

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

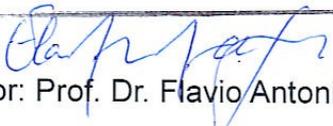


RAFAEL CARVALHO DA COSTA

**“MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA EM FLORESTAS TROPICAIS:
VARIÇÕES ONTOGENÉTICAS DE ARQUITETURA AÉREA, PADRÃO
ESPACIAL E PERFORMANCE DE ESPÉCIES CONGENÉRICAS
SIMPÁTRICAS EM UMA FLORESTA TROPICAL ÚMIDA DE TERRAS
BAIXAS”**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <u>RAFAEL CARVALHO DA COSTA</u> e aprovada pela Comissão Julgadora.
--

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


Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

Campinas
2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

C823m	<p>Costa, Rafael Carvalho da, 1978- Mecanismos de coexistência em florestas tropicais: variações ontogenéticas de arquitetura aérea, padrão espacial e performance de espécies congenericas simpátricas em uma floresta tropical úmida de terras baixas / Rafael Carvalho da Costa. – Campinas, SP: [s.n.], 2011..</p> <p>Orientador: Flavio Antonio Maês dos Santos. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Alometria. 2. <i>Coussarea</i>. 3. Mata Atlântica. 4. Nicho (Ecologia). 5. Plantas - População. I. Santos, Flavio Antonio Maês dos, 1958-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
-------	--

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Coexistence mechanisms in tropical forests: ontogenetic variation in aboveground architecture, spatial patterns and performance of sympatric congeneric species in a lowland tropical rain forest

Palavras-chave em Inglês:

Allometry
Mata Atlântica (Brazil)
Coussarea
Niche (Ecology)
Plant populations

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Flavio Antonio Maês dos Santos [Orientador]
Simone Aparecida Vieira
Mário Almeida Neto
Marcelo Tabarelli
Rita de Cassia Quitete Portela

Data da defesa: 29-11-2011

Programa de Pós Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 29 de novembro de 2011

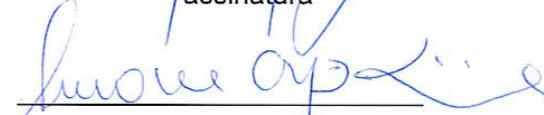
BANCA EXAMINADORA

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



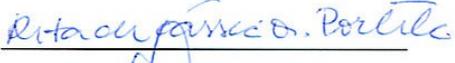
assinatura

Dra. Simone Aparecida Vieira



assinatura

Profa. Dra. Rita de Cássia Quitete Portela



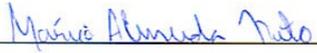
assinatura

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli



assinatura

Prof. Dr. Mário Almeida Neto



assinatura

Dra. Luciana Ferreira Alves

assinatura

Prof. Dr. Sergius Gandolfi

assinatura

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

assinatura

Dedico este trabalho à memória
de Valderilo Fontenele Filizola,
cunhado, amigo, irmão

“Amo a Mata...
porque nela não há preços”

Arnaud Rodrigues e Chico Anysio

AGRADECIMENTOS

À Ninha, minha esposa e parceira na vida e em todas as fases deste trabalho, sem seu apoio não teria chegado até aqui.

Aos meus pais e irmãs, núcleo familiar responsável por grande parte do que sou e onde o estudo foi sempre posto como elemento essencial.

Ao Flavio, pela orientação enriquecedora desde o mestrado e, sobretudo, pelos exemplos de profissionalismo acadêmico que guardarei ao longo da minha trajetória.

A UNICAMP, por ter me acolhido durante esses sete anos e por ter sido a instituição onde aprendi quase tudo que sei sobre ciência e biologia de plantas.

Ao Prof. Dr. Carlos Joly (coordenador) e toda a equipe do projeto do Projeto Temático “Composição Florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Biota/FAPESP), no qual este trabalho está inserido, por todas as vantagens de infraestrutura e intercâmbio de informações que só seriam possíveis num projeto dessa envergadura.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida.

Aos membros da pré-banca e banca pelas contribuições à este trabalho e pela gentil disponibilidade em participar e atender as minhas solicitações, mesmo com prazos curtos.

Aos professores dos departamentos de biologia vegetal e animal pelos ensinamentos, seja em aulas de disciplinas ou informalmente, em conversas sobre biologia.

Aos funcionários do Departamento de Biologia Vegetal, biblioteca e da secretaria de pós graduação do Instituto de Biologia da UNICAMP, pelo auxílio nas questões administrativas. Em especial gostaria de agradecer à Maria Roseli pela boa vontade e eficiência que permitiram que a defesa dessa tese ocorresse nesta data.

