível distinguir os estádios sem estas informações. Tais indivíduos foram denominados indefinidos (Figura 2).

Verificou-se a ocorrência de propagação vegetativa para *T. elegans*. Definiu-se propagação vegetativa como a expansão horizontal do caule abaixo do nível do solo, que pode levar à formação de um novo indivíduo. Observou-se que algumas plantas desta espécie que foram consideradas como indivíduos distintos por estarem separados no nível do solo, quando escavadas a aproximadamente 3 cm abaixo do nível do solo, apresentavam ligação entre os ramos, tratando-se da mesma planta. No estudo, dos 948 indivíduos amostrados, 41 indivíduos (4,32% do total) encontravam-se nessa situação, sendo provenientes de propagação vegetativa.

Variações morfológicas entre os estádios ontogenéticos

As espécies de *Trichilia* apresentaram aumento contínuo de tamanho durante a ontogenia, enquanto as relações alométricas e os modelos mecânicos diferiram entre indivíduos no início da ontogenia e indivíduos adultos. As espécies divergiram em termos das medidas de tamanho e relações alométricas ao longo da ontogenia.

Os estádios iniciais de desenvolvimento, para todas as espécies estudadas, diferiram em termos da altura total e diâmetro do caule (Figura 3). Para as fases adulto vegetativo e adulto reprodutivo de *T. catigua* e *T. pallida* houve sobreposição de intervalos de confiança da mediana em pelo menos uma medida de tamanho (Figura 3). Já para *T. elegans*, os indivíduos reprodutivos, em geral, apresentaram maiores tamanhos do que os indivíduos vegetativos (Figura 3).

Os indivíduos nos estádios juvenil e jovem de *T. catigua* e *T. clausenii* foram mais baixos e mais finos do que os indivíduos de *T. elegans* nos mesmos estádios (Figura 3). No caso de *T. pallida*, os indivíduos foram maiores do que os das outras espécies até o estágio jovem II (Figura 3). No estágio adulto observou-se a seguinte seqüência crescente de tamanho: *T. elegans*, *T. catigua*, *T. pallida* e *T. clausenii* (adulto maduro) (Figura 3).

A relação entre altura total e diâmetro diferiu ao longo da ontogenia para todas as espécies estudadas, indicando menores incrementos em diâmetro nas fases juvenis e jovens, comparando-se com os estádios posteriores de desenvolvimento (Tabela 3).

Verificou-se que *T. elegans* apresentou menor incremento em diâmetro nas fases juvenis e jovens, do que *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. pallida*, com a última apresentando maior incremento em diâmetro nesses estádios (Tabela 3).

Com relação aos modelos de estabilidade mecânica, os estádios juvenil e jovem I de todas as espécies não se adequaram a nenhum dos modelos teóricos propostos (Figura 4). Os estádios adulto vegetativo e adulto reprodutivo da espécie *T. elegans* e adulto maduro de *T. clausenii* se conformaram

ao modelo de similaridade geométrica. Já os estádios ontogenéticos adulto jovem de *T. clausenii* e jovem II da espécie *T. pallida* se adequaram ao modelo de similaridade elástica (Figura 4).

Variabilidade intra-ontogenética e associação com a heterogeneidade ambiental

Todas as espécies de *Trichilia* apresentaram variabilidade morfológica e/ou morfométrica dentro de um mesmo estágio ontogenético, as quais não diferiram entre as fisionomias, devido à grande amplitude de variação da forma e tamanho nas escalas local e microlocal. De maneira geral, as espécies estiveram presentes em todas as fisionomias e áreas, com exceção de FP2, que apresentou apenas a espécie *T. pallida*.

Com relação à variabilidade morfológica em um mesmo estágio ontogenético, para a espécie *T. elegans*, observou-se a presença de indivíduos provenientes de reprodução vegetativa apenas na FES e MP (Tabela 4). Contudo, foi avaliada apenas a ligação subterrânea entre indivíduos até 3 cm de profundidade, de modo que indivíduos ligados a uma maior profundidade não foram identificados como provenientes de crescimento clonal. Com isso, a porcentagem de indivíduos originados de reprodução vegetativa pode ter sido subestimada.

No caso da espécie *T. clausenii*, a proporção de folhas unifolioladas (FU) e de folhas com mais de um folíolo (FMU) para os estádios juvenil e jovem foi variável na escala fisionômica e local (Figura 5). Em geral, a maioria dos indivíduos apresentou folhas com mais de um folíolo nestes estádios, contudo em FES1-3 e FP1 observou-se o contrário para indivíduos juvenis (Figura 5). Em geral, observou-se um aumento contínuo da altura, diâmetro e altura da primeira ramificação entre os estádios juvenil e jovem, considerando indivíduos com diferentes tipos de folhas (Figura 6). Contudo, observou-se que a altura no estágio juvenil (FMU) foi maior do que no estágio jovem (FU) (Figura 6). No caso da relação alométrica entre a altura total e o diâmetro, destaca-se novamente o estágio juvenil (FMU), que exibiu menor incremento em diâmetro para uma mesma altura. (Tabela 5). O estágio jovem (FMU)

apresentou todas as medidas de tamanho maiores do que os outros estádios em questão, assim como maior incremento em diâmetro para uma mesma altura, comparando com os demais estádios (Figura 6, Tabela 5).

Considerando a cobertura de lianas sobre a copa das árvores, no estádio juvenil a maior parte dos indivíduos apresentou porcentagem de cobertura de lianas abaixo de 25%, para todas as espécies (Figura 7). Para os estádios jovens e adultos a cobertura de lianas foi menor na MP, em geral 10-40% dos indivíduos apresentaram cobertura de lianas acima de 50% sobre suas copas (Figura 7). No caso da FES e da FP, com exceção de FES1-2, a cobertura de lianas foi elevada, principalmente para indivíduos adultos (Figura 7). Na maior parte dessas áreas, mais da metade dos indivíduos adultos apresentaram mais de 50% de cobertura de lianas sobre as copas e, em muitos casos, 100% dos indivíduos apresentaram tal cobertura (Figura 7).

Os indivíduos dos estádios iniciais de desenvolvimento apresentaram baixas taxas de quebra dos ramos em todas as fisionomias, enquanto os adultos apresentaram maiores taxas de danos (Figura 8). Em geral, maiores taxas de danos às árvores ocorreram principalmente em áreas da FES e FP (Figura 8).

Com relação às variações morfométricas dentro de um mesmo estádio para cada espécie estudada, expressas pela relação alométrica altura total e diâmetro, em geral não houve diferenças nas escalas fisionômica e local (Tabela 6). A única exceção foi o estádio adulto maduro da espécie *T. clausenii*, cuja área FP3 apresentou coeficiente linear menor do que as outras áreas, indicando que estes indivíduos apresentam menores incrementos em diâmetro para uma mesma altura (Tabela 7).

A altura da 1ª ramificação e o fuste, em geral, não diferiram nas escalas fisionômica e local, exibindo grande amplitude de variação na escala microlocal (Figura 9).

As correlações entre o tamanho e a heterogeneidade ambiental na escala microlocal indicam que a variação do tamanho dos indivíduos juvenis de todas as espécies esteve relacionada principalmente com a profundidade da camada de serapilheira e, para *T. elegans*, também com a

abundância de árvores, para algumas áreas em todas as fisionomias (Tabela 8). Contudo, tais correlações diferiram entre espécies para uma mesma área e para uma mesma espécie, considerando diferentes áreas (Tabela 8).

Discussão

Os estádios ontogenéticos de *Trichilia* spp.

No presente estudo observou-se que para todas as espécies de *Trichilia* foram utilizados os mesmos caracteres morfológicos para identificar os estádios ontogenéticos. No caso de *T. clausenii*, observou-se a presença de um caracter adicional (caule descamado), indicando que espécies do mesmo gênero podem apresentar caracteres morfológicos divergentes.

A ausência do estágio plântula pode estar relacionada com a curta duração de tal estágio; com a não identificação de tal estágio; ou ainda, com a não produção de sementes e posterior recrutamento das plântulas. No presente estudo os indivíduos de *Trichilia* foram identificados e marcados durante três meses, de modo que nesse período pode-se supor que não houve o recrutamento de plântulas. As espécies estudadas frutificam anualmente (Morellato 2004), com isso supõe-se haja produção anual de sementes. Uma outra possibilidade é que as folhas primárias de plântulas apresentam formato muito diferente das folhas do estágio juvenil, não tendo sido reconhecidos no campo. No estudo de Mourão *et al.* (2002), os autores avaliaram a morfologia e a anatomia de plântulas das espécies *T. catigua*, *T. elegans* e *T. pallida* e observaram que as folhas primárias são simples, e que as folhas que surgem posteriormente são compostas, mas não diferem estruturalmente entre si. Contudo, são essenciais estudos de germinação com as espécies avaliadas que possibilitem a identificação e caracterização de tal estágio.

O surgimento do fuste marca a transição entre os estádios pré-reprodutivos e reprodutivos para muitas espécies arbustivas e arbóreas, pois primeiramente há o investimento na formação de uma copa

bem ramificada, seguida de um investimento na produção de estruturas reprodutivas (Gatsuk *et al.* 1980).

A classificação dos estádios ontogenéticos proposta foi baseada em medidas estáticas, isto é, durante um único período. Contudo, são necessários estudos sobre a dinâmica da ontogenia, a fim de se obter informações adicionais sobre a duração de cada estágio e a detecção de um maior número de caracteres relacionados com a transição entre os estádios. Avaliações temporais podem auxiliar a verificar se indivíduos classificados como adultos de *T. clausenii* realmente apresentam capacidade reprodutiva como se supôs.

Variabilidade morfológica e morfométrica entre os estádios ontogenéticos

A não sobreposição dos intervalos de confiança das medianas da altura e diâmetro para a maior parte dos estádios ontogenéticos das espécies avaliadas indica que a mudança na forma entre os estádios foi acompanhada de um aumento de tamanho. No caso das relações alométricas e modelos mecânicos, o estudo confirmou que, em geral, ao longo da ontogenia, há um aumento do incremento do diâmetro em relação à altura, o que propicia aos indivíduos mais velhos maiores margens de segurança contra danos mecânicos, comparado com os indivíduos mais jovens (Sterck & Bongers 1998).

Contudo, tal variabilidade morfométrica ao longo da ontogenia diferiu entre as espécies de *Trichilia*. O menor tamanho de indivíduos das fases iniciais de desenvolvimento observado para *T. catigua* e *T. clausenii* pode estar associado com menores taxas de crescimento, comparado com *T. elegans* e *T. pallida*. Válio (2003) em estudo com crescimento de plântulas de espécies do sub-dossel, encontrou taxas de crescimento relativo de $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ para *T. clausenii*, enquanto *T. elegans* e *T. pallida* apresentaram taxas de $21,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ e $20,9 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$, respectivamente. Além disso, a ocorrência de propagação vegetativa para *T. elegans* é um outro fator que pode estar associado com os maiores tamanhos de indivíduos desta espécie. Isto ocorre porque indivíduos que provêm de

crescimento clonal não passam pelo estágio de plântula e já apresentam tamanho maior do que indivíduos provenientes de sementes.

Relações alométricas podem diferir entre espécies do mesmo gênero e tais variações podem estar relacionadas com o tamanho dos indivíduos adultos (Sposito & Santos 2001a). No caso do estudo, a espécie *T. elegans*, única espécie arbustiva, exibiu estratégia de maior investimento em crescimento em altura, em detrimento do crescimento em diâmetro, diminuindo assim as margens de segurança. Em geral, indivíduos jovens de espécies arbustivas do sub-bosque apresentam maior diâmetro, medidas da copa e área foliar e menor altura total do que indivíduos de espécies que atingem os estratos superiores da floresta no estágio adulto (King 1990). O resultado contrário encontrado para *T. elegans* pode estar relacionado com um rápido crescimento em altura e diâmetro no início da ontogenia e formação do fuste na fase jovem II para expansão da copa, o suficiente para estar apta para reprodução. O alto número de indivíduos reprodutivos encontrado, cerca de $\frac{1}{4}$ da população, assim como a grande produção de frutos observada em alguns indivíduos reforça tal hipótese. Além disso, é provável que a espécie invista em crescimento clonal, sendo necessários estudos posteriores, a fim de avaliar a contribuição do crescimento clonal para o aumento populacional de *T. elegans*.

Em relação aos modelos mecânicos, padrões similares de menor investimento em diâmetro são comuns nas fases de desenvolvimento iniciais e estão relacionados com a busca de maiores níveis de luminosidade (Sterck & Bongers 1998). O maior incremento em diâmetro, observado para o estágio adulto de espécies arbustivo-arbóreas em florestas reduz os riscos de tombamento, ocasionado principalmente devido à ação dos ventos (Sterck & Bongers 1998). As diferenças na adequação aos modelos mecânicos das espécies de *Trichilia* nos estágios finais da ontogenia podem estar associadas com a ocupação no estrato da floresta e características morfológicas das espécies. Os adultos de *T. clausenii* e *T. pallida* em geral ocupam os estratos superiores da floresta, enquanto que os indivíduos de *T. elegans* passam toda a vida no sub-bosque. Nos estratos superiores há maior pressão de ventos do que no sub-bosque e, com isso, espécies do sub-bosque podem apresentar menores incrementos em

diâmetro do que espécies do dossel e sub-dossel, em função da menor exposição aos ventos (King 1990; Sterck & Bongers 1998).

A descamação da casca externa do estádio adulto maduro da espécie *T. clausenii* pode estar associada com o menor valor do coeficiente angular, observado para este estádio, comparado com adulto jovem, assim como a adequação deste estádio ao modelo de similaridade geométrica. A descamação de tal casca ocorre porque as células mortas da casca não acompanham o engrossamento anual do caule, produzindo assim diferentes tipos de descamações. No caso de *T. clausenii*, ocorre perda de grande parte da casca mais externa, que é liberada em grandes placas irregulares, fator que pode estar relacionado com a diminuição da relação altura e diâmetro, comparado com o estádio anterior.

Árvores e arbustos nos estádios iniciais de desenvolvimento podem ser danificados por catástrofes naturais (Crawley 1997), peso da camada de serapilheira (Clark & Clark 1989; Scariot 2000; Portela 2002), atuação de herbívoros (Crawley 1997) passagem de animais (Clark & Clark 1989) e quebra de galhos de árvores maiores. No caso dos indivíduos adultos, a quebra dos ramos pode estar associada com catástrofes naturais (Crawley 1997), queda de galhos de árvores maiores sobre eles, mortalidade dos ramos por envelhecimento natural e elevada cobertura de lianas sobre a copa (Putz 1984; Stevens 1987). Em geral, as áreas com maior cobertura de lianas exibiram maiores taxas de quebras dos ramos. Além disso, verificou-se correlação positiva entre cobertura de lianas e danos às árvores em todas as fisionomias (Capítulo 1), sugerindo que altas taxas de lianas sobre as árvores podem levar à quebra dos ramos. Lianas têm sido associadas negativamente com espécies arbóreas, tanto em função de danos estruturais quanto de quedas dos galhos (Putz 1984; Stevens 1987), como mecanismos de competição (Dillenburg *et al.* 1993).

Variabilidade intra-ontogenética e associação com a heterogeneidade ambiental

De maneira geral, a variabilidade de caracteres morfológicos e morfométricos dentro de um mesmo estágio ontogenético para as espécies de *Trichilia* não esteve associada com um descritor ambiental específico. A igualdade na relação alométrica entre a altura e o diâmetro, considerando todos os estágios ontogenéticos nas diferentes fisionomias, indica que as espécies avaliadas se estabelecem e crescem de forma similar nas diversas fisionomias florestais, mesmo que estas exibam diferentes condições ambientais, especialmente em relação à variações de umidade do solo (Capítulo 1).

Contudo, na Floresta Paludosa, todas as espécies de *Trichilia* ocorreram apenas nas áreas mais altas, não alagadas. Além disso, em áreas com canais de água alagados permanentemente, aparentemente apenas *T. pallida* consegue sobreviver e se estabelecer. Com isso, sugere-se que tal igualdade na relação altura e diâmetro não se aplica a situações de alagamento, pois para se estabelecerem em áreas alagados as espécies que toleram tal estresse hídrico apresentam uma série de estruturas especializadas (Kozlowski 1984). De qualquer forma, o estudo sugere que em condições naturais, a saturação hídrica do solo, mas não o alagamento, não altera a relação alométrica altura e diâmetro do caule para espécies de *Trichilia*. Estudos posteriores que avaliassem outras partes das plantas, como a copa e o sistema de raízes possibilitariam verificar como outras estruturas das plantas respondem a altos valores de umidade do solo.

Dentre os descritores ambientais associados significativamente com a altura dos indivíduos juvenis, a profundidade da camada de serapilheira e a abundância de árvores foram as mais importantes. Mas a variabilidade das correlações encontradas, mesmo dentro de uma mesma fisionomia, indica que tais correlações podem ser correlações espúrias, ou então, que a altura de tais indivíduos esteja associada com outros atributos dos descritores associados. No estudo observou-se que algumas espécies arbóreas, como *Pachystroma longifolium* e *Diatenopteryx sorbifolia* (maria-preta), apresentaram grande contribuição para a produção da camada de serapilheira. Para uma série de

espécies arbóreas tem-se observado a produção de compostos alelopáticos nas folhas e cascas (Datta & Chatterjee 1980; Villela & Proctor 2002; Souza 2007). Com isso, não propriamente a profundidade da camada de serapilheira, mas a qualidade da camada de serapilheira, da mesma forma que a composição da comunidade, e não apenas a abundância da comunidade arbórea, pode estar associadas com a variabilidade de tamanho no estágio juvenil para as espécies de *Trichilia*.

A variação no tipo de folha nos estádios iniciais de desenvolvimento de *T. clausenii* indica diferenças morfológicas em um mesmo estágio ontogenético, que podem estar associadas com a presença de caminhos ontogenéticos distintos para uma mesma espécie. Supõe-se que inicialmente todos os indivíduos apresentem folhas unifolioladas. Posteriormente, a maioria dos indivíduos se mantém no estágio juvenil, produz folhas com mais de um folíolo e investe em crescimento em altura. Contudo, alguns indivíduos apresentam estratégia distinta, ramificam-se e passam para o estágio jovem, mas mantêm folhas unifolioladas. Por fim, todos os indivíduos já ramificados se juntam formando o estágio jovem com a maioria de folhas com mais de um folíolo. Com isso, sugere-se que haja variações individuais em termos da assimilação de nutrientes e direcionamento do crescimento em partes distintas da planta em uma mesma fase de desenvolvimento.

No estudo sugere-se que a coexistência das espécies de *Trichilia* esteja mais associada com diferenças na ocupação vertical do espaço da floresta do que com a preferência por condições ambientais específicas. Aparentemente, apenas o alagamento atuou como um fator ambiental restritivo para o desenvolvimento dos indivíduos de tais espécies. A similaridade na forma dos indivíduos nas diferentes fisionomias florestais indica que as espécies de *Trichilia* avaliadas são versáteis em termos de estabelecimento e crescimento em florestas com diferentes condições ambientais, e que a ocupação de habitats florestais heterogêneos não implica em alterações na forma dos indivíduos.

Referências Bibliográficas

- Aiba, M. & Nakashizuka, T. (2005). Sapling structure and regeneration strategy in 18 *Shorea* species co-occurring in tropical rainforest. *Annals of Botany* 96: 313-321.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55: 225-230.
- Claussen, J.W. & Maycock, C.R. (1995). Stem allometry in a North Queensland tropical rain forest. *Biotropica* 4: 421-426.
- Crawley, M.J. (1997). Plant-Herbivore dynamics. In *Plant Ecology* (M.J. Crawley ed.). 2^a ed. Blackwell Science, Oxford. pp 401-474.
- Costa, R.C. (2006). Distribuição espacial e relações alométricas de espécies de Vochysiaceae em fragmentos no município de Itirapina, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Davies S.J.; Palmiotto P.A.; Ashton P.S.; Lee H.S. & Lafrankie J.V. (1998). Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.
- Datta, S.C. & Chatterjee, A.K. (1980). Allelopathic potential of *Polygonum orientale* in relation to germination and seedling growth of weeds. *Flora* 169: 459-465.
- Dean, T. & Long, J.N. (1986). Validity of constant-stress and elastic instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58: 833-840.
- Deslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Dillenburg, L.R.; Whigham, D.F. Teramura, A.H. & Forseth, I.N. (1993). Effects of below and aboveground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quiquefolia* on the growth of tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* 93: 48-54.
- Ferraz, D.K. (2004). Ecologia de populações de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) na reserva florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Furtado, A.G. (2005). Estrutura de uma população de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Gatsuk L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.

- Hamilton, C.W. (1985). Architecture in neotropical *Psychotria* L. (Rubiaceae): dynamics of branching and its taxonomic significance: *American Journal of Botany* 72: 1081-1088.
- Hutchings, M.J. (1997). The structure of plant populations. In *Plant Ecology* (M.J. Crawley ed.). 2^a ed. Blackwell Science, Oxford. pp 325-358.
- Ivanauskas, N.M.; Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. (1997). Aspectos ecológicos de um trecho de floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 139-153.
- King, D.A. (1990). Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4: 27-32.
- Klein, R.M. (1984). *Flora Ilustrada Catarinense: Meliáceas*. Imprensa Oficial do Estado de Santa Catarina, Itajaí.
- Kozlowski, T.T. (1984). Responses of wood plants to flooding. In: *Flooding and plant growth* (T.T. Kozlowski editor). Academic Press, Orlando. pp 129-163.
- Leitão-Filho, H.F. (1995). A vegetação da reserva de Santa Genebra. In: *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. (P.C. Morellato & H.F. Leitão-Filho editors). Editora da Unicamp, Campinas. pp 97-136.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Li, H. & Reynolds, J.F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284.
- Marques, M.C.M. & Joly, C.A. (2000). Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 107-112.
- Mc Gill, R., Tukey, J.W. & Larsen, W.A. (1978). Variations of Box Plots. *The American Statistician* 32: 12-16.
- Mc Mahon, T.A. (1973). Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- Miranda-Melo, A.A. (2004). Estrutura de populações de *Xylopia aromatica* e *Roupala montana* em fragmentos de Cerrado no município de Itirapina-SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Morellato, L.P.C. (2004). Phenology, sex ratio, and spatial distribution among dioecious species of *Trichilia* (Meliaceae). *Plant Biology* 6: 491-497.
- Morin, P.J. (1999). *Community Ecology*. Blackwell Science, Massachusetts.

- Mourão, K.S.M.; Dias-Pinto, D.; Souza, L.A. & Moscheta, I.S. (2002). Morfo-anatomia da plântula e do tirodendro de *Trichilia catigua* A. Juss., *T. elegans* A. Juss. e *T. pallida* Sw. (Meliaceae). *Acta Scientiarum* 24: 601-610.
- Nave, A.G. (1999). Determinação de unidades ecológicas num fragmento de floresta nativa, com auxílio de sensoriamento remoto. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz, Piracicaba (SP).
- O'Brien, S.T.; Hubbell, S.P.; Spiro, P.; Condit, R. & Foster, R.B. (1995). Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926-1939.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. (1994). Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113: 99-124.
- Pastore, J.A. (2003). Meliaceae. In: *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo Volume 3* (Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Giulietti, A. M. & Melhem, T. S. Editors). Fapesp, São Paulo. pp 225-240.
- Pennington, T.D.; Styles, B.T. & Taylor, D.A.H. (1981). Meliaceae. *Flora Neotropica Monograph* The New York Botanical Garden, New York.
- Portela, R.C.Q. (2002). Estabelecimento de plântulas e jovens de espécies arbóreas em fragmentos florestais de diferentes tamanhos. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Putz, F.E. (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Rich, M.; Helenurm, K.; Kearns, D.; Morse, S.R.; Palmer, M.W. & Short, L. (1986). Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.
- Rosenberg, M.S. (2001). *Passage. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic Exegesis*. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.
- Santos, F.A.M. (1997). *Ancova33: Programa para cálculo de regressão e covariância*. Versão 3.3. Departamento de Botânica. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Scariot, A. (2000). Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32: 662-669.
- Souza, A.F.; Martins, F.R. & Silva Matos D.M. (2000). Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Botany* 78: 1227-1237.

- Souza, A.F.; Martins, F.R. & Bernacci, L.C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany* 81: 101-112.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2005). Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180: 161-173.
- Souza, F.M. (2007). Associações entre as espécies arbóreas do dossel e do subosque em uma Floresta Estacional Semidecidual. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M (2001a). Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88: 939-949.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M (2001b). Architectural patterns of eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *Flora* 196: 215-226.
- SPSS, INC (2000). SYSTAT version 10.2, standard version. SPSS, Inc. Chicago.
- Sterck, F.J. & Bongers, F. (1998). Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design for tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85: 266-272.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.
- Svenning, J.C. (2000). Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32: 252-261.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. (2000). Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- Thomas, S.C. (1996). Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83: 556-566.
- Toniato, M.T.Z., Leitão-Filho, H.F. & Rodrigues, R.R. (1998). Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 197-210.
- Valio, I.F.M. (2003). Seedling growth of understorey species of a Southeast Brazilian tropical forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46: 697-703.
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.; Rincón, E.; Sanchez-Coronado, M.E.; Huante, P.; Toledo, J.R. & Barradas, V.L. (1990). Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Vazquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Villela, D.M. & Proctor, J. (2002). Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 34: 334-347.

Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 360-364.

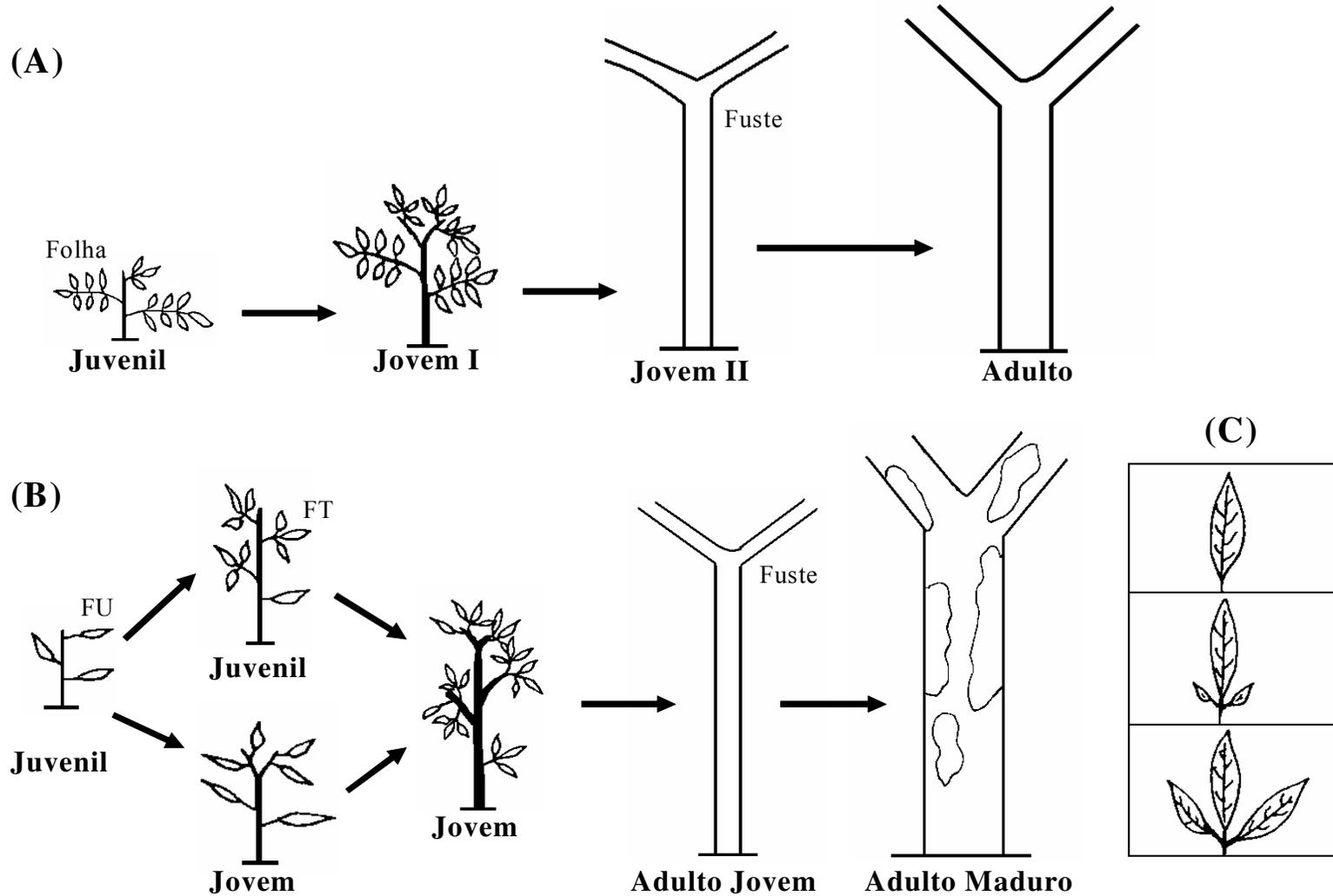


Figura 1. Esquema dos estádios ontogenéticos das espécies de *Trichilia*. (A) Estádios ontogenéticos de *T. catigua*, *T. elegans* e *T. pallida*. (B) Estádios ontogenéticos de *T. clausenii*. (C) Formação da folha composta de *T. clausenii*. FU= Folha unifoliolada. FT= Folha trifoliolada.

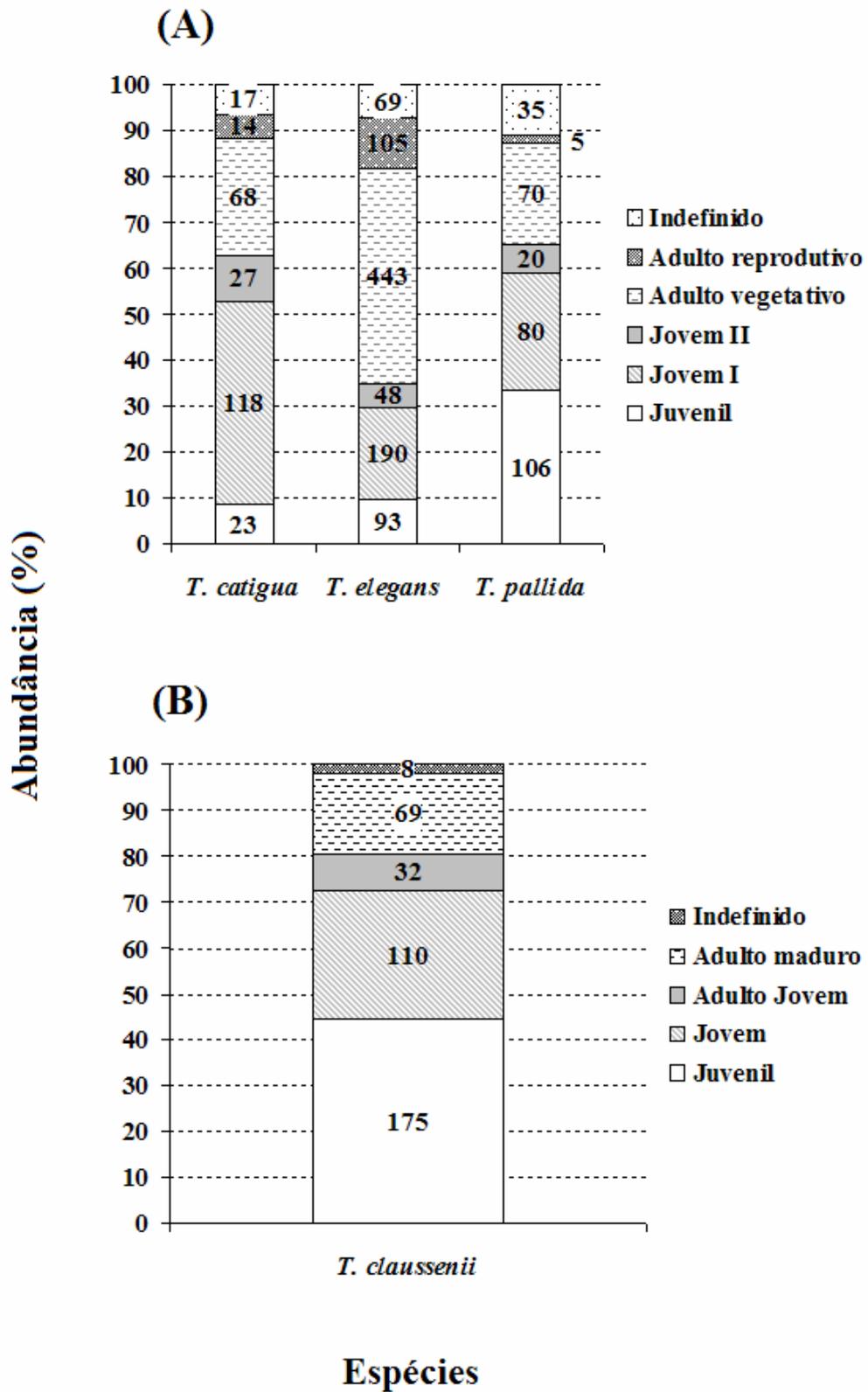
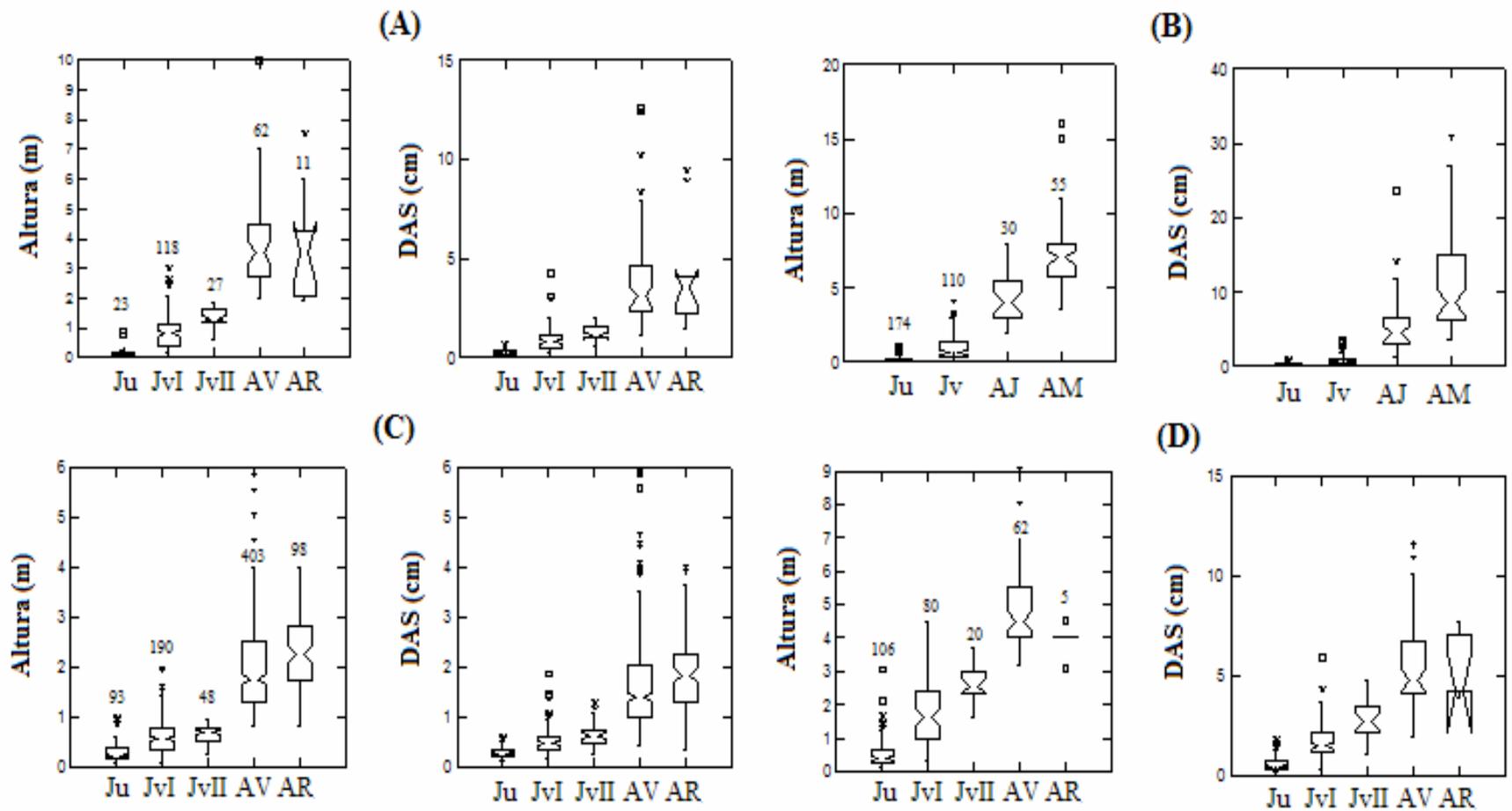


Figura 2. Abundância e porcentagem de indivíduos de *Trichilia* sp. amostrados, em cada estágio ontogenético, na Reserva Municipal de Santa Genebra.



Estádios Ontogenéticos

Figura 3. Box-plots da altura total e do diâmetro de cada estágio ontogenético para as espécies *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D). Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro.