À todos os amigos que em algum momento participaram dessa jornada de sete anos. Desisti de querer enumerar todos, o que é algo muito bom, pois me faz perceber que em todo esse tempo pude contar com o companheirismo, a riqueza de idéias e o apoio de uma grande “família” de pessoas boas.

Ao pessoal do futebol “Arena Bio” por serem parceiros nas necessárias horas de descontração, quando a mente pede um pouco de suor.

À todos que contribuíram para que este trabalho se tornasse realidade.

RESUMO

A alta diversidade em florestas tropicais tem motivado questionamentos sobre a importância da diferenciação de nicho como mecanismo de coexistência. Nessa hipótese, a heterogeneidade ambiental proporcionaria eixos de diferenciação que facilitariam a coexistência, sendo, portanto, esperadas diferenças entre espécies na associação a gradientes espaciais de recursos e condições. Estudos em pequenas escalas têm encontrado muita variação no percentual de espécies associadas a microambientes, deixando dúvidas sobre a relevância da divergência de nicho como mecanismo de coexistência nessa escala. Neste estudo, avaliamos evidências da importância da divergência de nicho como mecanismo de coexistência investigando padrões de divergência ecológica em dimensões verticais e horizontais, ao longo da ontogenia, de duas espécies arbóreas congênicas simpátricas em uma floresta tropical úmida. Esse é um sistema útil para este objetivo pois, dada a similaridade ligada a ancestralidade comum, a coexistência seria mais difícil entre essas espécies. Estudamos padrões ao longo do desenvolvimento, utilizando uma classificação de estádios ontogenéticos. Para isso, descrevemos estádios e verificamos o quanto marcadores morfológicos são indicadores adequados de mudanças ontogenéticas de tamanho, sobrevivência, reprodução e crescimento. Para avaliar divergências relacionadas a gradientes verticais de luz, testamos diferenças ontogenéticas de alometria e arquitetura aérea sob a expectativa de que as espécies tivessem morfologias adequadas à sobrevivência na sombra ou ao ganho de altura. Para avaliar divergências em gradientes horizontais, testamos a segregação espacial interespecífica de indivíduos e da mortalidade e crescimento por estágio ontogenético. As espécies apresentaram marcadores morfológicos semelhantes que permitiram identificar os estádios plântula, juvenil e reprodutivo ramificado. Na fase pré-reprodutiva, as características morfológicas sinalizam adequadamente diferenças de tamanho e sobrevivência, mas não crescimento, enquanto a entrada na fase reprodutiva foi melhor indicada pela altura. As trajetórias ontogenéticas dos aspectos demográficos analisados sugerem histórias de vida semelhantes entre espécies. Não encontramos diferenças de alometria e arquitetura aérea conforme as expectativas. Isso ocorreu principalmente por semelhanças ontogenéticas nas dimensões de troncos e copa. No entanto, houve diferenças na forma como as espécies preenchem suas copas, enquanto uma espécie tem copas muito ramificadas com folhas menores, a outra tem copas pouco ramificadas com folhas maiores. Estudos posteriores são necessários para verificar se essas diferenças conferem vantagem diferencial, contribuindo para a coexistência. As expectativas

de segregação espacial interespecífica só foram confirmadas em estádios iniciais. Porém, não foi possível excluir a influência da dispersão no estabelecimento desses padrões. Raramente houve segregação espacial interespecífica nos estádios posteriores e não houve evidência de melhor desempenho em microhabitats preferenciais. Ao contrário, as localidades propícias ao crescimento foram comumente semelhantes. A grande variabilidade dos padrões interespecíficos entre estádios e localidades, e a aderência a modelos nulos de sobrevivência e mudança de estádios espacialmente aleatórios sugerem que as relações espaciais interespecíficas são dependentes de eventos estocásticos (tempo e espaço), sendo a mortalidade e crescimento correntes aparentemente incapazes de alterar padrões espaciais pré-existentes na escala temporal estudada. Neste estudo, as expectativas de divergências ecológicas entre espécies não foram corroboradas. Os resultados apontam para a possibilidade de que a diferenciação de nicho não seja essencial para a coexistência de espécies arbóreas em florestas tropicais.