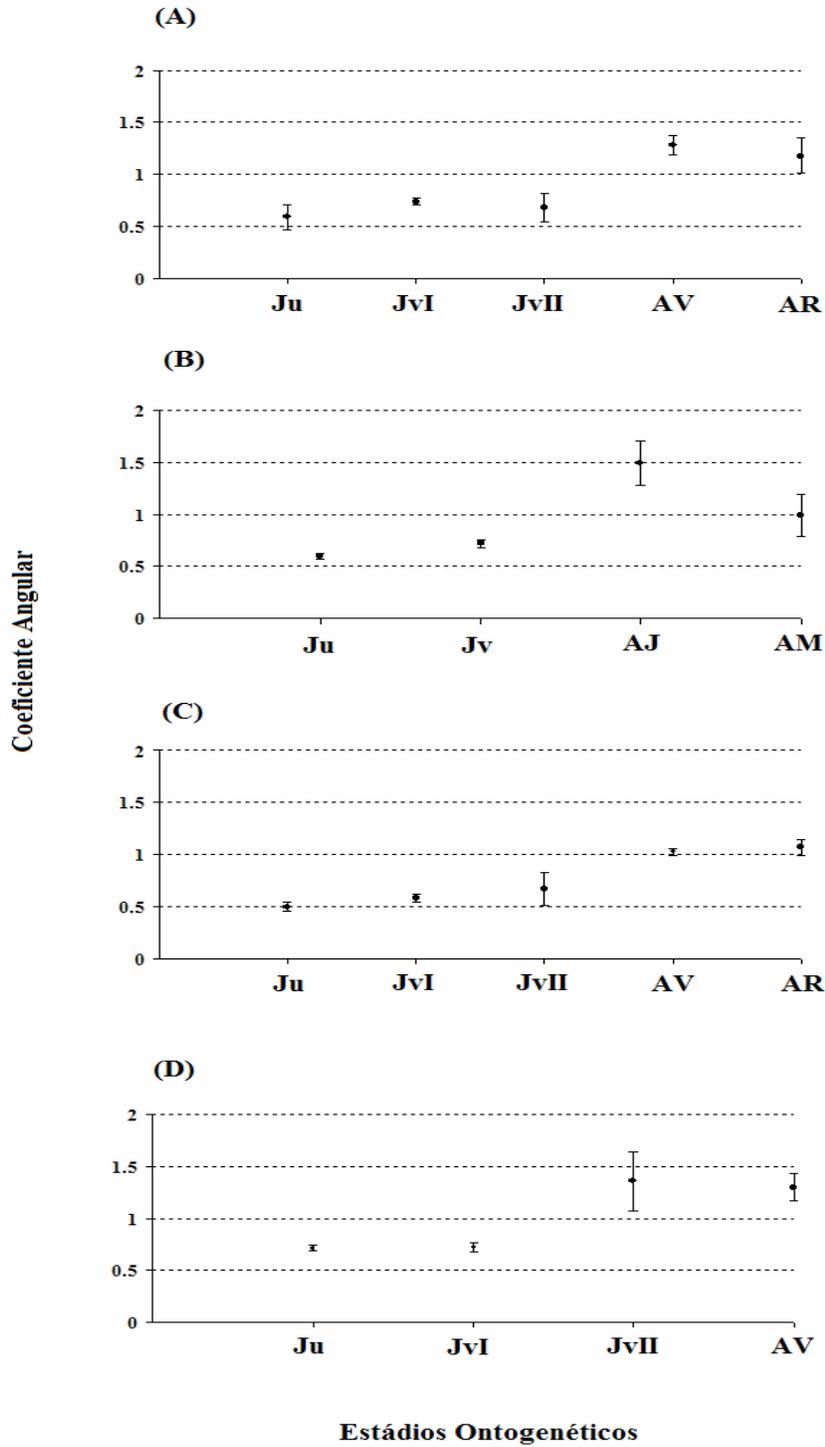
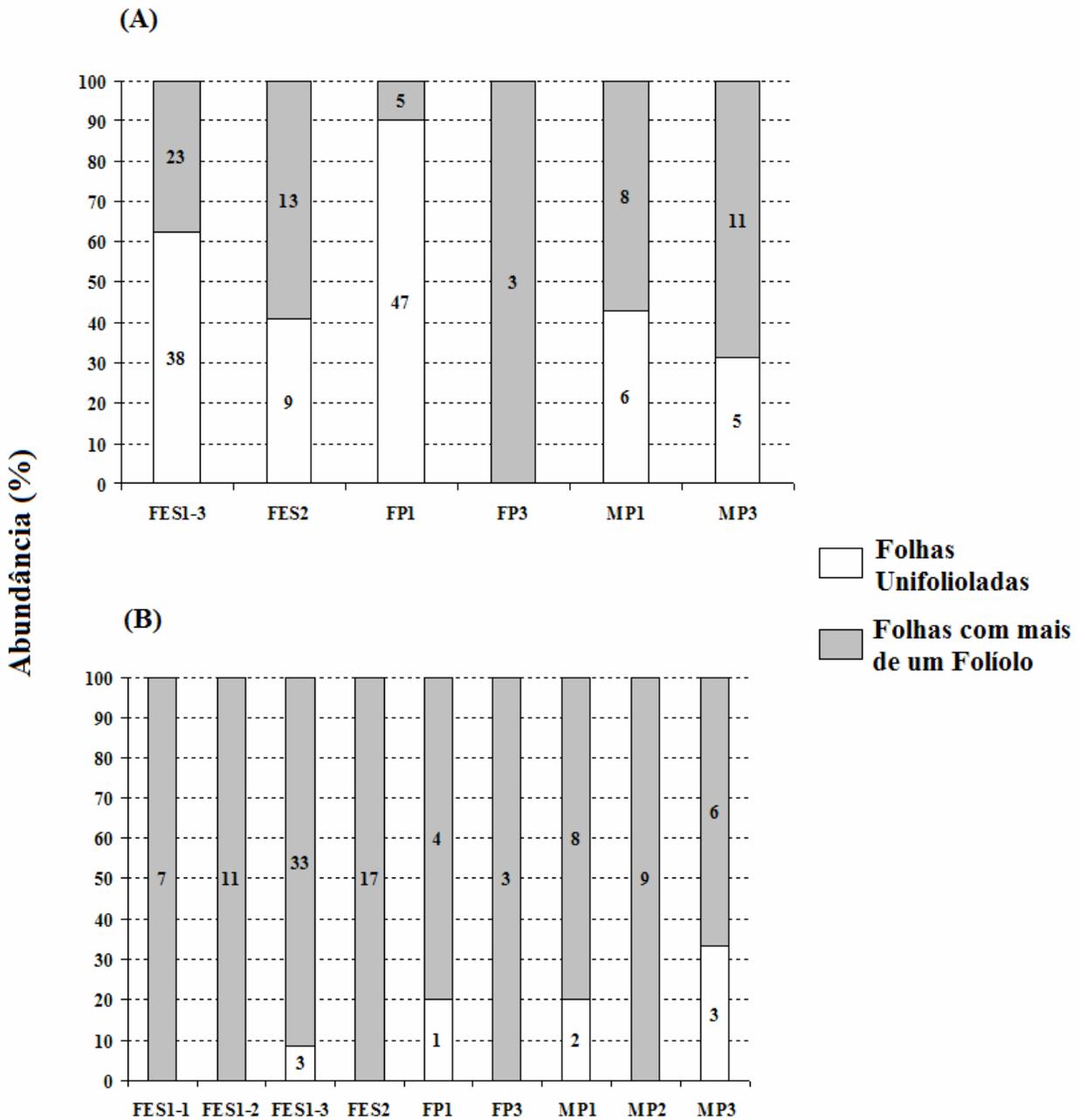


Figura 4. Comparação do coeficiente angular de cada estágio ontogenético das espécies *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D) com os modelos teóricos de estabilidade mecânica de similaridade geométrica ($b=1$), similaridade elástica ($b=1,5$) e estresse constante ($b=2$). Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro.



Áreas

Figura 5. Porcentagem de indivíduos dos estádios juvenil (A) e jovem (B) da espécie *Trichilia clausenii* que apresentam apenas folhas unifolioladas e indivíduos que apresentam folhas com mais de um folíolo nas diferentes áreas do local de estudo. FES1i, FPI e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua 2.

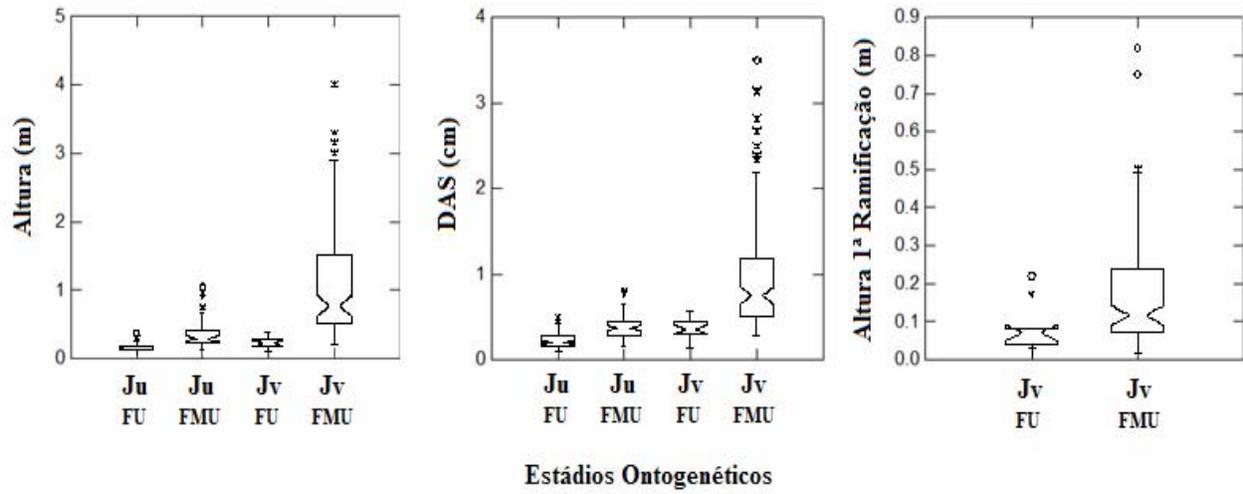
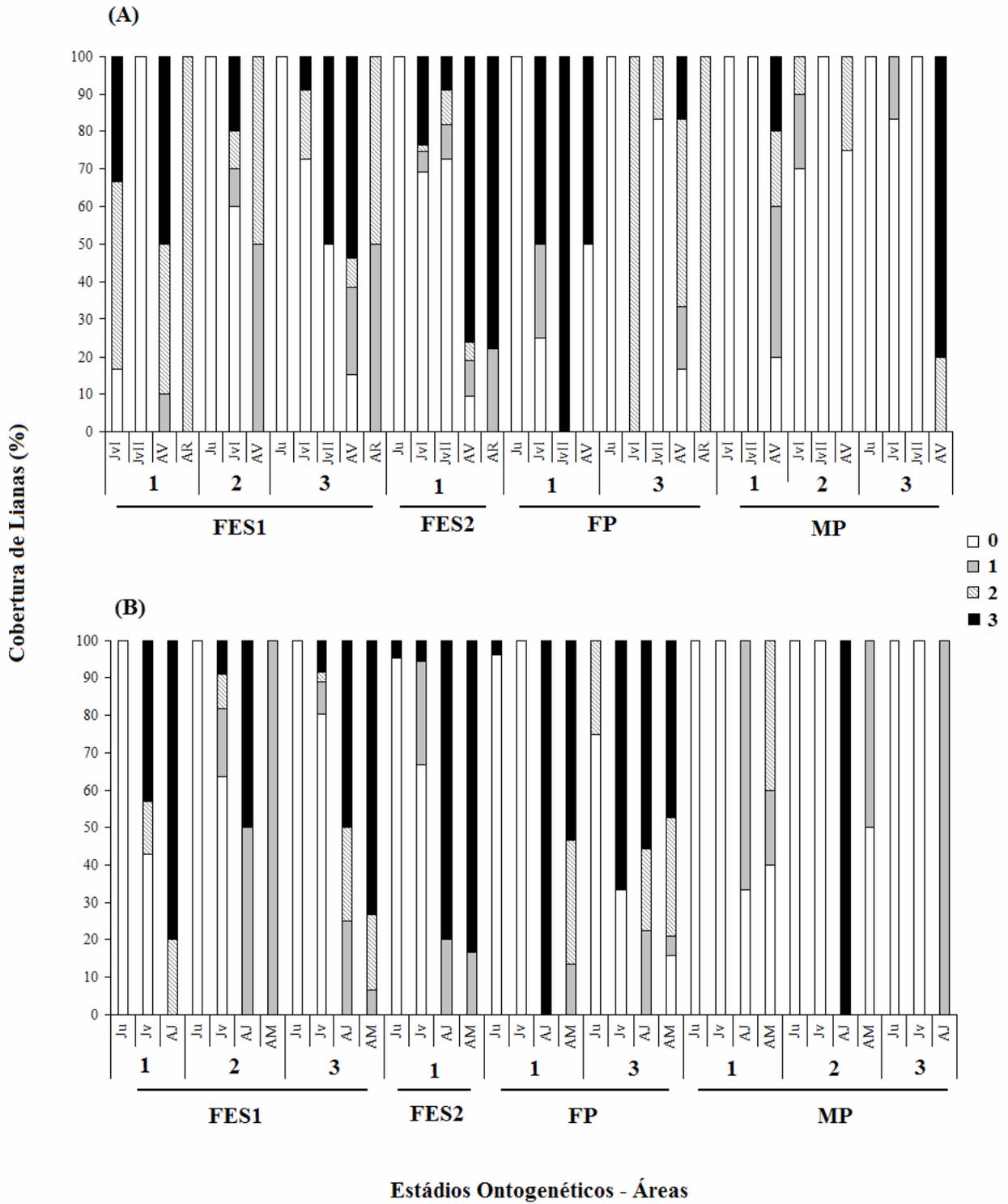


Figura 6. Medidas de tamanho de indivíduos dos estádios Juvenil (Ju) e Jovem (Jv) da espécie *T. clausenii*. FU = Folha unifoliolada. FMU = Folha com mais de um folíolo.



Continua...

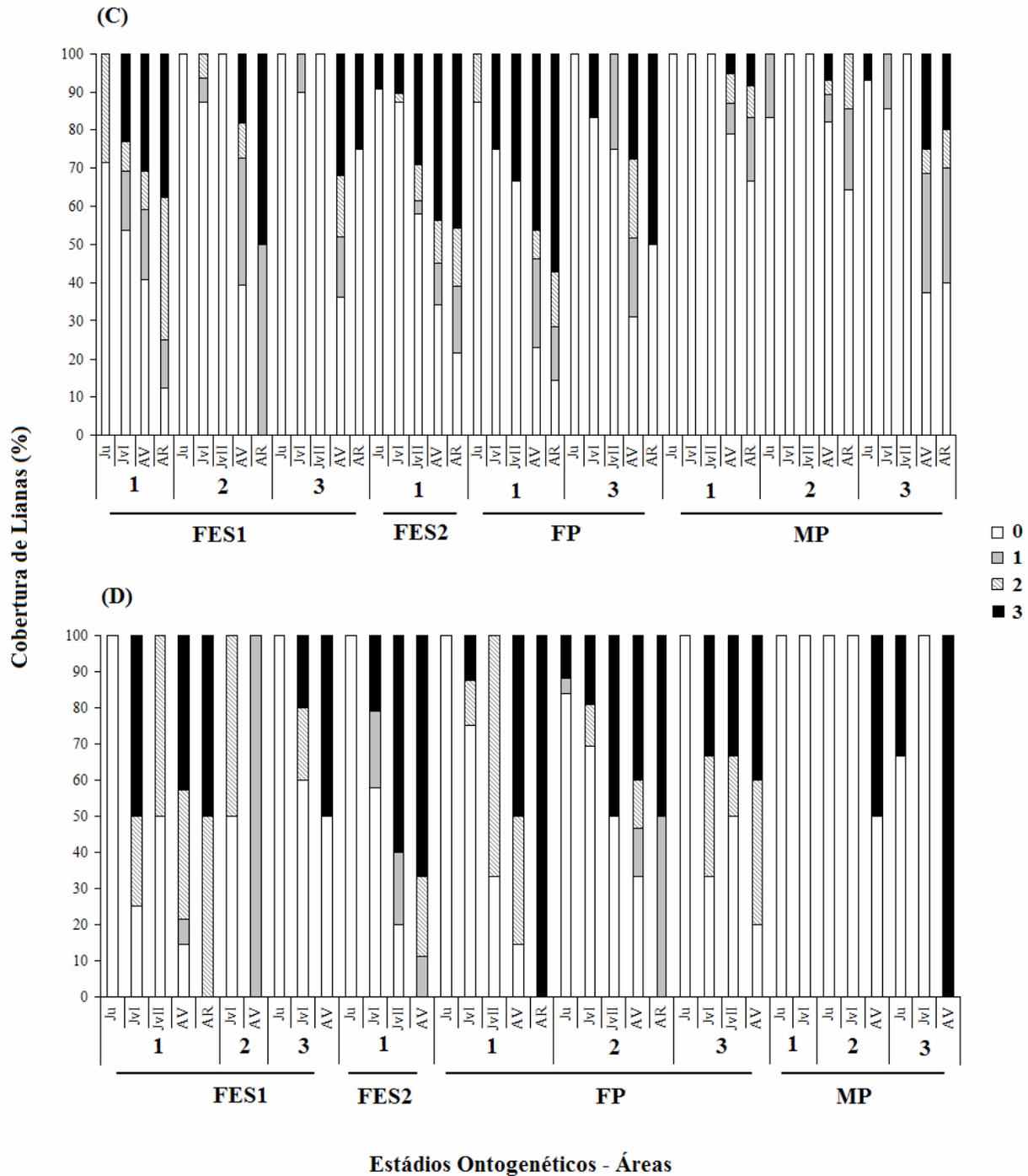
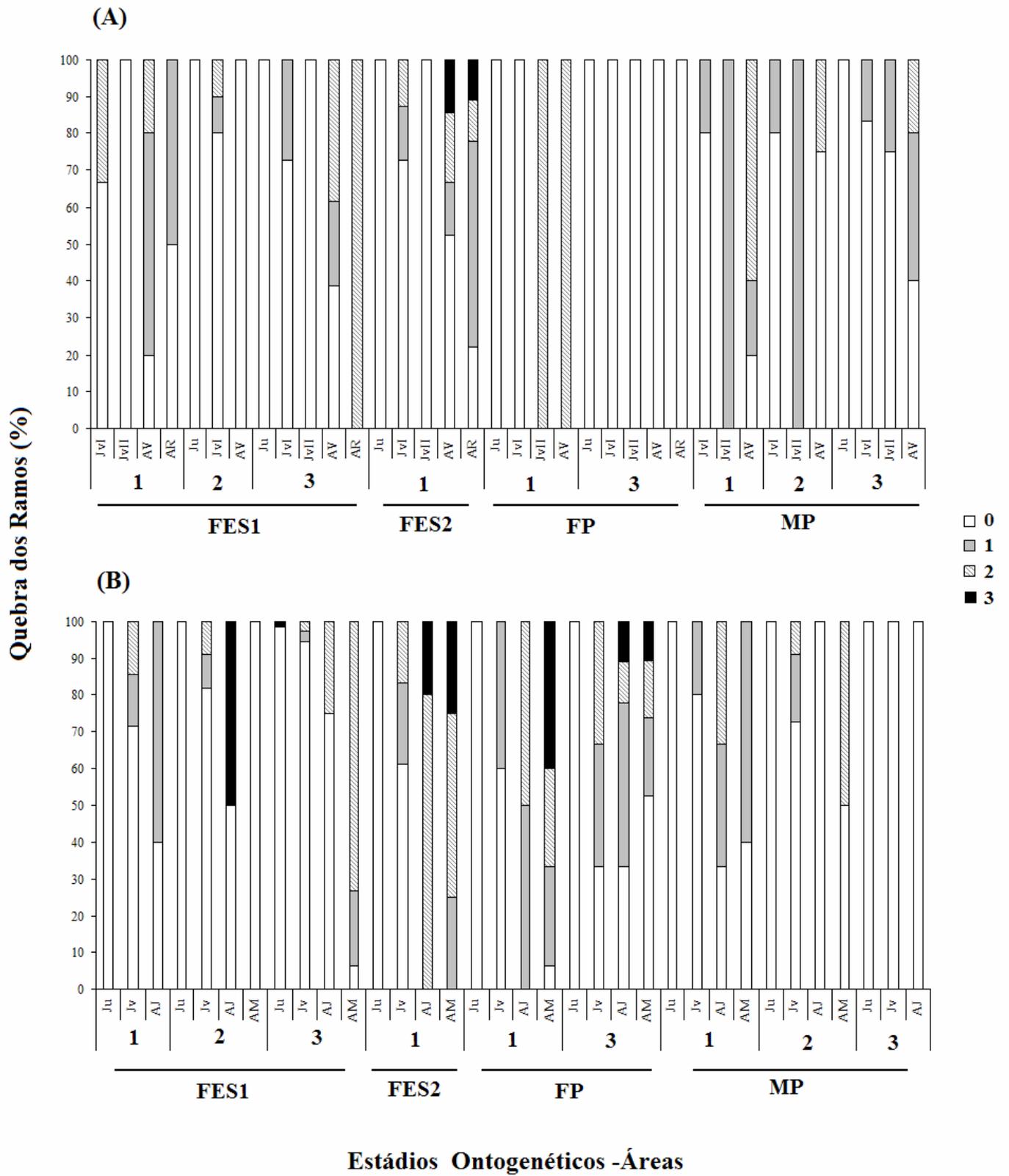


Figura 7. Proporção de indivíduos nas quatro classes de cobertura de lianas para cada estágio ontogênico das espécies *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D) em diferentes áreas no local de estudo. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro. Classe 0 (0-25% de lianas sobre o indivíduo), Classe 1 (>25-50%), Classe 2 (>50-75%), Classe 3 (acima 75% de lianas sobre o indivíduo). FES1i, FPI e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua de 0,3 ha.



Continua...

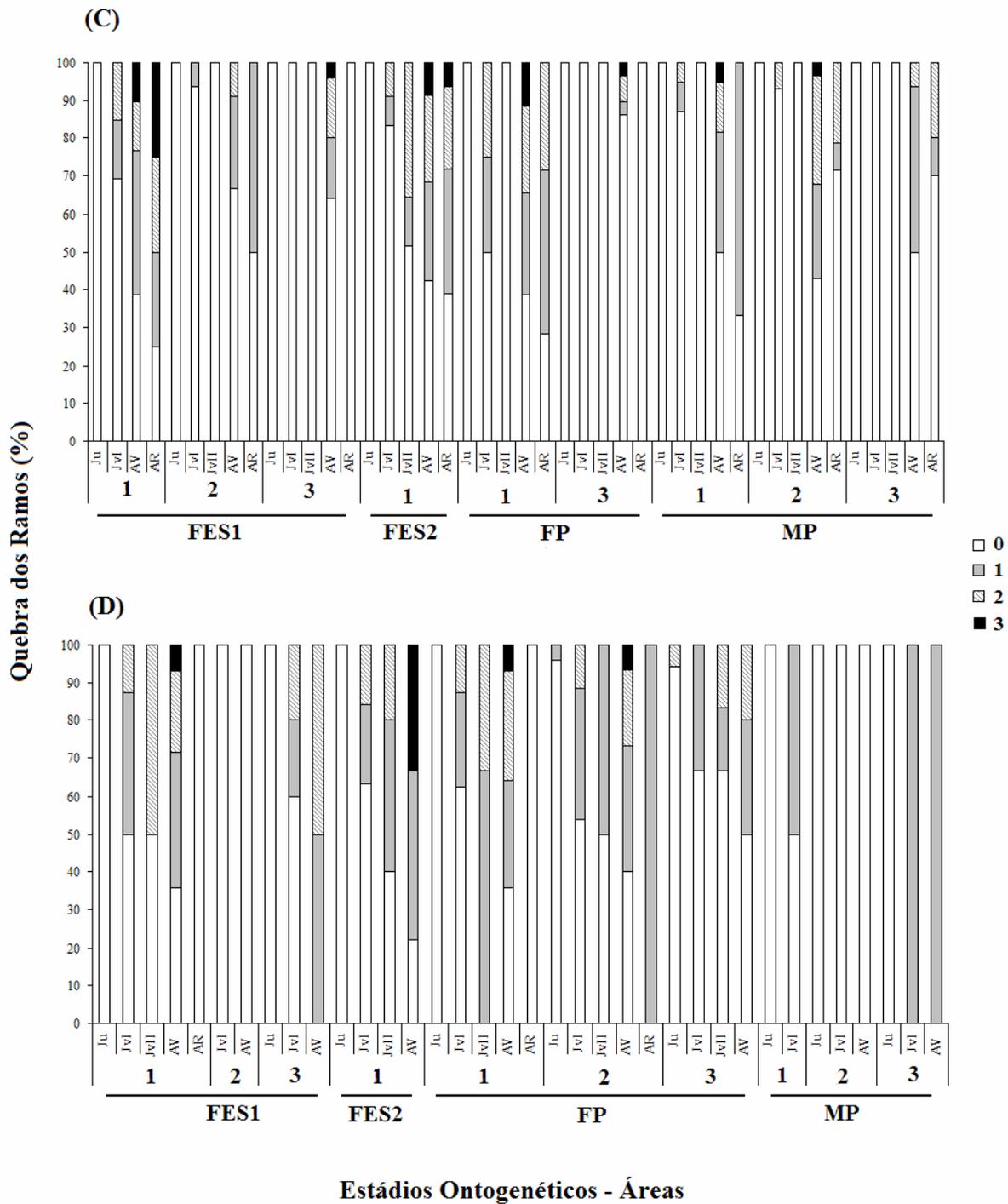
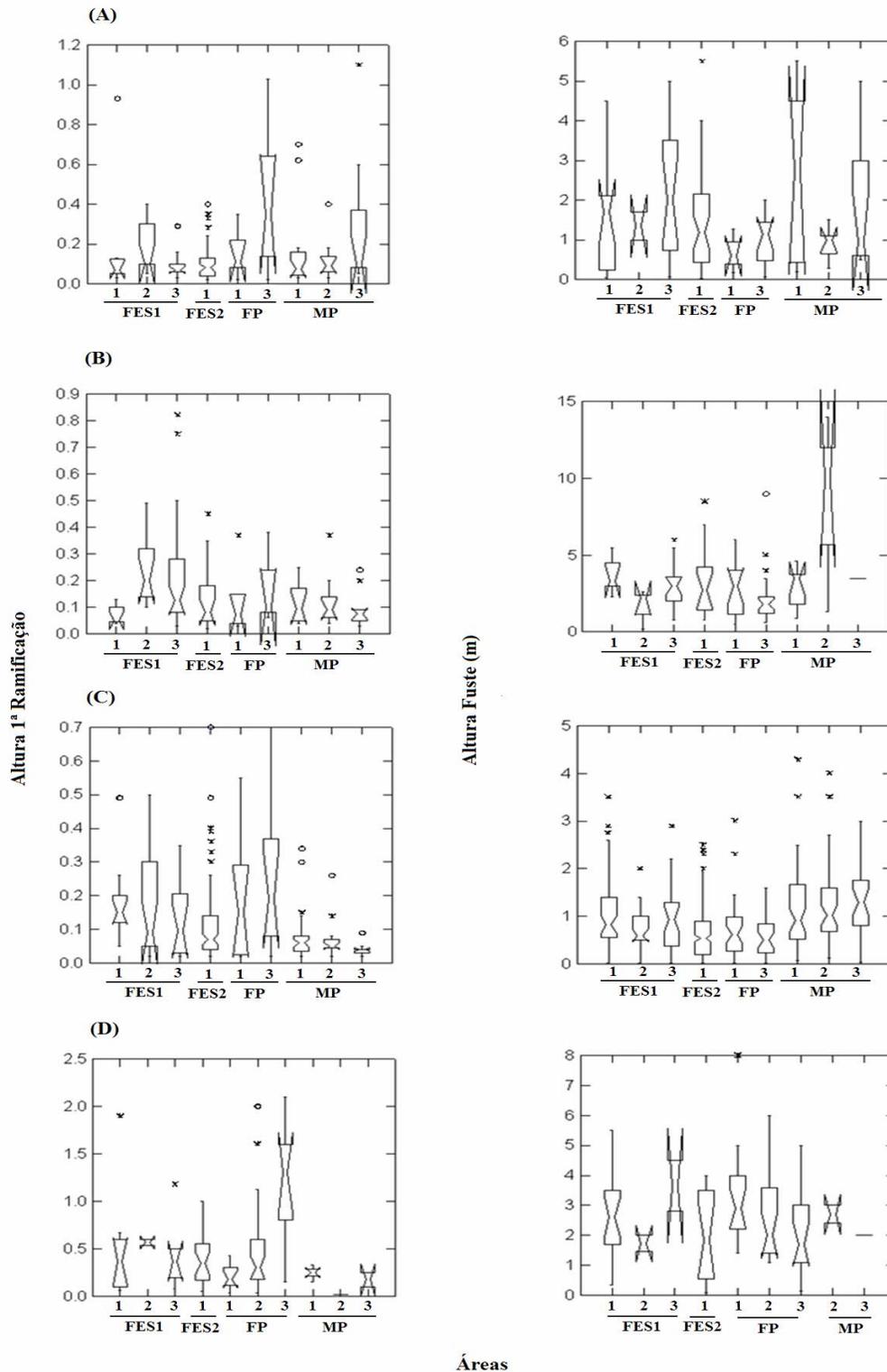


Figura 8. Proporção de indivíduos nas quatro classes de graus de quebras dos ramos para cada estágio ontogênico das espécies *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D) em diferentes áreas no local de estudo. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro. Classe 0 (0-25% de quebra dos ramos), Classe 1 (>25-50%), Classe 2 (>50-75%), Classe 3 (acima 75% de quebra dos ramos). FES1i, FPi e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua de 0,3 ha.



Áreas

Figura 9. Box-plots da altura da 1ª ramificação e da altura do fuste das espécies *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D). FES1i, FPI e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua de 0,3 ha.

Tabela 1. Resumo das informações sobre os descritores ambientais utilizados na caracterização da heterogeneidade ambiental nas três fisionomias florestais na Reserva Municipal de Santa Genebra: Floresta Estacional Semidecídua (FES), Floresta Paludosa (FP) e Floresta de Maria-Preta (MP).

Descritor	Importância na regeneração de árvores	Parâmetro utilizado e coleta dos dados	Caracterização dos descritores na área de estudo (Capítulo 1)
Luz	Importante para a germinação, estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas tropicais (Denslow 1987; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Svenning 2000)	Abertura do dossel Fotos hemisféricas	Não diferiu entre as fisionomias, mas em geral as parcelas da FP exibiram maiores valores. Distribuição aleatória para a maioria das áreas
Umidade do Solo	Solos com baixa umidade podem dificultar a penetração de raízes, enquanto que solos com elevada umidade inibem o estabelecimento de espécies que não toleram excesso de umidade (Kozlowski 1984)	Porcentagem de umidade do solo Método gravimétrico	Diferiu entre FES e MP, com MP apresentando menores valores. FP apresentou grande amplitude de variação. Padrão espacial agregado na maioria das áreas
Serapilheira	Inibição da regeneração, através de captação de luminosidade (Vazquez-Yanes <i>et al.</i> 1990); danos físicos às plântulas (Clark & Clark 1989; Scariot 2000); produção de compostos alelopáticos (Datta & Chatterjee 1980)	Profundidade da camada de serapilheira Régua	Não diferiu entre as fisionomias. Padrão homogêneo na FES. Agregação em pequenas escalas na maior parte das áreas
Abundância de árvores	Árvores maiores competem com árvores menores e apresentam maior eficiência competitiva, em razão da maior capacidade de captação de recursos (Weiner 1990)	Número de árvores com PAP \geq 15 cm	Não diferiu entre as fisionomias. Grande amplitude de variação nas escalas local e microlocal. Padrão aleatório na maioria das áreas, mas foi agregado em duas áreas da FP, em função da distribuição agregada de palmitos
Lianas	Lianas competem com árvores por luz, água e compostos nutricionais (Dillenburg <i>et al.</i> 1993) e, em grande abundância, podem causar excessivo peso para árvores, levando à quebra dos ramos (Putz 1984; Stevens 1987)	Estimativa da cobertura de lianas na copa das árvores	Não diferiu entre as fisionomias. Maior cobertura de lianas principalmente nas áreas da FES e FP. Distribuição agregada na escala microlocal. Na FP baixa cobertura de lianas sobre palmitos. Correlação positiva entre a cobertura de lianas e a taxa de danos às árvores em todas as fisionomias
Bambus	Associação negativa entre bambus e espécies arbóreas, possivelmente em função da competição por recursos e espaço (Oliveira-Filho <i>et al.</i> 1994; Tabarelli & Mantovani 2000).	Estimativa da cobertura de bambus por parcela	Bambus concentrados principalmente na FES. Padrão espacial agregado em pequenas escalas.

Tabela 2. Características dos folíolos e do caule das quatro espécies de *Trichilia* estudadas. Valores mínimo e máximo das medidas e número de indivíduos (N).

	Número de Folíolos	Comprimento do folíolo terminal (cm)	Largura do folíolo terminal (cm)	Área do folíolo terminal (cm ²)*	Comprimento do folíolo lateral (cm)	Largura do folíolo lateral (cm)	Área do folíolo lateral (cm ²)	Coloração do caule
<i>T. catigua</i>	1-13	4,8 – 11,0	1,5 – 3,3	5,65 – 31,97	3,6 – 12,7	1,4 – 3,8	4,81 – 32,99	Marron-esbranquiçado
<i>N</i>	37	16	16	16	27	27	27	
<i>T. clausenii</i>	1-3	9,0 - 30,5	2,5 – 7,8	21,2 – 147,50	8,5 -17,8	1,9-5,2	12,7-72,70	Varia na ontogenia
<i>N</i>	-	16	16	16	16	16	16	
<i>T. elegans</i>	1-12	3,5 – 9,5	1 – 2,8	3,53 -22,38	3,1 – 9,6	0,8 – 2,8	1,88 – 20,36	Marron
<i>N</i>	107	23	23	23	43	43	43	
<i>T. pallida</i>	1-9	11,4 – 33,0	4,2 – 11,0	43,87– 285,10	9,6 – 22,3	3,3 – 8,5	28,65– 143,53	Marron-alaranjado
<i>N</i>	59	18	18	18	18	18	18	

* Folíolo do ápice para *T. catigua* se assemelha a um folíolo terminal. Área do folíolo calculada baseada na área de uma elipse.

Tabela 3. Parâmetros das regressões lineares entre log da altura e log do diâmetro dos estádios ontogenéticos das quatro espécies estudadas. N = número de indivíduos, a = coeficiente linear, b = coeficiente angular, r^2 = coeficiente de determinação, p = significância das regressões. Letras iguais em sobrescrito indicam valores iguais de b, segundo testes *a posteriori* de Scheffé (p=0,05).

	N	a	b	r^2	p
<i>T. catigua</i>					
Juvenil	23	-0,1572	0,5948 ^a	0,5408	0,0002
Jovem I	118	-0,0122	0,7352 ^a	0,7878	<0,0001
Jovem II	27	-0,0075	0,6808 ^{a,b}	0,5000	0,0001
Adulto Vegetativo	62	-0,1828	1,2786 ^b	0,7312	<0,0001
Adulto Reprodutivo	11	-0,0958	1,1770 ^{a,b}	0,8390	0,0002
<i>T. clausenii</i>					
Juvenil	174	-0,1546	0,5968 ^a	0,7053	<0,0001
Jovem	110	-0,0293	0,7209 ^a	0,8080	<0,0001
Adulto Jovem	30	-0,2656	1,4931 ^b	0,6378	<0,0001
Adulto Maduro	55	0,1638	0,9899 ^b	0,3168	0,0001
<i>T. elegans</i>					
Juvenil	93	-0,2768	0,4931 ^a	0,5716	<0,0001
Jovem I	190	-0,1617	0,5742 ^a	0,5226	<0,0001
Jovem II	48	-0,0706	0,6681 ^{a,b}	0,2704	0,0003
Adulto Vegetativo	403	-0,1088	1,0257 ^b	0,7059	<0,0001
Adulto Reprodutivo	98	-0,1294	1,0668 ^b	0,6578	<0,0001
<i>T. pallida</i>					
Juvenil	106	-0,0339	0,7114 ^a	0,8169	<0,0001
Jovem I	80	0,0480	0,7214 ^a	0,7735	<0,0001
Jovem II	20	-0,1485	1,3638 ^b	0,5632	0,0003
Adulto Vegetativo	62	-0,1799	1,3027 ^b	0,6113	<0,0001
Adulto Reprodutivo	05	0,4852	0,3844	0,0268	0,7798

Tabela 4. Dados sobre a frequência de indivíduos da espécie *T. elegans* relacionados com reprodução vegetativa para cada estágio ontogenético. FES1i, FPi e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua de 0,3 ha.

Estádio / Área	Número de indivíduos de cada estágio em cada área	Número de indivíduos provenientes de propagação vegetativa, ligados até 3 cm de profundidade	Porcentagem de indivíduos provenientes de propagação vegetativa
Juvenil			
FES2	32	6	18,75%
Jovem I			
FES1-2	16	3	18,75%
FES1-3	10	1	10,00%
FES2	78	5	6,41%
MP1	38	1	2,63%
MP2	14	1	7,14%
Jovem II			
FES2	31	1	3,23%
Adulto Vegetativo			
FES1-1	39	4	10,26%
FES1-2	33	2	6,06%
FES1-3	25	1	4,00%
FES2	207	10	4,83%
MP1	38	1	2,63%
MP2	30	1	3,33%
Adulto Reprodutivo			
FES1-1	6	1	16,67%
FES1-3	4	1	25,00%
FES2	43	2	4,65%

Tabela 5. Parâmetros das regressões lineares entre log da altura e log do diâmetro para os estádios ontogenéticos juvenil e jovem da espécie *T. clausenii*, com diferente número de folíolos. N = número de indivíduos, a = coeficiente linear, b = coeficiente angular, r^2 = coeficiente de determinação, p = significância das regressões. Letras iguais em sobrescrito indicam valores iguais de b, segundo testes *a posteriori* de Scheffé ($p=0,05$). FU= folhas unifolioladas, FMU= folhas com mais de um folíolo.

	a	b	r²	p
Juvenil FU	-0,1545	0,6028 ^{a,b}	0,4500	<0,0001
Juvenil FMU	-0,1880	0,5057 ^a	0,6134	<0,0001
Jovem FU	0,0322	0,7474 ^{a,b}	0,5664	0,0049
Jovem FMU	0,0321	0,7544 ^b	0,7805	<0,0001

Tabela 6. Comparação das regressões entre log da altura e log do diâmetro para cada estádio ontogenético das espécies de *Trichilia* estudadas, nas diferentes áreas no local de estudo, segundo a análise de covariância. São indicados os valores de a (coeficiente linear) e b (coeficiente angular) comum, assim como os valores de Fs e significância das comparações para cada coeficiente.

	b	Fs	p	a	Fs	p
<i>T. catigua</i>						
Ju	regressões não significativas					
JvI	0,7244	Fs _(7,101) = 1,6689	0,1246	0,0121	Fs _(7,108) = 1,4939	0,1764
JvII	apenas uma regressão significativa					
AV	1,2451	Fs _(6,44) = 0,4141	0,8661	- 0,1703	Fs _(6,50) = 0,8396	0,5465
AR	apenas uma regressão significativa					
<i>T. clausenii</i>						
Ju	0,6196	Fs _(6,158) = 0,3038	0,9336	- 0,1386	Fs _(6,164) = 1,9738	0,0716
Jv	0,6983	Fs _(8,92) = 1,5504	0,1504	- 0,0325	Fs _(8,100) = 1,2889	0,2572
AJ	1,7108	Fs _(4,14) = 1,3773	0,2913	- 0,3908	Fs _(4,18) = 1,0567	0,4070
AM	1,1299	Fs _(4,42) = 1,9379	0,1210	-	-	-
<i>T. elegans</i>						
Ju	0,4945	Fs _(8,75) = 0,3005	0,9630	- 0,2759	Fs _(8,83) = 0,773	0,6288
JvI	0,5794	Fs _(8,172) = 1,0096	0,4311	- 0,1655	Fs _(8,180) = 2,7794	0,0066*
JvII	apenas uma regressão significativa					
AV	1,0107	Fs _(8,385) = 0,7944	0,6092	- 0,1067	Fs _(8,393) = 2,0102	0,0437*
AR	1,1464	Fs _(6,80) = 1,6629	0,1403	- 0,1574	Fs _(6,86) = 1,0883	0,3760
<i>T. pallida</i>						
Ju	0,7122	Fs _(5,89) = 0,8582	0,5140	- 0,0365	Fs _(5,94) = 5,2018	0,0005*
JvI	0,7420	Fs _(6,61) = 0,4018	0,8753	0,0407	Fs _(6,67) = 1,0231	0,4187
JvII	regressões não significativas					
AV	1,4099	Fs _(4,46) = 1,6629	0,1739	- 0,2511	Fs _(4,50) = 0,8552	0,4992
AR	regressões não significativas					

*Diferenças não significativas, segundo o teste *à posteriori* de Scheffé.