ABSTRACT

High biodiversity in tropical forests has motivated an extensive debate on the importance of niche divergence as a coexistence mechanism. According to this hypothesis, coexistence would be promoted by specialization to portions of niche axis and, therefore, spatial associations of species in gradients of resources and conditions are expected. The spatial evidence for niche divergence is doubtful, because small scale studies have been finding large differences in the percentage of species associated with microhabitats. In this study, we aimed to search for evidences of niche divergence as a coexistence mechanism by investigating ecological divergence related to vertical and horizontal dimensions between a pair of sympatric congeneric tree species in a wet tropical forest. Congeneric species are useful for our objectives because due to common heritage, coexistence should be more difficult for such species. Because we chose to study a broad developmental coverage, we adopted an ontogenetic stage classification. To utilize this approach, we described stages and verified the suitability of morphological markers as indicators of size and performance transitions. Divergence related to vertical light gradients was assessed by tests of aboveground allometric and architectural differences under the expectation of morphological differences related to either survival in shade or rapid height gain. Divergence in horizontal gradients was assessed by tests of interspecific spatial segregation (ISS) of individuals and performance in ontogenetic stages. We found similar morphological markers between species that enabled us to recognize seedling, juvenile, and branched reproductive stages. Morphological markers were able to indicate size and performance (except for growth) transitions at vegetative phase, but they were not efficient in indicating the onset of reproduction, of which size was a better indicator. Similarities in ontogenetic trajectories of size and performance suggests life history coincidence between species. Our expectations on allometry and architecture were not met, mainly because both species had similarly constructed crowns and trunks throughout ontogeny. However, we found differences among species in the mode of crown filling. One species had small leafed, intensely ramified crowns, whereas the other seemed to compensate for low branching levels by having large leaves. Future studies are needed to verify whether this can be related to a differential advantage contributing to coexistence. The expected ISS was only common in early stages, but we were not able to exclude the possibility of dispersal driven patterns. In later stages, we rarely found ISS, and there was no evidence of better performance of either species in preferred microhabitats. Otherwise, we found that suitable sites for growth often coincided. High

variability of interspecific spatial patterns among stages and sites and adherence to null models of spatially random survival and transition to other stages suggests that spatial relationships between species are mainly due to stochastic events (space, time) and that current mortality and growth are not able to change preceding spatial patterns during the studied timescale. In summary, the general expectations of ecological divergence between species were not met. Our results point to the possibility that niche divergence should not be an essential requisite for tree species coexistence in tropical forests.

SUMÁRIO

Introdução geral.....	01
Projeto temático Biota Gradiente Funcional.....	04
Local de estudos.....	06
Espécies estudadas.....	08
Referências bibliográficas.....	09
Capítulo 1 - Relação entre marcadores morfológicos e aspectos demográficos em estádios ontogenéticos de duas espécies arbóreas de floresta tropical úmida	
Introdução.....	19
Material e métodos.....	21
Resultados.....	23
Discussão.....	30
Conclusões.....	34
Referências bibliográficas.....	34
Capítulo 2 - Variações ontogenéticas na arquitetura aérea de <i>Coussarea accedens</i> Müll. Arg. e <i>Coussarea meridionalis</i> (Vell.) Müll. Arg. var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes em uma floresta tropical úmida: há evidência de divergência nas estratégias de obtenção de luz?	
Introdução.....	41
Material e métodos.....	43
Resultados.....	48
Discussão.....	56
Conclusões.....	60
Referências bibliográficas.....	61
Capítulo 3 - Padrões espaciais interespecíficos, crescimento e sobrevivência de <i>Coussarea accedens</i> Müll. Arg. e <i>Coussarea meridionalis</i> (Vell.) Müll. Arg. var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes: há evidência de coexistência por diferenciação de nicho?	
Introdução.....	67
Material e métodos.....	70
Resultados.....	74
Discussão.....	84
Conclusões.....	89
Referências bibliográficas.....	89
Considerações finais.....	95
Referências bibliográficas.....	98