Tabela 7. Comparação do coeficiente linear (a) para o estágio ontogenético adulto maduro da espécie *T. clausenii* em diferentes áreas na área de estudo, através do teste a posteriori de Scheffé ($p=0,05$; $S=3,2088$). FES1i, FPi e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua 2.

Áreas	Valores de a	S
FP1 x FP3	0,1421 x -0,1619	4,7600
FES1-3 x FP3	0,2009 x -0,1619	6,8710
FES2 x FP3	0,1673 x -0,1619	5,3557

Tabela 8. Correlação entre os descritores ambientais analisados no estudo e a altura de indivíduos juvenis de *Trichilia* spp. na escala microlocal, segundo o teste parcial de Mantel. p = significância das áreas. N= número de indivíduos. FES1i, FPi e MPi correspondem as áreas da Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2 corresponde à área da Floresta Estacional Semidecídua 2.

	<i>T. catigua</i>	<i>T. clausenii</i>	<i>T. elegans</i>	<i>T. pallida</i>
Abertura do dossel (%)	FP3 0,2777; p=0,045; N=1	—	—	—
Umidade do solo (%)	FP3 -0,0775; p=0,045; N=1	FP1 0,2439; p=0,001; N=52	—	MP2 0,1189; p=0,058; N=2
Profundidade de serapilheira (cm)	FP3 0,1882; p=0,032; N=1	FES1-2 0,2786; p=0,055; N=1 MP1 -0,1040; p=0,034; N=14 MP3 0,2983; p=0,012; N=16	FES1-1 -0,1603; p=0,006; N=7 FES1-3 -0,1195; p=0,040; N=6	FES1-3 0,4470; p=0,004; N=2
Abundância de árvores	—	FP3 -0,1275; p=0,034; N=4	FES2 -0,0823; p=0,037; N=32 FP1 -0,1445; p=0,027; N=8 FP3 0,1948; p=0,050; N=10 MP1 -0,1348; p=0,041; N=7 MP2 0,1897; p=0,049; N=6 MP3 0,2983; p=0,012; N=14	—
Cobertura de bambus (%)	—	—	—	—

Capítulo 3. Padrão espacial de espécies de *Trichilia* (Meliaceae) em um fragmento florestal no sudeste brasileiro

Resumo

A ocupação diferencial das espécies em nichos preferenciais tem sido um dos mecanismos para explicar a coexistência das espécies e a maior diversidade de árvores em florestas tropicais. O objetivo do trabalho foi avaliar se espécies do mesmo gênero (*Trichilia*) ocupam de forma diferencial três fisionomias florestais distintas (Florestal Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta Monodominante) em um mesmo fragmento, e se há relação entre o padrão espacial das espécies avaliadas e a heterogeneidade ambiental. Foram estudadas as espécies *Trichilia catigua*, *T. clausenii*, *T. elegans* e *T. pallida*. Como descritores da heterogeneidade ambiental foram escolhidos a abertura do dossel, a umidade do solo, a profundidade da camada de serapilheira, a abundância de árvores e a cobertura de bambus. Foram avaliadas três escalas espaciais: escala fisionômica (variação dos descritores ambientais entre as fisionomias), escala local (variação entre áreas dentro de uma mesma fisionomia) e escala microlocal (variação entre parcelas de uma mesma área). Em geral, a abundância das espécies não diferiu nas três fisionomias, com exceção de *T. pallida*, que apresentou maior abundância na Floresta Paludosa. Para *T. elegans* as populações analisadas são formadas principalmente por indivíduos adultos, enquanto as outras espécies são formadas principalmente por indivíduos jovens. De maneira geral, foi encontrado padrão espacial aleatório na escala local, considerando todas as fases de desenvolvimento das espécies de *Trichilia*. Na maioria dos casos, não foi observada associação entre os indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos, contudo as associações presentes foram todas positivas e foram verificadas principalmente para *T. elegans*. A heterogeneidade ambiental não esteve, na maioria dos casos, associada com variações de abundância de indivíduos nos estádios iniciais de desenvolvimento de *Trichilia* spp., indicando que o padrão espacial de tais estádios pode estar relacionado com outros fatores, como o padrão de deposição de sementes por aves generalistas e facultativas, além de formigas; mortalidade das sementes causadas por fungos; presença de crescimento clonal, observado para *T. elegans*, entre outros. Em geral, as espécies de *Trichilia* ocuparam de forma similar as diferentes fisionomias e não foram associadas com condições ambientais específicas. Com isso, sugere-se que a coexistência das espécies de *Trichilia* analisadas esteja mais relacionada com diferenças na ocupação do estrato vertical da floresta, expressas por variações entre os estádios ontogenéticos, do que por diferenças associadas com a ocupação de ambientes preferenciais.

Palavras-chave: padrão espacial; *Trichilia*; heterogeneidade ambiental; coexistência.

Introdução

O estudo do padrão espacial das espécies consiste na descrição e quantificação da distribuição espacial dos organismos (Dale 1999). Os fatores que determinam a distribuição espacial de plantas podem variar de acordo com a escala espacial (Levin 1992). Em escalas mais amplas, como a distribuição geográfica das espécies, a distribuição espacial de plantas pode ser influenciada pela limitação da dispersão (Nathan & Muller-Landau 2000), fatores históricos (Simon & Hay 2003), fatores climáticos (Sugiyama 2003), atributos do solo (Simon & Hay 2003) e catástrofes naturais (Pascarella 1998). Já em pequenas escalas, como dentro de fragmentos florestais, por exemplo, tal distribuição pode estar relacionada com interações entre as espécies (Chapin 1989), tipo de dispersão (Nathan & Muller-Landau 2000), proximidade da planta-mãe (Janzen 1970), reprodução vegetativa (Brodie *et al.* 1995), segregação espacial entre plantas dióicas (Freeman *et al.* 1976) e a heterogeneidade ambiental (Hutchings 1997).

A heterogeneidade ambiental representa a variação espacial e/ou temporal dos fatores ambientais (Li & Reynolds 1995). A distribuição heterogênea dos fatores ambientais em florestas produz um conjunto de condições diversificadas para a regeneração das espécies vegetais (Hutchings 1997). Algumas espécies arbóreas em florestas tropicais requerem condições ambientais específicas para a regeneração, como espécies arbóreas que germinam somente em clareiras (Denslow 1980). A presença de nichos preferenciais tem sido um dos mecanismos utilizados para explicar a maior diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais (Grubb 1977; Ricklefs 1977; Denslow 1987). Segundo esta teoria, espécies arbóreas necessitam de condições ambientais particulares para a regeneração, e a partição dos recursos permitiria a coexistência de espécies (Grubb 1977; Denslow 1987; Denslow 1980). A diferenciação de nichos tem sido associada principalmente com a variação na disponibilidade de luz na floresta (Denslow 1980; Núñez-Farfán & Dirzo 1988; Trichon *et al.* 1998; Nicotra *et al.* 1999; Svenning 2000; Poorter & Arets 2003). Outros fatores incluem a distribuição

preferencial de espécies arbóreas com relação à topografia (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Clark *et al.* 1995; Cielo-Filho *et al.* 2007), características físico-químicas do solo (Davies *et al.* 1998; Oliveira-Filho *et al.* 2001), umidade do solo (Marques & Joly 2000; Souza & Martins 2004) e camada de serapilheira (Molofsky & Augspurger 1992). Contudo, um número significativo de espécies arbóreas em florestas tropicais não apresenta associação com um tipo de habitat ou condições ambientais específicas (Hubbell & Foster 1990; Pitman *et al.* 1999; Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001) e um grande número de espécies comuns possui semelhanças em termos dos requerimentos para a regeneração (Hubbell & Foster 1990). Com isso, florestas tropicais apresentam desde espécies altamente especializadas (Souza & Martins 2004) até espécies generalistas, que se estabelecem em uma ampla gama de ambientes (Hubbell & Foster 1990).

O padrão espacial das espécies arbóreas pode variar ao longo da ontogenia, devido à atuação simultânea dos fatores ambientais e fatores bióticos em cada fase de desenvolvimento. O padrão espacial de sementes está associado com o padrão de deposição das sementes pelos dispersores (Nathan & Muller-Landau 2000), com as condições ambientais necessárias para a germinação (Hutchings 1997) e atuação dos predadores de sementes (Janzen 1970). Já para plântulas e estádios ontogenéticos jovens, a distribuição espacial está associada com a competição, principalmente intraespecífica (Augspurger 1984) e atuação de herbívoros (Janzen 1970). Para o estágio adulto, o padrão espacial pode estar relacionado com a presença de crescimento clonal (Brodie *et al.* 1995) e competição (Chapin *et al.* 1989).

Em todas as fases de desenvolvimento, a heterogeneidade ambiental pode influenciar nos padrões de recrutamento e mortalidade para espécies arbóreas, fornecendo locais adequados ou inadequados para o estabelecimento e manutenção das espécies (Hutchings 1997). A heterogeneidade ambiental também pode estar associada com a reprodução dos indivíduos adultos, à medida que áreas com condições ambientais mais favoráveis, como áreas mais iluminadas, podem garantir um

suprimento de energia, que pode ser convertido na reprodução. Com isso, a distribuição espacial de indivíduos reprodutivos pode ser agregada em áreas com condições ambientais favoráveis.

Com o objetivo de avaliar o padrão espacial de espécies do mesmo gênero *Trichilia* (*T. catigua*, *T. clausenii*, *T. elegans* e *T. pallida*), que co-ocorrem em um fragmento com diferentes fisionomias florestais (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta Monodominante), e relacionar tal distribuição com fatores ambientais, são propostas as seguintes questões: (1) Há diferenças no padrão espacial de indivíduos de *Trichilia* sp., considerando as diferentes fases de desenvolvimento das espécies? (2) A abundância de indivíduos no início da ontogenia em pequenas escalas está associada com a heterogeneidade ambiental? Supõe-se que variações no padrão espacial entre espécies e entre fases de desenvolvimento de uma mesma espécie podem indicar diferenças na ocupação de ambientes. No caso de as espécies estarem associadas com fatores ambientais distintos, isso pode ser indicativo de preferência por determinada condição ambiental.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'S e 47°06'W), localizada no município de Campinas (SP), sudeste do Brasil. O fragmento florestal de 251,77 ha está localizado em zona urbana e apresenta altitudes entre 580-670 m (Leitão-Filho 1995). O clima é classificado como Cwa no sistema de Köppen, com temperatura média anual de 20,6°C e precipitação total anual de aproximadamente 1360 mm, concentrada na estação úmida de novembro a abril (Leitão-Filho 1995). O fragmento é composto principalmente por Floresta Estacional Semidecídua, mas apresenta regiões disjuntas de Floresta Paludosa, em algumas zonas mais baixas, que correspondem a cerca de 15% da área de estudo (Leitão-Filho 1995). Florestas paludosas apresentam microtopografia irregular, com canais de água e áreas mais altas, não alagadas, onde se estabelece a maioria das espécies que consegue

tolerar altos níveis de umidade do solo (Ivanauskas *et al.* 1997; Toniato *et al.* 1998; Marques & Joly 2000; Souza & Martins 2005). O local de estudo também apresenta uma floresta monodominante de aproximadamente 0,5 ha. A espécie monodominante no dossel é *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk (Sapindaceae), conhecida como maria-preta, por isso tal floresta foi denominada Floresta de Maria-Preta (Capítulo 1). Supõe-se que a monodominância na área de estudo esteja associada com características do solo, como menor umidade (Capítulo 1).

Espécies estudadas

Trichilia apresenta 70 espécies, sendo o maior gênero da família Meliaceae no Brasil, com 43 gêneros (Pennington *et al.* 1981). No local de estudo há registros de ocorrência de seis espécies deste gênero: *T. catigua*, *T. casaretti*, *T. claussenii*, *T. elegans*, *T. hirta* e *T. pallida* (Nave 1999; Morellato 2004), contudo *T. casaretti* e *T. hirta* são representadas por poucos indivíduos no fragmento estudado e não foram incluídas no estudo. As espécies estudadas ocorrem apenas no continente americano e *T. catigua*, *T. claussenii* e *T. elegans* apresentam registros de ocorrência apenas na América do Sul, enquanto *T. pallida* ocorre também na América Central (Solomon 2007). No Brasil, tais espécies estão distribuídas principalmente no centro-sul, com *T. pallida* apresentando a maior amplitude de ocorrência e *T. claussenii* a menor amplitude (Klein 1984; Pastore 2003). Em um inventário florístico realizado em 159 fragmentos de remanescentes florestais no município de Campinas, *T. catigua*, *T. claussenii* e *T. pallida* ocorreram em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta Ribeirinha (Santin 1999), e *T. pallida* ocorreu em 67,9% dos fragmentos analisados, *T. claussenii* ocorreu em 50,94%, e *T. catigua* em 17,61% dos fragmentos. Nos fragmentos de floresta paludosa foi registrada a ocorrência principalmente de *T. pallida* (Santin 1999).

As espécies são consideradas esciófilas ou de luz difusa e seletivas higrófilas (Klein 1984). *T. catigua*, *T. claussenii* e *T. pallida* apresentam hábito arbóreo, enquanto *T. elegans* apresenta hábito

arbustivo (Morellato 2004). As espécies apresentam flores unissexuais, em geral são dióicas e polinizadas por mariposas, abelhas e vespas (Morellato 2004). Não há produção de frutos sem polinização (Morellato 2004). Os frutos são circundados por um arilo fino ou carnosos, em geral vermelho, sendo dispersos por aves frugívoras (Gondim 2001; Morellato 2004). Em cada fruto há uma ou duas sementes (Klein 1984). Além disso, observou-se a ocorrência de crescimento clonal em *T. elegans* (Capítulo 2).

Amostragem e coleta de dados

Para avaliar se o padrão espacial das espécies de *Trichilia* varia em diferentes tipos de habitats foram escolhidas as três fisionomias florestais presentes na área de estudo: Floresta Estacional Semidecídua (FES), Floresta Paludosa (FP) e Floresta de Maria-Preta (MP). Em cada fisionomia foram alocadas três áreas de 0,1 ha (25 x 40 m) cada, subdivididas em 40 parcelas de 5 x 5 m. Adicionalmente, na Floresta Estacional Semidecídua foram alocadas três áreas contíguas de 0,1 ha (75 x 40 m), denominada FES2, com o objetivo de se avaliar se a heterogeneidade ambiental difere das três áreas distantes entre si. Para o estudo foram consideradas três escalas espaciais: a escala fisionômica, que se refere às variações ambientais entre fisionomias florestais; a escala local, que abrange a variação entre áreas dentro de uma mesma fisionomia florestal; e a escala microlocal, que corresponde à variação espacial dos descritores analisados entre parcelas, dentro de uma mesma área.

Durante o período de janeiro a março de 2006 foram identificados e marcados todos os indivíduos das quatro espécies de *Trichilia* avaliadas em cada parcela. Um indivíduo foi definido como um tronco único emergindo no nível do solo. Os indivíduos foram classificados de acordo com o estágio ontogenético, segundo uma classificação adaptada dos estágios ontogenéticos propostas por Gatsuk *et al.* (1980) (Capítulo 2). Todas as espécies apresentaram quatro estágios ontogenéticos: para *T. catigua*, *T. elegans* e *T. pallida* foram identificados os estágios de juvenil, jovem I, jovem II e

adulto, enquanto para *T. clausenii* foram identificados os estádios de juvenil, jovem, adulto jovem e adulto maduro (Capítulo 2).

Para verificar se há associação da heterogeneidade ambiental com o padrão espacial das espécies de *Trichilia* foram utilizados descritores abióticos (abertura do dossel, umidade do solo e profundidade da camada de serapilheira) e descritores bióticos (abundância de árvores com PAP \geq 15 cm e cobertura de bambus) (Tabela 1). Informações detalhadas sobre a coleta dos dados ambientais, assim como os resultados obtidos, são encontradas no Capítulo 1.

Análises estatísticas

Para avaliar a abundância das diferentes espécies no fragmento e para uma mesma espécie em diferentes fisionomias foram utilizados diagramas de caixas (“box-plots”). As abundâncias das espécies de *Trichilia* foram comparadas graficamente e as áreas foram consideradas iguais quando ocorreu sobreposição dos intervalos de confiança das medianas (Mc Gill *et al.* 1978). Os diagramas de caixa foram feitos no programa *Systat* versão 10.2 (SPSS 2000).

Para verificar a presença de agregação de parcelas com maior ou menor abundância de *Trichilia*, em cada estágio ontogenético, foi considerada a autocorrelação espacial, isto é, se os valores de densidade de indivíduos exibiam dependência espacial entre as unidades amostrais (Legendre & Fortin 1989). A autocorrelação espacial foi avaliada por meio de correlogramas, que são gráficos cujos valores de autocorrelação espacial são colocados na ordenada em função da distância entre as unidades amostrais (Legendre & Fortin 1989). Como valor de autocorrelação espacial foi escolhido o índice Z de Moran, que considera os intervalos de confiança dos dados, permitindo maior facilidade na observação do gráfico (Doak *et al.* 2007). São considerados significativos apenas os valores de autocorrelação espacial que estejam dentro do intervalo de confiança (Doak *et al.* 2007). Para testar a significância do correlograma como um todo foi utilizada a correção de Bonferroni, que considera testes múltiplos

(Legendre & Fortin 1989). Os correlogramas detectam tanto a presença de agregação quanto a distância entre as manchas de agregação para cada estágio ontogenético.

A associação entre indivíduos da mesma espécie em diferentes estágios ontogenéticos foi avaliada através da correlação parcial de Mantel, que considera dados com autocorrelação espacial (Rosenberg 2001). Foram feitas correlações entre os estágios, duas a duas, separadamente. Para testar a significância das correlações foram feitos testes de permutação aleatória à *posteriori*, 5000 vezes para cada correlação. As correlações, assim como os testes de significância foram feitos no programa *Passage* versão 1.1 (Rosenberg 2001). A abundância de plantas reprodutivas foi associada separadamente com os fatores ambientais, a fim de se avaliar se os eventos reprodutivos foram associados com a heterogeneidade ambiental. Para avaliar a relação entre a abundância de indivíduos no início da ontogenia e de indivíduos reprodutivos com os fatores ambientais avaliados também foi utilizada a correlação parcial de Mantel. No caso dos indivíduos reprodutivos foi analisada apenas a espécie *T. elegans*, pois as outras espécies avaliadas apresentaram baixo número ou ausência de indivíduos reprodutivos durante o período de estudo (Capítulo 2).

Resultados

Distribuição espacial das espécies de *Trichilia*

Abundância

Na escala fisionômica, todas as espécies, em todos os estágios ontogenéticos, ocorreram nas três fisionomias florestais avaliadas. Contudo, na escala área, destaca-se a FP2, onde se observou a ocorrência apenas de *T. pallida*.

Foram amostrados 1925 indivíduos das quatro espécies de *Trichilia*. A abundância das espécies de *Trichilia*, considerando todas as fisionomias, não diferiu, contudo *T. elegans* apresentou maior

amplitude de variação do número de indivíduos do que as outras espécies estudadas (Figura 1, Tabela 2).

Na escala fisionômica, a abundância de *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. elegans* não diferiu entre as fisionomias, mas *T. pallida* apresentou maior número de indivíduos na FP do que nas outras fisionomias (Figura 2, Tabela 2). Na escala local, em geral, as áreas em uma mesma fisionomia exibiram grande variação, explicitada pela grande amplitude dos diagramas de caixas (Figura 2).

Estrutura de estádios ontogenéticos

A estrutura de estádios ontogenéticos foi avaliada na escala fisionômica e local. Na escala fisionômica observa-se que, em geral, as populações de *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. pallida* são formadas por indivíduos em estádios iniciais da ontogenia (Figura 3). Já as populações de *T. elegans* são compostas principalmente por indivíduos adultos (Figura 3). Na escala local, a estrutura de estádios ontogenéticos foi heterogênea entre áreas de uma mesma fisionomia para *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. pallida*, enquanto que para *T. elegans*, tal estrutura foi mais homogênea entre as populações analisadas (Figura 3).

Agregação entre as unidades amostrais (parcelas)

Na escala fisionômica, observou-se que a maioria dos estádios ontogenéticos não exibiu agregação entre as parcelas, indicando a presença de padrão espacial aleatório (Figura 4). Na escala local, para todas as espécies, em todos os estádios ontogenéticos, houve variação do padrão espacial entre áreas de uma mesma fisionomia (Figura 4). Na escala microlocal, em geral, observou-se independência espacial entre as unidades amostrais (parcelas). No caso de FES2 observou-se autocorrelação espacial para os estádios iniciais de *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. pallida* e adulto

vegetativo de *T. elegans* (Figura 5). Para os indivíduos reprodutivos de *T. elegans*, apenas FES1-1 e MP3 exibiram agregação positiva na primeira classe de distância (Figura 4).

Associação entre indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos

A associação entre os indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos de uma mesma espécie foi avaliada nas escalas fisionômica, local e microlocal. Em geral, os indivíduos não estiveram associados no espaço, mas nos casos em que ocorreram associações, estas foram positivas (Tabela 3). Na escala fisionômica foram observadas associações principalmente na Floresta Estacional Semidecídua e na Floresta Paludosa (Tabela 3). Na escala local e microlocal, as áreas da Floresta Estacional Semidecídua apresentaram maior número de associações positivas entre os estádios ontogenéticos das espécies de *Trichilia* avaliadas (Tabela 3). A espécie *T. elegans* apresentou maior número de associações do que as outras espécies avaliadas (Tabela 3).

Relação entre fatores ambientais e padrão espacial de espécies de *Trichilia*

Relação entre a abundância de *Trichilia* sp. e os fatores ambientais

Em cada área (dez no total), a abundância de indivíduos juvenis e jovens foi correlacionada com os descritores ambientais (cinco no total) para as quatro espécies estudadas. Das 400 correlações realizadas, apenas 31 delas (7,7%) foram significativas (Tabela 4). As correlações foram significativas principalmente para *T. elegans*, enquanto *T. clausenii* exibiu um menor número de correlações com os fatores ambientais. Das correlações significativas encontradas, as principais foram: profundidade de serapilheira (correlação negativa), abundância de árvores (correlação positiva); umidade do solo (correlação positiva); abertura do dossel (correlação negativa); cobertura de bambus (correlação positiva) (Tabela 4). Contudo, com exceção da cobertura de bambus, para todos os outros descritores observaram-se áreas que exibiram correlações opostas às mencionadas acima, indicando a grande

variabilidade de associações entre os fatores ambientais e a distribuição espacial de indivíduos no início da ontogenia. (Tabela 4).

Relação entre a abundância de plantas reprodutivas e os fatores ambientais

Em cada área (dez no total), a abundância de indivíduos adultos reprodutivos da espécie *T. elegans* foi correlacionada com os cinco descritores ambientais. Das cinquenta correlações realizadas, apenas seis (12%) foram significativas: abertura do dossel (MP1: -0,123; p=0,013; N=12); umidade do solo (FES2: -0,103; p=0,010; N=46 e FP1: 0,200; p=0,011; N=7); abundância de árvores (FES1-1: 0,331; p=0,004; N=8 e FP3: 0,222; p=0,043; N=2) e cobertura de bambus (FES2: -0,096; p=0,038; N=46), indicando que aparentemente a heterogeneidade ambiental não influencia os eventos reprodutivos nesta espécie.

Discussão

Distribuição espacial das espécies de *Trichilia*

Na escala de distribuição geográfica, as espécies do gênero *Trichilia* avaliadas são encontradas em uma série de fisionomias florestais: Florestas Estacionais Semidecíduas (Fonseca & Rodrigues 2000; Santos & Kinoshita 2003), Florestas Decíduas (Ivanauskas & Rodrigues 2000; Werneck *et al.* 2000), Florestas Estacionais Mistas (Klein 1984, Patrício & Cervi 2005), Florestas Ribeirinhas (Durigan *et al.* 2000; Bertani *et al.* 2001), Florestas Paludosas (Toniato *et al.* 1998; Santin 1999) e, menos freqüentemente, em Florestas Ombrófilas (Pastore 2003). *T. catigua*, *T. claussenii*, *T. elegans* e *T. pallida* foram inclusive consideradas espécies indicadoras de Florestas Estacionais no estado de São Paulo (Oliveira 2006). Esta ampla distribuição em escalas maiores também foi encontrada em escalas menores neste estudo, com as espécies ocorrendo em todas as fisionomias avaliadas.

No caso da Floresta Paludosa avaliada no estudo, todas as espécies ocorreram nesta fisionomia, com exceção de uma área com altos níveis de umidade do solo (Capítulo 1), com a ocorrência apenas de *T. pallida*. Além disso, em geral as espécies de *Trichilia* não apresentaram diferenças na forma dos indivíduos nas áreas de Floresta Paludosa, comparando-se com as outras fisionomias (Capítulo 2). Contudo, a ocorrência de apenas *T. pallida* em área com maior umidade do solo indica que a espécie pode possuir mecanismos fisiológicos que permitem a tolerância a áreas com altos valores de umidade do solo. A maior abundância de *T. pallida* em Florestas Paludosas (Toniato *et al.* 1998; Santin 1999; Gomes *et al.* 2004), comparada com as outras espécies de *Trichilia*, também observada em outros estudos, pode estar relacionada com esta suposta tolerância a maiores taxas de umidade do solo. Entretanto, são necessários estudos posteriores experimentais de ecofisiologia para avaliar tal suposição.

A Floresta Monodominante de Maria-Preta, com suas características particulares, como baixa diversidade arbustivo-arbórea (Nave 1999), dominância de *Diatenopteryx sorbifolia* no dossel, e elevada abundância de algumas espécies arbustivas, como *Actinostemon klotschii* Muell Arg. e *Metrodorea nigra* A St. Hil. no sub-bosque (Capítulo 1), se constitui em um ambiente restritivo para as espécies vegetais que ocupam o *continuum* de Floresta Estacional Semidecídua. Há maiores evidências de que o solo seja o fator restritivo para o estabelecimento de grande parte das espécies (Capítulo 1). Mas, o padrão espacial das espécies de *Trichilia*, principalmente em relação à abundância de indivíduos, indica que aparentemente tal floresta monodominante não se constitui em um ambiente restritivo para estas espécies, que ocupam o local de maneira similar às outras fisionomias.

A elevada abundância de *T. elegans* na maior parte das áreas pode estar associada com a estratégia de regeneração desta espécie. A presença de crescimento clonal observada para a espécie pode contribuir para o aumento populacional, pois a reprodução vegetativa tem sido associada com a ocupação de ambientes, formando agregados com alta densidade de indivíduos (Brodie *et al.* 1995). Além disso, as populações de indivíduos de *T. elegans* analisadas no estudo são formadas

principalmente por indivíduos adultos. Supõe-se que *T. elegans* apresente estratégia de rápido crescimento no início da ontogenia e passagem para estádios mais tardios mais rapidamente do que as outras espécies (Capítulo 2). Nas áreas avaliadas 50-70% dos indivíduos eram adultos, de modo que grande parte da população na área amostrada ou está se reproduzindo ou apresenta capacidade reprodutiva. Com isso, supõe-se que *T. elegans* apresente grande disponibilidade de frutos, que podem ser expressos em maiores valores de abundância, comparado com as outras espécies de *Trichilia*. Contudo, são imprescindíveis estudos demográficos para confirmar tal suposição.

Avaliações temporais da dinâmica de comunidades no local de estudo têm sido realizadas em uma área permanente de 1 ha na Floresta Estacional Semidecídua, no mesmo local onde se estabeleceu a área de 0,3 ha. Ao longo de 20 anos, *T. clausenii* tem se mantido como a espécie mais abundante nesta área, considerando árvores com perímetro à altura do peito ≥ 10 cm (F.T. Farah, comunicação pessoal). Contudo, comparando-se a abundância de indivíduos das espécies de *Trichilia* deste trabalho com um estudo sobre a fitossociologia do sub-bosque (Salis *et al.* 1996), observou-se uma diminuição da abundância de indivíduos de *T. clausenii* neste estrato, enquanto houve um grande aumento da abundância de indivíduos de *T. elegans*. Com isso, sugerem-se estudos posteriores que avaliem a distribuição espacial das espécies de *Trichilia* neste local, a fim de acompanhar as modificações na composição da comunidade e investigar possíveis causas da mudança do tamanho populacional das espécies em questão nos estratos inferiores da floresta.

A distribuição espacial ao longo da ontogenia e fatores associados

A grande variabilidade de padrões de distribuição espacial observada para as espécies de *Trichilia*, em diferentes fisionomias florestais dentro de um mesmo fragmento, indica que um conjunto complexo de processos pode atuar simultaneamente. Portanto, um mesmo padrão espacial pode ser derivado de

diferentes processos ecológicos (Levin 1992), que podem atuar de maneira diversa ao longo da ontogenia (Hutchings 1997).

As sementes das espécies do gênero *Trichilia* avaliadas, em paisagens fragmentadas, são dispersas por uma série de aves, tanto espécies generalistas (frugívoros facultativos) quanto espécies especialistas (frugívoros obrigatórios) (Gondim 2001; Morellato 2004). Tais aves apresentam diferenças em termos da frequência de visitas, duração da visita, consumo dos frutos e forma de consumo dos frutos (Gondim 2001). As aves que dispersam as sementes das espécies em questão são principalmente “maceradoras” e “engolidoras” (Gondim 2001). As espécies maceradoras apenas retiram o arilo, total ou parcialmente, e deixam cair a semente próximo à planta-mãe, mas mesmo assim são importantes para a sobrevivência das sementes, pois a retirada do arilo inibe ataques de fungos (Gondim 2001). Já as espécies engolidoras, regurgitam ou defecam as sementes intactas longe da planta-mãe, sendo considerados dispersores mais efetivos (Gondim 2001). Além disso, observaram-se formigas retirando frutos diretamente dos galhos de *T. elegans*, sugerindo que formigas também atuem como dispersores. Com isso, supõe-se que o padrão de deposição das sementes seja bastante diverso, mesmo considerando um mesmo fragmento florestal, em função do comportamento variado e do grande número de dispersores.

As sementes das espécies avaliadas não apresentam dormência (Gondim 2001) e nem comportamento fotoblástico (Valio 2003). Germinam em poucos dias (6 a 10) e sementes sem arilo apresentam maior taxa de germinação (Gondim 2001). Além disso, apresentam alto grau de ataque por fungos (Gondim 2001). A atuação de patógenos é um dos principais fatores que determinam a mortalidade de sementes e plântulas (Janzen 1970), influenciando assim na distribuição espacial de plântulas.

Associações positivas intraespecíficas, como as encontradas entre indivíduos de estádios iniciais e adultos, podem estar relacionadas com limitação na dispersão (Nathan & Muller-Landau 2000), crescimento clonal (Brodie *et al.* 1995; Souza *et al.* 2003) e requerimentos ambientais semelhantes entre diferentes fases de desenvolvimento. A limitação na dispersão pode ter sido um fator associado

com o padrão espacial encontrado, devido à atuação dos dispersores maceradores, conforme discutido acima e/ou relacionado com o fato de que a maioria das sementes cai próximo à planta-mãe, devido à queda espontânea dos frutos (Janzen 1970). O crescimento clonal (Capítulo 2), presente em *T. elegans* também pode ter sido um fator preponderante na associação intraespecífica. Já a predominância do padrão espacial aleatório para as espécies de *Trichilia* e ausência de segregação negativa entre diferentes estádios ontogenéticos indicam que as espécies não necessitam de condições ambientais específicas nos diferentes estádios ontogenéticos.

A quantificação da heterogeneidade ambiental na área de estudo indica que há grande variabilidade espacial das condições ambientais, principalmente na escala local e microlocal (Capítulo 1). Contudo, a distribuição espacial das espécies de *Trichilia* no início da ontogenia, em geral, não foi associada com os fatores analisados. Uma hipótese é de que os fatores estejam associados em conjunto e de que não há um fator ambiental preponderante determinando a distribuição espacial de tais espécies nas fisionomias analisadas. Uma outra possibilidade, que não exclui a primeira, é de que os fatores ambientais analisados apresentem grande heterogeneidade temporal, de modo que condições ambientais favoráveis sejam alteradas a todo o momento, determinando assim variações nos padrões de recrutamento e mortalidade para as espécies consideradas.

Durante a ontogenia há um aumento contínuo do tamanho dos indivíduos e a forma dos indivíduos não foi associada com os fatores ambientais analisados (Capítulo 2). Plantas masculinas e femininas das espécies de *Trichilia* avaliadas não apresentam diferenças de tamanho, nem agregação espacial (Morellato 2004). No caso dos indivíduos com frutos da espécie *T. elegans*, o baixo número de agregações espaciais e correlações significativas entre a abundância dos indivíduos e os fatores ambientais indicam que plantas femininas adultas não necessitam de condições ambientais particulares para se tornarem reprodutivas, considerando as variáveis ambientais analisadas.

No estudo observou-se que as espécies de *Trichilia* em geral não apresentaram preferência por determinado habitat e que a distribuição de indivíduos no início da ontogenia não esteve associada com

a heterogeneidade ambiental. Hubbell & Foster (1990) em estudo em uma floresta tropical na América Central, verificaram que a espécie comum *Trichilia tuberculata* não apresentou preferência por um habitat específico, estabelecendo-se de forma similar em áreas com diferentes condições ambientais. Sugere-se que as espécies de *Trichilia* analisadas sejam similares em termos de requerimentos ambientais. Além disso, presume-se que um dos mecanismos que possibilitam o estabelecimento de tais espécies em uma ampla gama de florestas estão relacionados com a tolerância a diferentes condições ambientais. Supõe-se que a coexistência das espécies em questão esteja mais relacionada com diferenças na ocupação do estrato vertical da floresta, expressas por variações entre os estádios ontogenéticos (Capítulo 2), do que por diferenças associadas com a ocupação de ambientes preferenciais.

Referências Bibliográficas

- Augspurger, C.K. (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Bertani, D.F.; Rodrigues, R.R.; Batista, J.L.F. & Shepherd, G.J. (2001). Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 11-23.
- Brodie, C.; Houle, G. & Fortin, M.-J. (1995). Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Québec reconstructed from spatial analysis. *Journal of Ecology* 83: 309-320.
- Chapin, F.S.; Graw, J.B. & Shaver, G.R. (1989). Competition causes regular spacing of alder in Alaskan shrub tundra. *Oecologia* 79: 412-416.
- Cielo-Filho, R.; Gneri, M.A. & Martins, F.R. (2007). Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a seasonal semideciduous forest in SE Brazil. *Plant Ecology* 190: 189-203.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55: 225-230.
- Clark, D.A.; Clark, D.B.; Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Datta, S.C. & Chatterjee, A.K. (1980). Allelopathic potential of *Polygonum orientale* in relation to germination and seedling growth of weeds. *Flora* 169: 459-465.
- Dale, M.R.T. (1999). *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, London.
- Davies S.J., Palmiotto P.A., Ashton P.S., Lee H.S. & Lafrankie J.V. (1998). Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.
- Denslow, J.S. (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (suppl.): 47-55.
- Denslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Doak, D.; Pollock, J.; Rose, A.; Knowlton, J.; Booth, M. & Parker, I. (2007). Statistical/Modeling tools for design and analysis of conservation monitoring data. Department of Ecology and Evolutionary Biology, UC Santa Cruz. <http://bio.research.ucsc.edu/people/doaklab/natconserv/index.html>. Citado em 15 de março de 2007.

- Durigan, G.; Franco, G.A.D.C.; Saito, M. & Baitello, J.B. (2000). Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 371-383.
- Fonseca, R.C.B. & Rodrigues, R.R. (2000). Análise estrutural e aspectos do mosaico sucessional de uma floresta semidecídua em Botucatu, SP. *Scientia Forestalis* 57: 27-43.
- Freeman, D.C.; Klihoff, L.G. & Charnov (1976). Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193: 597-599.
- Gatsuk L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- Gomes, B.Z.; Martins, F.R. & Tamashiro, J.Y. (2004). Estrutura do cerradão e da transição entre cerradão e floresta paludícola num fragmento da International Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 249-262.
- Gondim, M.J.C. (2001). Dispersão de sementes de *Trichilia* spp. (Meliaceae) por aves em um fragmento de mata mesófila semidecídua, Rio Claro, SP, Brasil. *Ararajuba* 9: 101-112.
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological 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. & Foster, R.B. (1990). The fate of juveniles trees in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In: (S. Bawa & M. Hadley eds). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Unesco, Paris. pp 317-341.
- Hutchings, M.J. (1997). The structure of plant populations. In: *Plant Ecology* (M. J. Crawley). 2^a ed. Blackwell Science, London. pp. 342-348.
- Ivanauskas, N.M.; Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. (1997). Aspectos ecológicos de um trecho de floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 139-153.
- Ivanauskas, N.M. & Rodrigues, R.R. (2000). Florística e fitossociologia de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 291-304.
- Klein, R.M. (1984). *Flora Ilustrada Catarinense: Meliáceas*. Imprensa Oficial do Estado de Santa Catarina, Itajaí.
- Kozlowski, T.T. 1984. *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando.

- Janzen, D.H (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Legendre, P. & Fortin, M-J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Leitão-Filho, H.F. (1995). A vegetação da reserva de Santa Genebra. Em: Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. (eds). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 97-136.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Li, H. & Reynolds, J.F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284.
- Marques, M.C.M. & Joly, C.A. (2000). Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 107-112.
- Mc Gill, R., Tukey, J.W. & Larsen, W.A. (1978). Variations of Box Plots. *The American Statistician* 32: 12-16.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992). The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Morellato, L.P.C. (2004). Phenology, sex ratio, and spatial distribution among dioecious species of *Trichilia* (Meliaceae). *Plant Biology* 6: 491-497.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nave, A.G. (1999). Determinação de unidades ecológicas num fragmento de floresta nativa, com auxílio de sensoriamento remoto. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz, Piracicaba.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L & Iriarte, S.V.B (1999). Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nuñez-Farfán, J. & Dirzo, R. (1988). Within-gap heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-284.
- Oliveira, R.J. (2006). Variação da composição florística e da diversidade alfa das florestas atlânticas no estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. (1994). Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a Tropical Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113: 99-124.