INTRODUÇÃO GERAL

A questão da coexistência entre espécies é um tópico central em ecologia. O problema está relacionado ao Princípio da Exclusão Competitiva (Gause 1934 apud Begon et al. 2006), que, baseando-se em modelos de competição interespecífica (Lotka 1926 apud Begon et al. 2006, Volterra 1932 apud Begon et al. 2006), prevê a extinção da população de uma espécie diante da influência de outra competitivamente superior quando estas utilizam um recurso similar. Isso impediria a existência de comunidades com grande riqueza de espécies, a menos que hajam mecanismos que evitem a exclusão, permitindo assim a coexistência (Wright 2002). A teoria clássica de coexistência entre espécies é a diferenciação de nicho. A idéia inicial, proposta para animais, de coexistência devida a especialização em diferentes itens alimentares, parece não ser uma explicação óbvia para a coexistência entre espécies vegetais, pois, de maneira geral, as plantas estão restritas ao consumo dos mesmos recursos de maneiras relativamente semelhantes (Silvertown 2004). Por outro lado, a concepção de nicho multidimensional (Hutchinson 1954) indica a possibilidade da existência de vários outros eixos de nicho nos quais espécies poderiam divergir e coexistir através de “trade-offs” relacionados à aspectos como níveis limitantes de recursos e condições ideais (Grubb 1977, Tilman 1990, Kneitel & Chase 2004). O papel da diferenciação de nicho como mecanismo responsável pela coexistência em comunidades vegetais tem sido amplamente questionado e esse debate tem gerado um número apreciável de teorias alternativas (Chesson 2000, Hubbell 2001, Wright 2002, Silvertown 2004, Wilson 2010).

As florestas tropicais úmidas estão entre os ecossistemas com maior riqueza de espécies no mundo e, em decorrência disso, a questão da coexistência entre espécies torna-se ainda mais importante, principalmente quando se tem por objetivo entender os níveis altos de diversidade e os padrões de estruturação de comunidades vegetais. Estudos realizados em florestas tropicais têm demonstrado que fatores como níveis de nutrientes e umidade do solo, irradiação e tipo de vizinhança proporcionam grande heterogeneidade ambiental influenciando vários aspectos do desempenho das plantas (Schupp 1988, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Clark & Clark 1992, King 1994, Sollins 1998, Baker et al. 2003, Peters 2003). A variação desses fatores proporciona eixos onde haveriam possíveis divergências de nicho entre espécies, facilitando a sua coexistência. Desse modo, caso a diferenciação de nicho seja um importante mecanismo de coexistência em florestas tropicais, espera-se que haja diferenças de associação entre espécies em gradientes verticais e/ou horizontais de recursos e condições. Esse tipo de evidência tem sido encontrada em estudos que testaram

associações de espécies a habitats e variáveis abióticas em escala de paisagem ($>100\text{km}^2$) e mesoescala ($1-100\text{km}^2$) (Tuomisto et al. 1998, Yamada et al. 2000, Hall et al. 2004, Fine et al. 2005, Tuomisto 2006), indicando a importância da diferenciação de nicho na manutenção de diversidade nessas escalas. Em escalas menores, mecanismos de coexistência também devem ser importantes, pois as florestas tropicais apresentam grande diversidade local (Givnish 1999), com grande número de espécies filogeneticamente próximas (Rogstad 1990), além de ser em escalas pequenas que a competição entre plantas é mais importante (Silvertown & Doust 1993). Os estudos com enfoque em escalas menores ($<1\text{km}^2$) têm encontrado evidências contraditórias, com algumas florestas sendo caracterizadas por um grande conjunto de espécies generalistas (Harms et al. 2001, Comita et al. 2007, John et al. 2007), enquanto outras possuem uma grande proporção de espécies especializadas a ambientes edáficos e/ou topográficos (Poulsen et al. 2006, John et al. 2007), o que levanta dúvida sobre o quanto a divergência de nicho seria um mecanismo universal de coexistência em escala local. De fato, há outras explicações para a coexistência local em florestas tropicais que não requerem diferenciação de nicho como condição essencial. Por exemplo, a forte competição por luz com espécies de dossel pode ter relação com a coexistência sem necessária diferenciação de nicho entre espécies de subdossel (Wright 2002), ou espécies funcionalmente equivalentes podem coexistir simplesmente devido a natureza extremamente difusa da identidade de competidores interespecíficos em uma floresta tropical (Hubbell 2005). Essas possibilidades indicam a necessidade de se esclarecer melhor o papel da divergência de nicho como mecanismo de coexistência nessa escala.

Neste estudo, investigamos padrões de divergência ecológica relacionados a gradientes verticais e horizontais de recursos e condições entre espécies arbóreas congenéricas em uma floresta tropical úmida. Estudos comparativos de espécies simpátricas congenéricas são especialmente úteis para esclarecer até que ponto a diferenciação de nicho pode afetar a coexistência de espécies por dois motivos: 1) a coexistência seria particularmente mais difícil entre esses grupos de espécies por conta da similaridade em aspectos ecofisiológicos ligada a ancestralidade comum (Rogstad 1990, Davies et al. 1998, Yamada et al. 2000, Itoh et al. 2003, Schulman et al. 2004); 2) grupos de espécies simpátricas com parentesco próximo são um componente importante da diversidade de muitas florestas tropicais (Gentry 1988, Rogstad 1990, Richards 1996, Yamada et al. 2000, Aiba & Nakashizuka 2005), sendo o entendimento da coexistência entre essas espécies importante para se compreender uma parte considerável da riqueza vegetal nessas florestas.