- Oliveira-Filho, A.T.; Curi, N.; Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. (2001). Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 58: 139-158.
- Pascarella, J.B. (1998). Resiliency and response to hurricane disturbance in a tropical shrub, *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae), in south Florida. *American Journal of Botany* 85: 1207-1215.
- Pastore, J.A. (2003). Meliaceae. In: *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo Volume 3* (Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Giulietti, A. M. & Melhem, T. S. Editores) pp: 225-240.
- Patrício, P.C. & Cervi, A.C. (2005). O gênero *Trichilia* P. Browne (Meliaceae) no estado do Paraná, Brasil. *Acta Biológica Paranaense* 34: 27-71.
- Pennington, T.D.; Styles, B.T. & Taylor, D.A.H. (1981). Meliaceae. *Flora Neotropica Monograph* The New York Botanical Garden, New York.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.; Silman, M.R. & Nuñez, P. (1999). Tree species distributions in a upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Poorter, L. & Arets, 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.
- Ricklefs, R.E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.
- Rosenberg, M.S. (2001). *Passage. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic Exegesis*. Version 1.1. Department of Biology, Arizona. State University, Tempe, AZ.
- Salis, S.M.; Zickel, C.S. & Tamashiro, J.Y. (1996). Fitossociologia do sub-bosque da mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas (estado de São Paulo). *Naturalia* 21: 171-180.
- Santin, D.A. (1999). A vegetação remanescente do município de Campinas (SP): mapeamento, caracterização fisionômica e florística, visando a conservação. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Santos, K. & Kinoshita, L.S. (2003). Flora arbustivo-arbórea do fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, município de Campinas, SP. *Acta Botânica Brasilica* 17: 325-341.
- Scariot, A. (2000). Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32: 662-669.
- Simon, M.F. & Hay, J.H. (2003). Comparison of common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315-326.
- Solomon, J. (2007). Missouri Botanical Garden's VAST (VAScular Tropicos). <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>. Citado em 1 de abril de 2007.

- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2004). Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research* 19: 521-532.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2005). Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180: 161-173.
- SPSS INC (2000). SYSTAT version 10.2, standard version. SPSS, Inc. Chicago.
- Sugiyama, S. (2003). Geographical distribution and phenotypic differentiation in populations of *Dactylis glomerata* L. in Japan. *Plant Ecology* 169: 295-305.
- Svenning, J-C. (2000). Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32: 252-261.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. (2000). Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- Trichon, V., Walter, J.-M.N. & Laumonier, Y. (1998). Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- Toniato, M.T.Z., Leitão-Filho, H.F. & Rodrigues, R.R. (1998). Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 197-210.
- Valio, I.F.M. 2003. Seedling growth of understorey species of a Southeast Brazilian tropical forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46: 697-703
- Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sanchez-Coronado, M.E., Huante, P., Toledo, J.R. & Barradas, V.L. (1990). Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000). Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464-478.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 360-364.
- Werneck, M.S.; Franceschinelli, E.V. & Tameirão-Neto, E. (2000). Mudanças na florística e estrutura de uma floresta decídua durante um período de quatro anos (1994-1998) na região do Triângulo Mineiro, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 401-413.

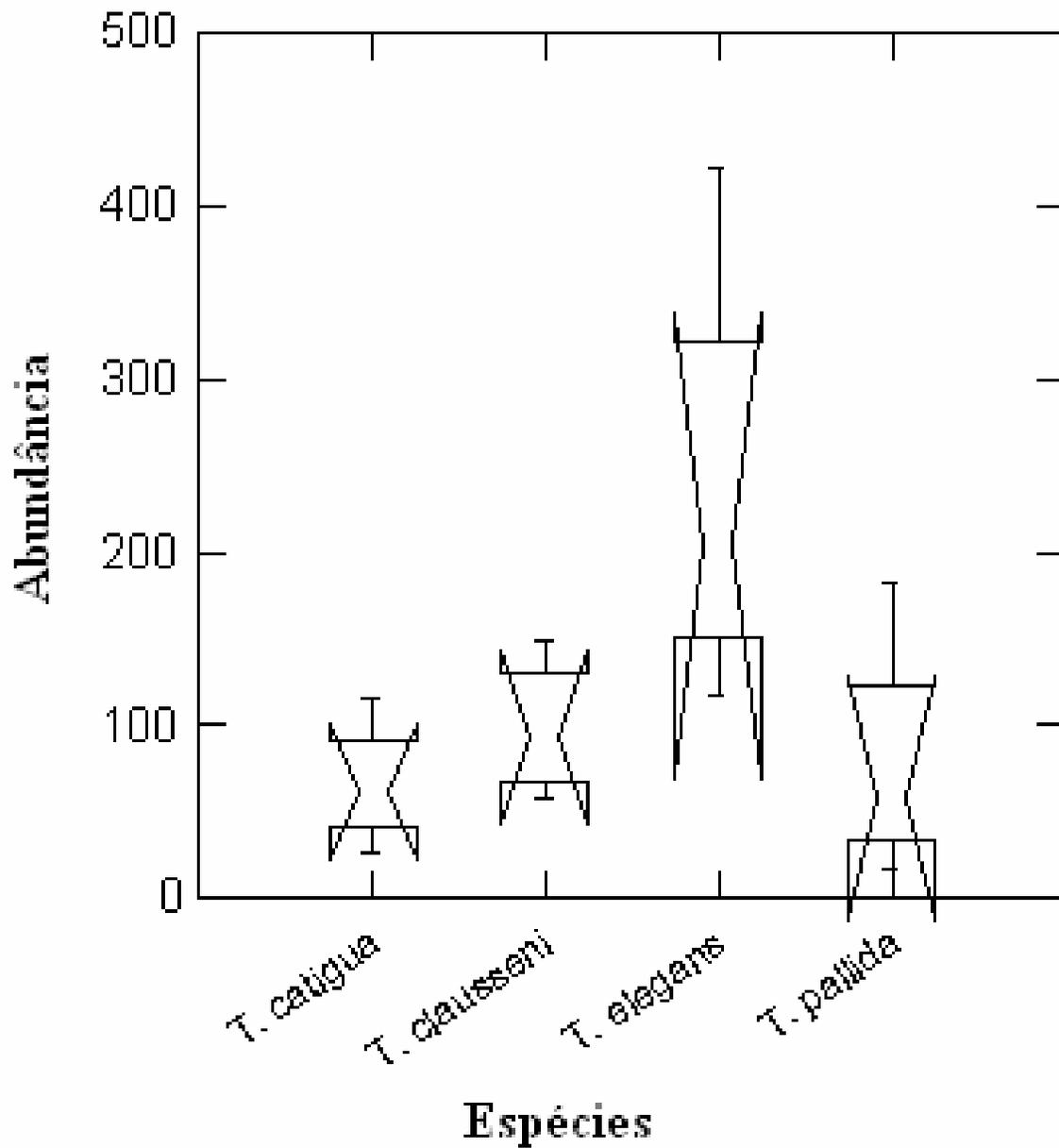


Figura 1. Distribuição da abundância de *Trichilia* sp. na Unidade de Conservação de Santa Genebra, Campinas (SP), considerando as diferentes fisionomias florestais avaliadas (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta).

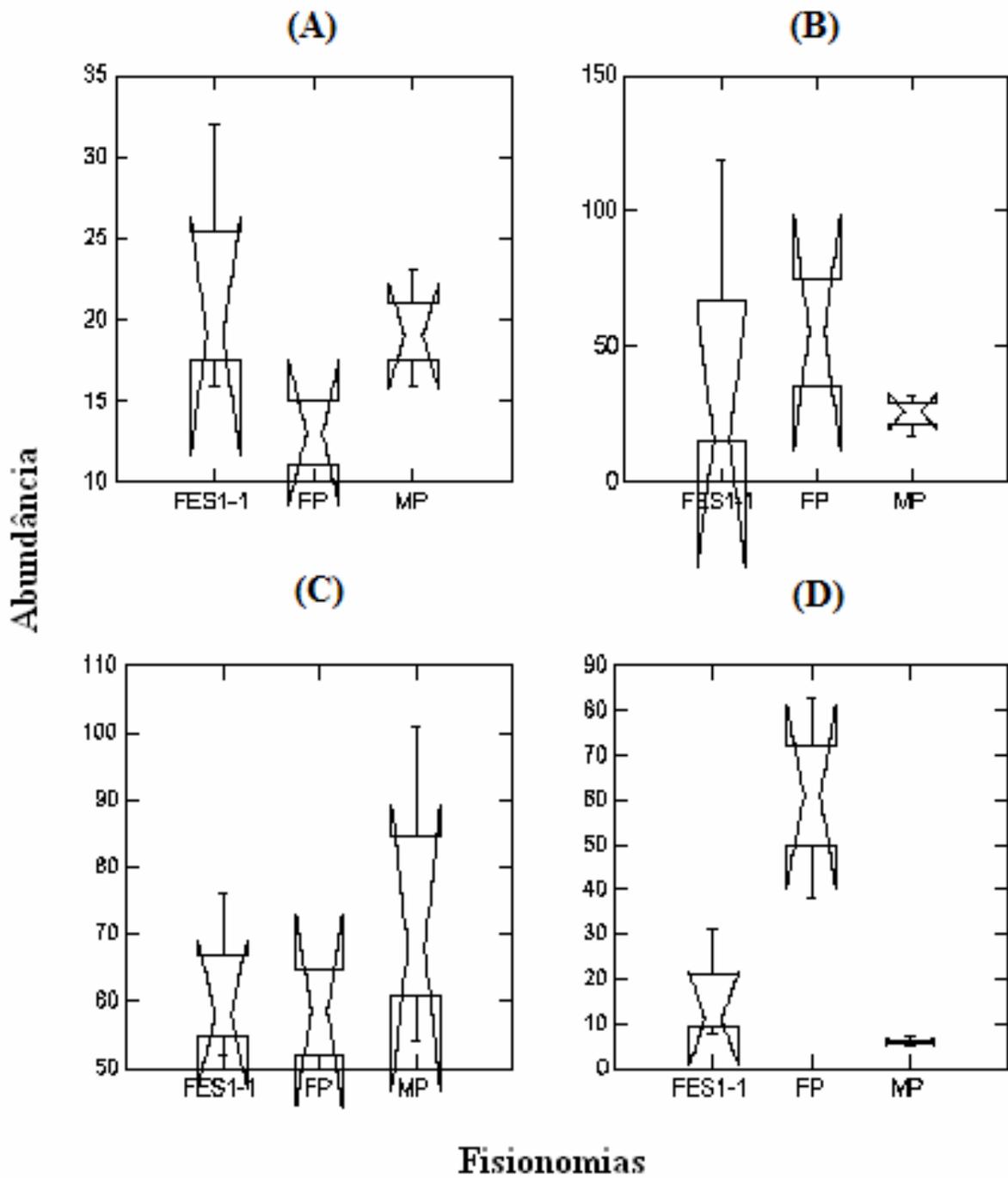


Figura 2. Distribuição da abundância de *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D) nas diferentes fisionomias florestais avaliadas. Floresta Estacional Semidecídua 1= FES1; Floresta Paludosa =FP; Floresta de Maria-Preta=MP.

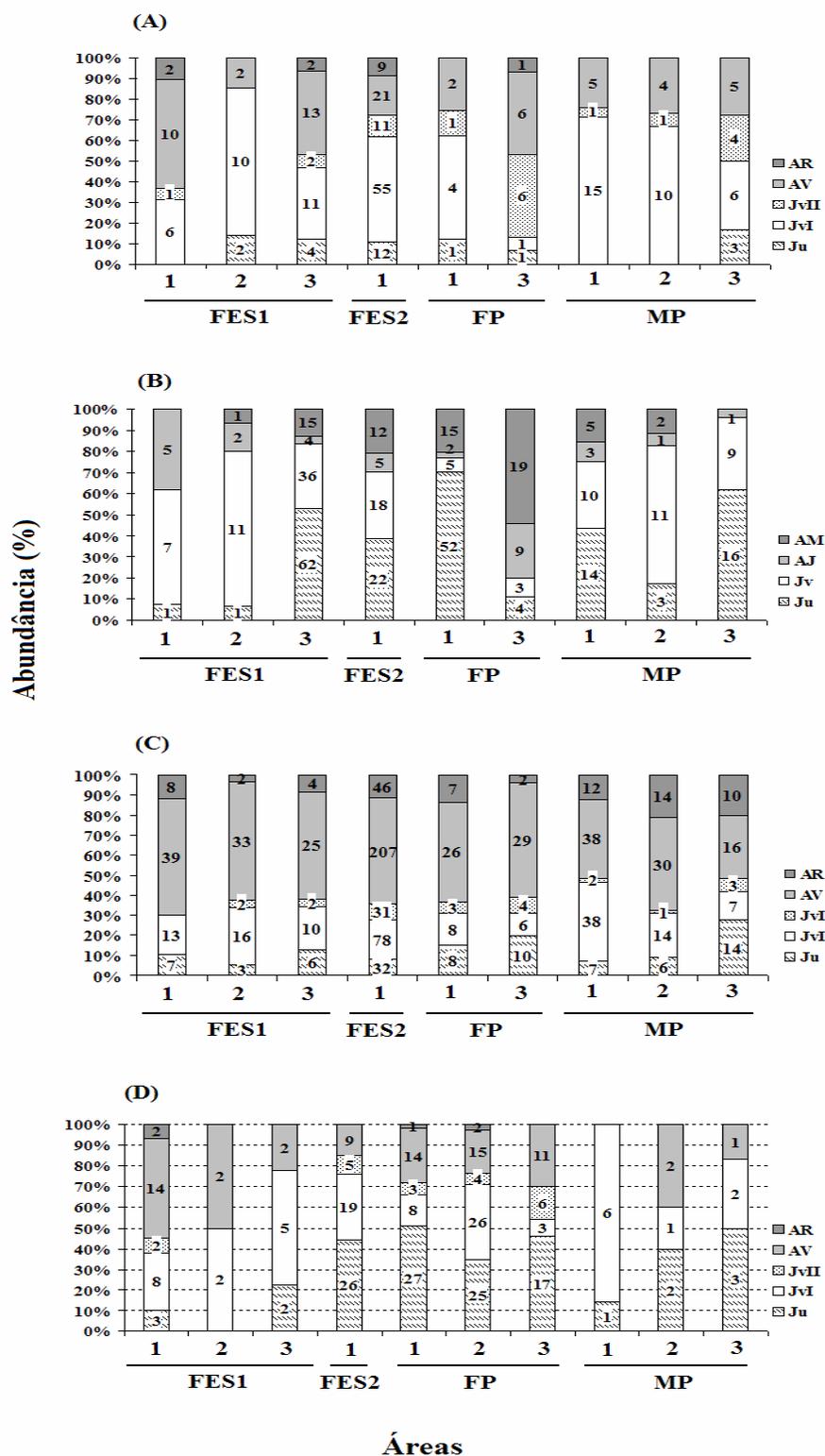
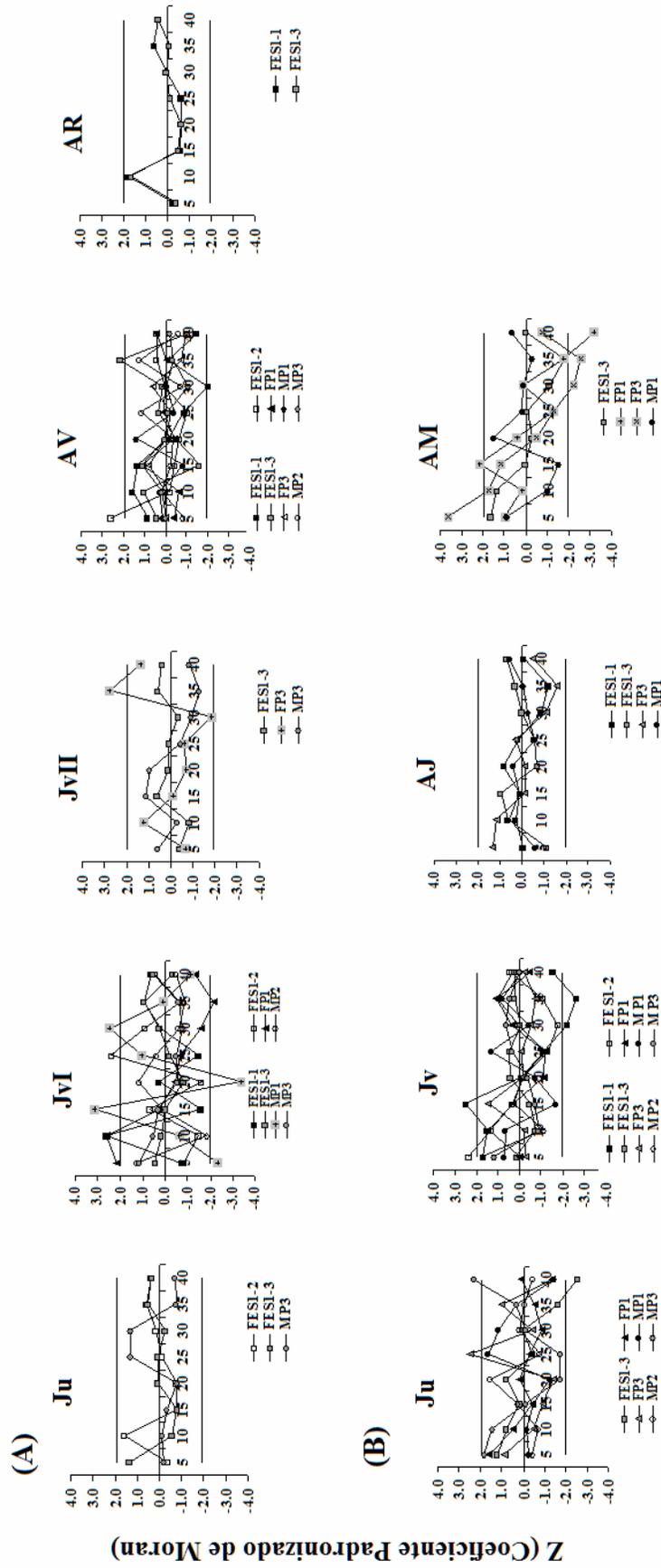


Figura 3. Estrutura de estádios ontogenéticos de *Trichilia catigua* (A), *T. clausenii* (B), *T. elegans* (C) e *T. pallida* (D) nas diferentes fisionomias florestais avaliadas. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro. FES1-i, Fpi e Mpi representam áreas de Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente.



Classes de Distância

Continua...

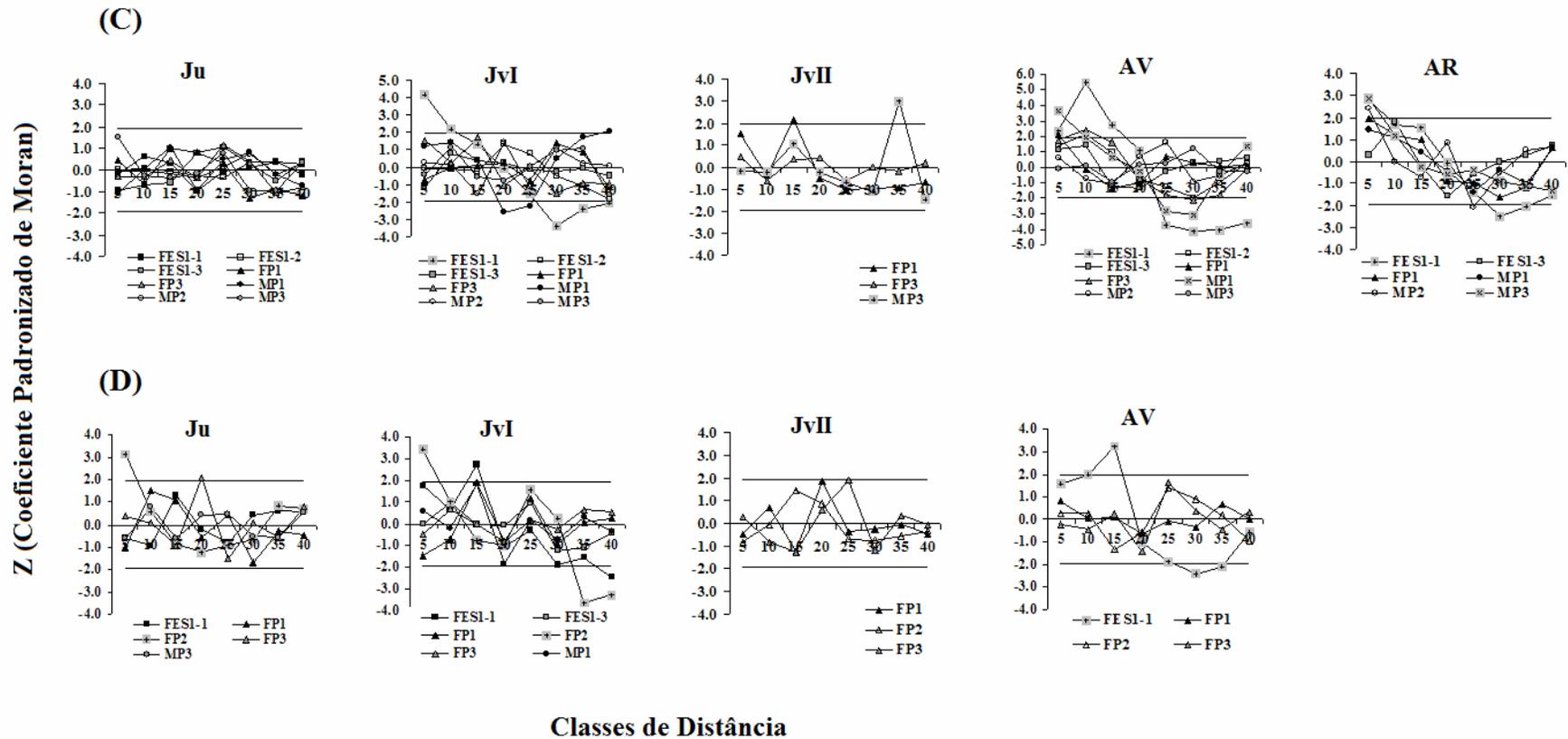


Figura 4. Avaliação da presença de agregação espacial entre as unidades amostrais (parcelas) pelos correlogramas para indivíduos de *Trichilia* sp. em diferentes estádios ontogenéticos. A=*T. catigua*; B=*T. claussenii*; C=*T. elegans*; D=*T. pallida*. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro. FES1-i, Fpi e Mpi representam áreas de Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. Os valores entre as linhas indicam padrão espacial aleatório para classes de distância individuais. Correlogramas significativos indicam agregação espacial em, pelos menos, uma classe de distância e estão destacados em cinza.

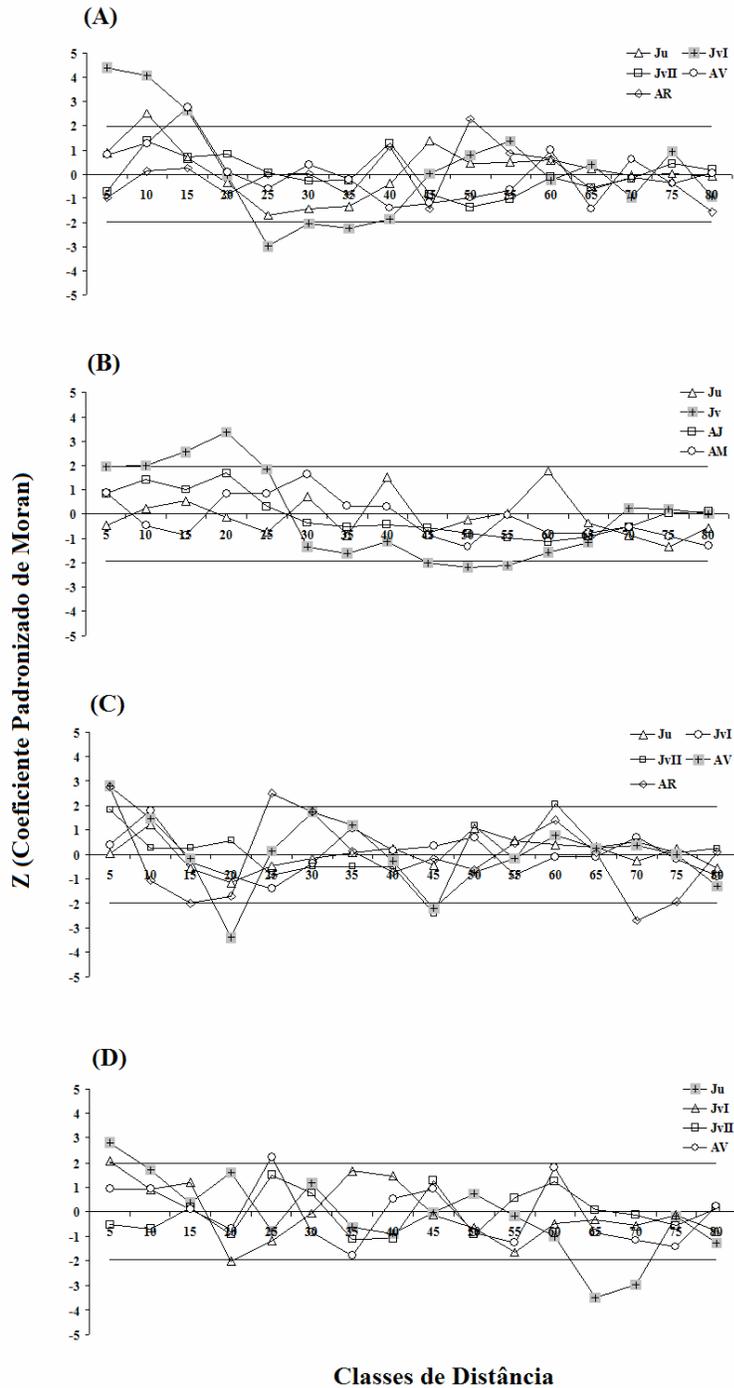


Figura 5. Avaliação da presença de agregação espacial entre as unidades amostrais (parcelas) pelos correlogramas para indivíduos de *Trichilia* sp. em diferentes estádios ontogenéticos na área FES 2 (Floresta Estacional Semidecídua 2), considerando os diferentes estádios ontogenéticos. A=*T. catigua*; B=*T. clausenii*; C=*T. elegans*; D=*T. pallida*. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro. Os valores entre as linhas indicam padrão espacial aleatório para classes de distância individuais. Correlogramas significativos indicam agregação espacial em, pelos menos, uma classe de distância e estão destacados em cinza.

Tabela 1. Resumo das informações sobre os descritores ambientais utilizados na caracterização da heterogeneidade ambiental nas três fisionomias florestais na Reserva Municipal de Santa Genebra: Floresta Estacional Semidecídua (FES), Floresta Paludosa (FP) e Floresta de Maria-Preta (MP).

Descritor	Importância na regeneração de árvores	Parâmetro utilizado e coleta dos dados	Caracterização dos descritores na área de estudo (Capítulo 1)
Luz	Importante para a germinação, estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas tropicais (Denslow 1987; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Svenning 2000)	Abertura do dossel Fotos hemisféricas	Não diferiu entre as fisionomias, mas em geral as parcelas da FP exibiram maiores valores. Distribuição aleatória para a maioria das áreas
Umidade do Solo	Solos com baixa umidade podem dificultar a penetração de raízes, enquanto que solos com elevada umidade inibem o estabelecimento de espécies que não toleram excesso de umidade (Kozlowski 1984)	Porcentagem de umidade do solo Método gravimétrico	Diferiu entre FES e MP, com MP apresentando menores valores. FP apresentou grande amplitude de variação. Padrão espacial agregado na maioria das áreas
Serapilheira	Inibição da regeneração, através de captação de luminosidade (Vazquez-Yanes <i>et al.</i> 1990); danos físicos às plântulas (Clark & Clark 1989; Scariot 2000); produção de compostos alelopáticos (Datta & Chatterjee 1980)	Profundidade da camada de serapilheira Régua	Não diferiu entre as fisionomias. Padrão homogêneo na FES. Agregação em pequenas escalas na maior parte das áreas
Abundância de árvores	Árvores maiores competem com árvores menores e apresentam maior eficiência competitiva, em razão da maior capacidade de captação de recursos (Weiner 1990)	Número de árvores com PAP \geq 15 cm	Não diferiu entre as fisionomias. Grande amplitude de variação nas escalas local e microlocal. Padrão aleatório na maioria das áreas, mas foi agregado em duas áreas da FP, em função da distribuição agregada de palmitos
Lianas	Lianas competem com árvores por luz, água e compostos nutricionais (Dillenburg <i>et al.</i> 1993) e, em grande abundância, podem causar excessivo peso para árvores, levando à quebra dos ramos (Putz 1984; Stevens 1987)	Estimativa da cobertura de lianas na copa das árvores	Não diferiu entre as fisionomias. Maior cobertura de lianas principalmente nas áreas da FES e FP. Distribuição agregada na escala microlocal. Na FP baixa cobertura de lianas sobre palmitos. Correlação positiva entre a cobertura de lianas e a taxa de danos às árvores em todas as fisionomias
Bambus	Associação negativa entre bambus e espécies arbóreas, possivelmente em função da competição por recursos e espaço (Oliveira-Filho <i>et al.</i> 1994; Tabarelli & Mantovani 2000).	Estimativa da cobertura de bambus por parcela	Bambus concentrados principalmente na FES. Padrão espacial agregado em pequenas escalas.

Tabela 2. Número de indivíduos de *Trichilia* sp. nas escalas local e fisionômica. FES1=Floresta Estacional Semidecídua 1; FES2= Floresta Estacional Semidecídua 2; FP=Floresta Paludosa; MP=Floresta de Maria-Preta. FES1-i, Fpi e Mpi representam áreas de Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente.

		<i>T. catigua</i>	<i>T. clausenii</i>	<i>T. elegans</i>	<i>T. pallida</i>
FES1	FES1-1	19	16	76	31
	FES1-2	16	15	58	08
	FES1-3	32	119	52	11
	Total	67	150	186	50
FES2	Total	116	58	422	66
FP	FP1	11	75	65	61
	FP2	-	-	-	83
	FP3	15	36	52	38
	Total	26	111	117	182
MP	MP1	23	32	101	07
	MP2	16	17	68	05
	MP3	19	26	54	06
	Total	58	75	223	18
TOTAL		267	394	948	316

Tabela 3. Associação entre indivíduos das espécies de *Trichilia* em diferentes fases de desenvolvimento. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, JvII=Jovem II, AV=Adulto Vegetativo, AR=Adulto Reprodutivo, Jv=Jovem, AJ=Adulto Jovem, AM=Adulto Maduro. FES1-i, Fpi e Mpi representam áreas de Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2=Floresta Estacional Semidecídua 2. São indicados os valores da correlação, seguidos dos valores de p.

	<i>T. catigua</i>	<i>T. clausenii</i>	<i>T. elegans</i>	<i>T. pallida</i>
Ju x JvI	----	----	FES1-3 (0,284; 0,050) FP3 (0,365; 0,036)	----
Ju x JvII	FES1-3 (0,636; 0,052)	----	FP3 (0,548; 0,025)	----
Ju x AV	NS	----	FES1-1 (0,245; 0,028) FES1-3 (0,261; 0,052) FP3 (0,503; 0,009)	----
Ju x AR	FES2 (0,306; 0,007)	----	FES1-2 (0,678; 0,047)	----
JvI x JvII	FES1-1 (0,596; 0,045)	----	FES2 (0,178; 0,022)	----
JvI x AV	FES2 (0,148; 0,039)	----	FES2 (0,114; 0,029) MP2 (0,243; 0,014)	FP2 (0,318; 0,005)
JvI x AR	FES1-3 (0,481; 0,053)	----	FES1-1 (0,298; 0,020) FES2 (0,133; 0,046) FP3 (0,701; 0,005)	FES1-1(0,602; 0,007)
JvII x AV	FES2 (0,316; 0,003)	----	FES1-2 (0,519; 0,006) FP3 (0,490; 0,024)	FP1 (0,347; 0,024)
JvII x AR	----	----	FES2 (0,195; 0,012)	----
AV x AR	FES1-3 (0,394; 0,023)	----	NS	----
Ju x Jv	----	FES1-3 (0,292; 0,014) FP1(0,410; 0,007) MP3 (0,215; 0,050)	----	----
Ju x AJ	----	NS	----	----
Ju x AM	----	NS	----	----
Jv x AJ	----	FES1-2 (0,402; 0,048) FES2 (0,236; 0,037) FP3 (0,790; 0,004)	----	----
Jv x AM	----	FP3 (0,400; 0,051)	----	----
AJ x AM	----	FP3 (0,597; 0,001)	----	----

Tabela 4. Correlação entre a abundância de indivíduos de *Trichilia* sp. nos estádios iniciais da ontogenia e fatores ambientais. Ju=Juvenil, JvI=Jovem I, Jv=Jovem. FES1-i, Fpi e Mpi representam áreas de Floresta Semidecídua 1, Floresta Paludosa e Floresta de Maria-Preta, respectivamente. FES2=Floresta Estacional Semidecídua 2. São indicados os valores da correlação, seguidos dos valores de p.

	<i>T. catigua</i>	<i>T. clausenii</i>	<i>T. elegans</i>	<i>T. pallida</i>
Abertura do Dossel	FP3 - Ju 0,278; p=0,040; N=1	----	MP1 - Ju -0,138; p=0,028; N=7 FES2 - JvI -0,097; p=0,020; N=78	FES2 - Ju -0,098; p=0,017; N=26
Umidade do Solo	FP1- JvI 0,277; p=0,002; N=4 FP3 - Ju -0,077; p=0,021; N=1 MP1 - JvI 0,090; p=0,051; N=15	MP1 - Ju 0,166; p=0,051; N=14 FP1 - Jv 0,130; p=0,054; N=5	----	FES1-3 JvI 0,239; p=0,048; N=5 MP2 - Ju 0,174; p=0,046; N=2
Profundidade de Serapilheira	FES1-2 - JvI -0,137; p=0,053; N=10 FP1- JvI -0,120; p=0,046; N=4 FP3 - Ju 0,188; p=0,044; N=1 MP3 - JvI -0,110; p=0,047; N=6	MP1 - Ju -0,102; p=0,015; N=14	FES1-1 - Ju -0,158; p=0,008; N=7 FES1-3 - Ju -0,126; p=0,023; N=6 MP1 - JvI -0,095; p=0,025; N=38 MP3 - JvI -0,135; p=0,013; N=7	FES1-3 - Ju 0,389; p=0,006; N=2 FP1 - JvI -0,140; p=0,002; N=8 FP3 - JvI -0,141; p=0,003; N=3
Abundância de Árvores	----	FES1-2 - Jv 0,233; p=0,044; N=11	FES2 - JvI 0,120; p=0,022; N=78 FP1 - Ju -0,127; p=0,033; N=8 FP3 - Ju 0,267; p=0,010; N=10 FP3 - JvI 0,281; p=0,008; N=6	----
Cobertura de Bambus	----	----	FES1-1 - JvI 0,174; p=0,020; N=13	FES1-1 - JvI 0,152; p=0,047; N=8 FES1-3 - JvI 0,204; p=0,010; N=5

Considerações Finais

No estudo sobre a coexistência das espécies de *Trichilia* na Reserva de Santa Genebra, levantaram-se evidências de que variações interespecíficas nas características estruturais ao longo da ontogenia podem ser mecanismos reguladores mais importantes para a coexistência de tais espécies do que a presença de nichos preferenciais. Também se verificou que populações de *T. elegans* são formadas predominantemente por indivíduos adultos, enquanto as outras três espécies são representadas basicamente por indivíduos jovens. Estudos de dinâmica populacional auxiliariam na compreensão das diferentes estratégias de regeneração das espécies de *Trichilia*. Além disso, a avaliação dos processos demográficos (crescimento, natalidade, mortalidade e recrutamento), considerando as três fisionomias florestais, seria uma outra ferramenta para avaliar a ocupação das espécies estudadas nos diferentes tipos de habitat.

No estudo verificou-se que as espécies de *Trichilia* nas diferentes fisionomias não diferiram com relação à forma, expressa pela relação alométrica altura e diâmetro. Contudo, variações na forma também podem ser expressas por outras partes da planta, como a copa e o sistema de raízes. Estudos que avaliassem tais descritores elucidariam melhor a relação entre a heterogeneidade ambiental e a forma das espécies de *Trichilia*. A tolerância por condições de maior umidade do solo, observada para *T. pallida*, também pode estar associada com modificações no sistema de raízes e/ou diferenças com relação a taxas de germinação em relação às outras espécies de *Trichilia*. Para avaliar tais questões são necessários estudos sobre a morfologia das espécies, assim como estudos ecofisiológicos.

Com relação às fisionomias analisadas, na Floresta de Maria-Preta foi observada monodominância de *Diatenopteryx sorbifolia* (maria-preta). Para esta fisionomia sugerem-se estudos posteriores sobre as causas da monodominância, avaliando tanto fatores externos, como análises físico-químicas do solo, quanto fatores associados com a característica de *D. sorbifolia*, como taxas de

predação de sementes e herbivoria; presença de ectomicorrizas; taxa de produção de sementes, presença de compostos alelopáticos na serapilheira, entre outras características auto-ecológicas.

Na Floresta Paludosa, destaca-se a grande amplitude de variação da umidade do solo nos morrinhos, inclusive com áreas que exibiram valores de umidade do solo similares às fisionomias mais secas. Com isso, indica-se que há morrinhos na Floresta Paludosa que podem atuar como microlocais adequados para a germinação e estabelecimento de espécies que não toleram o alagamento. Para avaliar tal suposição são necessárias análises temporais mais detalhadas, a fim de avaliar a dinâmica do alagamento em diferentes pontos da Floresta Paludosa, e como tal variação temporal influencia nas taxas de germinação e estabelecimento das espécies arbóreas. Além disso, estudos futuros em outras florestas paludosas que avaliassem a umidade do solo em diferentes áreas seriam interessantes, a fim de verificar se a grande amplitude de variação da umidade do solo encontrada neste estudo é um caso pontual ou se é uma tendência de florestas paludosas.

Na Floresta Estacional Semidecídua destaca-se a cobertura de bambus, observada principalmente nesta fisionomia. As correlações positivas encontradas entre a cobertura de bambus e abundância de indivíduos no início da ontogenia de *T. elegans* e *T. pallida* indicam que tais espécies aparentemente não são afetadas negativamente pelo elevado agrupamento de bambus. Com isso, avaliações futuras sobre a regeneração abaixo de bambus auxiliariam a entender se espécies tolerantes à sombra são afetadas por bambus da mesma forma que espécies intolerantes à sombra, assim como elucidar melhor quais os fatores que estariam associados com a influência do bambu sobre a regeneração, como menor incidência de luz, grande produção de serapilheira, produção de compostos alelopáticos.

A correlação positiva encontrada em todas as fisionomias entre o grau de cobertura de lianas e a taxa de danos às árvores da comunidade arbórea e as espécies de *Trichilia* indica que a elevada cobertura de lianas observada em todas as fisionomias pode afetar negativamente as espécies arbóreas. Sugere-se que planos de manejo levem em consideração variações entre as espécies com relação à

cobertura por lianas. Em áreas com elevada abundância de palmitos, por exemplo, em geral as lianas ocupam maciçamente árvores de outras espécies e, com isso, as medidas de manejo devem ser diferentes de áreas onde as lianas ocupam de forma mais homogênea as árvores da comunidade. Outra sugestão é a avaliação das espécies arbóreas que apresentam menores taxas de cobertura de lianas ao longo da ontogenia, de modo que tal característica seja incluída na escolha de espécies para recomposição vegetal.

Por fim, questões relacionadas com a ontogenia das espécies estudadas ainda permanecem em aberto, como o papel do crescimento clonal para a espécie *T. elegans* e os mecanismos relacionados com a presença de seqüências ontogenéticas distintas observada para espécie *T. clausenii*.