Numa escala vertical, as florestas tropicais são caracterizadas por gradientes de luz estabelecidos pelo decaimento da qualidade e quantidade de luz que penetra o dossel em direção ao chão da floresta (Yoda 1974). Diante desses gradientes, as espécies arbóreas de florestas tropicais podem situar-se ao longo de um contínuo delimitado pela habilidade em sobreviver na sombra ou crescer para alcançar condições de maior luminosidade mais rapidamente (Hubbell & Foster 1992, Kobe 1999, Poorter & Arets 2003). Essas estratégias são acompanhadas de variações em copas e troncos adequadas a maiores incrementos de altura à custa de pouca expansão das suas copas de um lado, ou adequadas a permanência em condições de menor luminosidade, compensando isso com copas eficientes em captar o máximo da escassa luminosidade que penetra nas camadas inferiores do dossel (“trade-off” crescimento em altura x lateral, Horn 1971, King 1990, Kohyama & Hotta 1990). A diferenciação entre espécies nesse contínuo pode ser avaliada através de estudos de variações alométricas e arquiteturas de aspectos da copa e tronco ao longo da ontogenia. Se a diferenciação de nicho numa escala vertical for um mecanismo importante de coexistência entre espécies, esperamos que espécies congênicas difiram em relações alométricas e arquiteturas de aspectos da copa e tronco ao longo da ontogenia, sugerindo divergências entre a estratégia de ganho em altura e de expansão lateral de copa.

Numa escala horizontal, a diferenciação entre espécies implica em especialização a determinadas localidades onde os níveis de recursos proporcionem alguma vantagem diferencial a cada espécie. Isso tem sido comumente verificado através de testes de associação espacial de espécies a diferentes habitats ou recursos utilizando apenas indivíduos em estádios tardios (Harms et al. 2001, Debski et al. 2002, Itoh et al. 2003, Hall et al. 2004, John et al. 2007, Queenborough et al. 2007). No entanto, essa abordagem pode gerar resultados confusos por dois motivos: 1) é preciso demonstrar que as espécies apresentam vantagens diferenciais em determinadas localidades pois os padrões de associação espacial também podem ser resultado da dispersão (Russo et al. 2005, Baraloto et al. 2007, Queenborough et al. 2007, Yamada et al. 2007); 2) associações espaciais a recursos podem surgir no início da ontogenia e não serem muito claras na maturidade ou, por outro lado, podem variar ao longo do desenvolvimento (Comita et al. 2007). Assim, para avaliar a diferenciação de espécies numa escala horizontal é desejável que se considere além da segregação de indivíduos de diferentes espécies, a segregação espacial do desempenho considerando diferentes estádios ontogenéticos. Para este estudo, esperamos que, se a diferenciação de nicho for um mecanismo de coexistência importante, haja

divergência no padrão espacial de indivíduos de espécies congênicas em algum estágio de desenvolvimento. Essa possível divergência deve ser relacionada a diferenças espaciais de desempenho ao longo da ontogenia.

Propomos analisar aspectos de alometria, arquitetura, padrão espacial e desempenho considerando variações ao longo do desenvolvimento. Assim, é necessário que se utilize variáveis de estado que classifiquem adequadamente cada indivíduo conforme as suas características demográficas (Werner & Caswell 1977, Caswell 2001). Para isso, optamos em utilizar uma classificação de estádios ontogenéticos baseada no ganho e/ou perda de estruturas que indiquem mudanças relevantes ao longo do desenvolvimento (Gatsuk et al. 1980).

Esta tese está organizada em três capítulos que abordam essas questões de modo complementar. No primeiro capítulo descrevemos os estádios ontogenéticos das espécies em estudo, verificamos se e quanto os marcadores morfológicos de cada estágio são comuns às espécies e se eles estão relacionados às mudanças em aspectos demográficos ao longo da ontogenia. Apesar de não abordar diretamente a questão de coexistência, este capítulo fornece uma descrição morfológica da ontogenia, utilizada nas análises dos capítulos posteriores e permite avaliar possíveis diferenças de história de vida entre as espécies que podem ter relação com a coexistência. No capítulo dois, testamos especificamente se há divergência nas relações alométricas e arquiteturais entre as espécies relacionadas à habilidade de sobreviver em condições de baixa luminosidade ou crescer rapidamente para atingir condições de luz mais favoráveis. Para isso utilizamos uma série de medidas não destrutivas relacionadas a aspectos de tronco, copa, ramos e folhas das duas espécies. Por fim, no capítulo três, investigamos a divergência espacial entre os indivíduos de todos os estádios ontogenéticos pós plântula de espécies congênicas, além de testar se há segregação espacial nos locais onde cada espécie tem melhor desempenho. Para isso mapeamos, registramos o crescimento e acompanhamos o destino de indivíduos das duas espécies em três parcelas ao longo de dois anos.

PROJETO TEMÁTICO BIOTA GRADIENTE FUNCIONAL

Esta tese é resultado de um subprojeto integrado ao projeto temático “Composição Florística, Estrutura e Funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Processo Biota/FAPESP 03/12595-7, http://www2.ib.unicamp.br/projbiota/gradiente_funcional/index.html) realizado em áreas

protegidas do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) ($23^{\circ}34'S$ e $45^{\circ}02'W$; $23^{\circ}17'S$ e $45^{\circ}11'W$; 0–1200 m), Ubatuba, São Paulo. O desenho amostral do projeto consistiu de 14 parcelas permanentes (denominadas pelas letras de A a N), instaladas em quatro fisionomias florestais, distribuídas desde 10 m até altitudes por volta de 1000 m acima do nível do mar, ao longo da vertente da Serra do Mar (Fig. 1). Os locais de instalação das parcelas foram definidos pela equipe do projeto temático através da interpretação de imagens de satélite e ortofotos da área, excursões de campo e observações aéreas buscando identificar locais com baixa evidência de distúrbios de origem humana e acesso logisticamente viável para os pesquisadores (Joly & Martinelli 2006). A distribuição das parcelas nas fisionomias florestais da área de estudo foi: Floresta de Restinga (parcela A), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (parcelas B, C, D, E, F), Floresta Ombrófila Densa Submontana (parcelas G, H, I, J) e Floresta Ombrófila Densa Montana (parcelas K, L, M, N) (Fig 1.). As parcelas de Floresta Ombrófila Densa Montana foram instaladas em áreas do núcleo Santa Virgínia ($23^{\circ} 17'$ a $23^{\circ} 24'$ S e $45^{\circ} 03'$ a $45^{\circ} 11'$ O) do PESM, enquanto as demais localizaram-se em áreas do Núcleo Picinguaba ($23^{\circ} 31'$ a $23^{\circ} 34'$ S e $45^{\circ} 02'$ a $45^{\circ} 05'$ W).

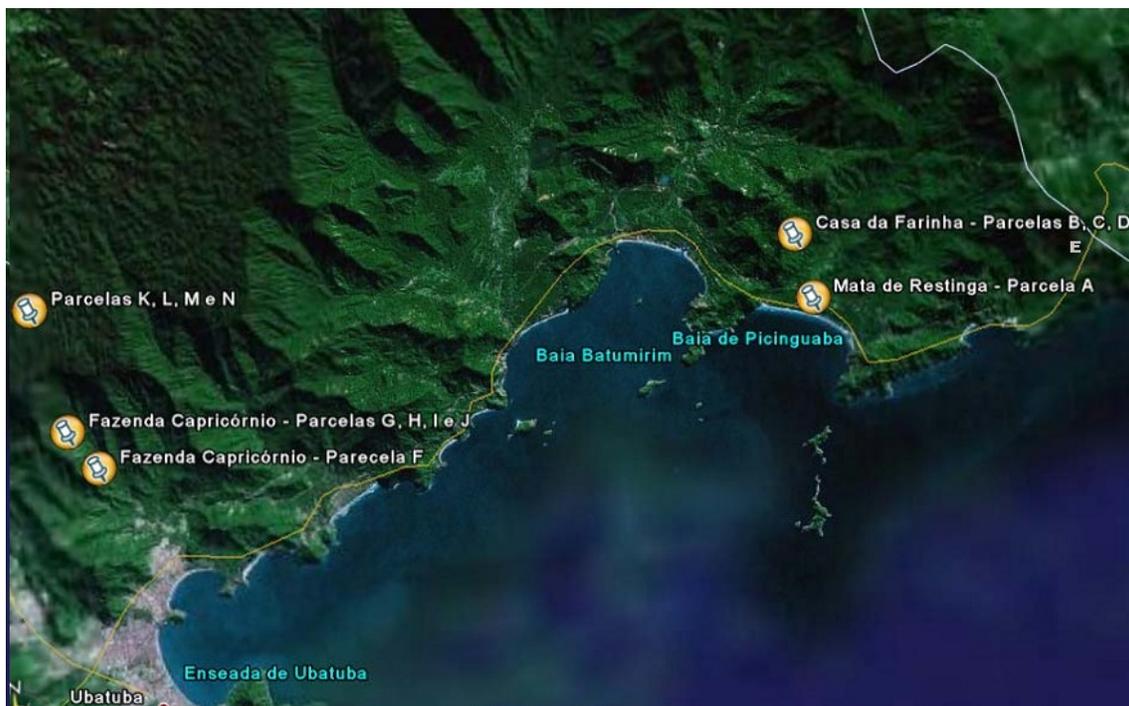


Figura 1. Localização das parcelas do projeto temático “Composição Florística, Estrutura e Funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” no município de Ubatuba, São Paulo (Figura adaptada de Joly & Martinelli 2006).

As parcelas tinham área de um hectare (100 x 100 m) subdivididas em um grid de 100 sub-parcelas de 10 x 10 m e foram instaladas utilizando-se instrumentos de alta precisão, como teodolito e nível digitais, altímetro e GPS. A instalação das parcelas foi feita de modo que todas tivessem a mesma área quando projetadas num plano horizontal (Alves et al. 2010). No interior de cada parcela, as equipes do projeto temático marcaram com placas, mapearam, mediram e identificaram todas as árvores com perímetro na altura do peito (1,3 m , PAP) maior ou igual a 15 cm. A partir dos conjuntos de dados gerados pela equipe do projeto temático, selecionamos espécies e áreas com características adequadas aos objetivos deste estudo.

LOCAL DE ESTUDOS

A definição da localização e tamanho das parcelas utilizadas para este estudo levaram em conta a facilidade de acesso, adequação em termos de esforço de campo e ocorrência das espécies selecionadas em abundâncias suficientes para estudos populacionais. As parcelas instaladas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas contemplavam essas condições pois localizavam-se a 10 minutos de carro do alojamento do projeto temático, podiam ser alcançadas através de caminhadas em trilhas de, no máximo, 20 minutos de duração e tinham ocorrência das espécies selecionadas dentre aquelas de maior densidade (ver abaixo). Na primeira temporada de coleta de dados populacionais (nov/2007 – fev/2008), avaliamos o esforço amostral exequível com os recursos disponíveis, definindo assim, a coleta de dados em metade (0,5 ha) de três das quatro parcelas instaladas no Sertão da Casa de Farinha. Escolhemos as parcelas B, D e E, localizadas em uma área com cotas altitudinais de 30 a 90 m, referidas daqui por diante como P1, P2, P3 (Fig 2.).

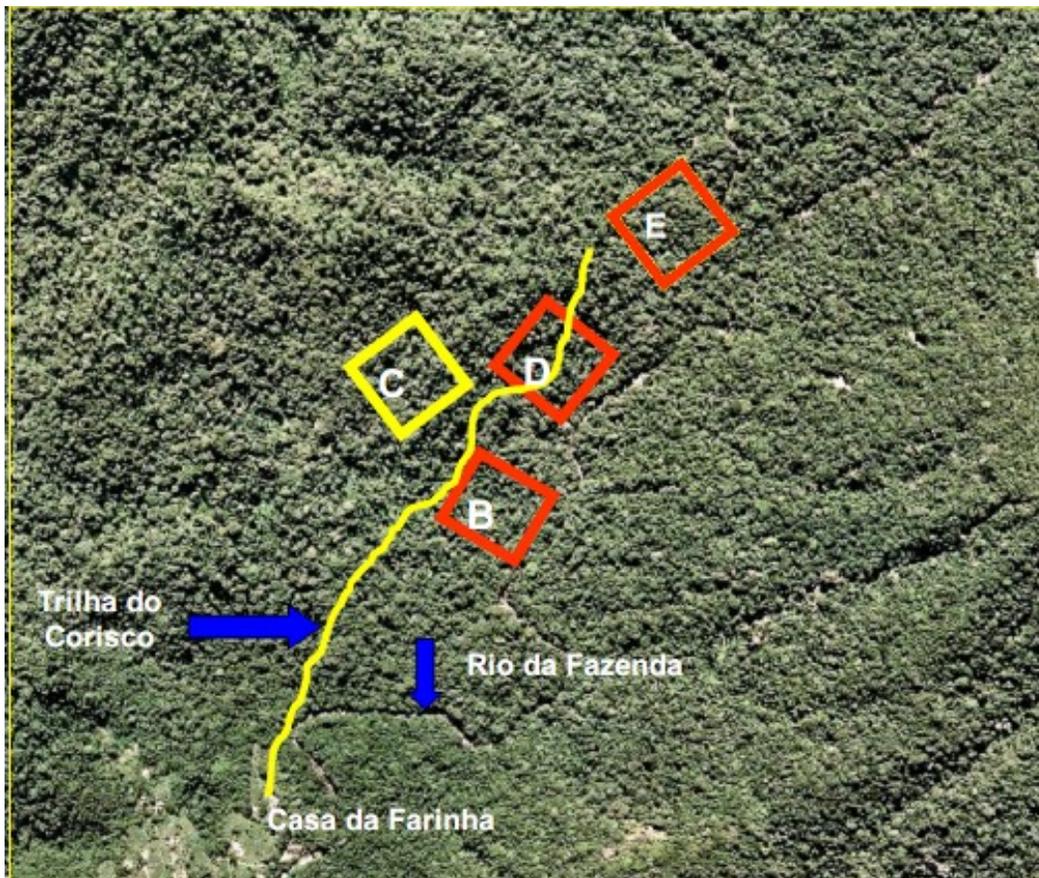


Figura 2. Disposição das parcelas selecionadas para este estudo (em vermelho) na área de fisionomia de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, no Sertão da Casa de Farinha, Ubatuba, São Paulo (Figura adaptada de Joly & Martinelli 2006).

A área das parcelas localiza-se sobre embasamento geológico cristalino, composto por gneiss, granito e migmatita, com relevo suavemente ondulado a ondulado (Martins 2010). Os solos da área são classificados como Cambissolos Háplicos Tb distrófico típico, predominantemente rasos e bem drenados, de textura argilo-arenosa, pobres em nutrientes, com baixos teores de cátions básicos, altos teores de alumínio e pH ácido (Martins 2010). São mais pobres que solos eutróficos e distróficos de áreas florestais na Amazônia e outras áreas de Mata Atlântica com litologia e gênese semelhantes, situadas paralelamente à Serra do Mar, na Serra da Mantiqueira mais para o interior do continente (Martins 2010). O clima é subtropical úmido com verões quentes, 2518 mm de precipitação média anual, médias mensais de chuva variando de 376 mm (jan) a 11 mm (jul) e temperaturas médias variando de 18,4 °C (jul) a 25,5 °C (fev) (Sentelhas et al. 2003). A vegetação na área das parcelas consiste em uma floresta tropical úmida de terras baixas (sensu Holdridge 1947) que, de acordo com a classificação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, seria uma

transição entre floresta ombrófila densa de terras baixas e submontana (Veloso 1991). A densidade de árvores e palmeiras com PAP \geq 15 cm varia de 1139 a 1315 / ha, com um predomínio de indivíduos com PAP de até cerca de 90 cm, correspondendo a alturas estimadas entre 15 e 20 m (Alves et al. 2010). As parcelas selecionadas apresentaram riquezas de 137 a 156 espécies (Assis et al. 2011, Campos et al. 2011, Prata et al. 2011), com Myrtaceae e Rubiaceae sendo as famílias com maior número de espécies.

ESPÉCIES ESTUDADAS

A escolha de espécies obedeceu a um compromisso entre critérios de ordem prática e relacionados aos objetivos específicos deste estudo. Assim, as espécies deveriam 1) pertencer ao mesmo gênero e co-ocorrerem no interior das parcelas, 2) ocorrer nas parcelas de estudo em número de indivíduos adequado para estudos populacionais, 3) serem passíveis de ser reconhecidas em estado vegetativo. Atendendo a essas condições, escolhemos duas espécies da família Rubiaceae: *Coussarea accedens* Müll. Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes. Ambas estão entre as dez espécies com maior densidade de indivíduos nas parcelas estudadas (Tab. 1, Assis et al. 2011, Campos et al. 2011, Prata et al. 2011).

Tabela 1. Número de indivíduos com PAP \geq 15 cm (N), e posição de cada espécie (R) em ordem decrescente do número de indivíduos em um hectare em três parcelas (P1, P2, P3) na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, no Sertão da Casa de Farinha, Ubatuba, São Paulo (Fonte de dados: Assis et al. 2011, Campos et al. 2011, Prata et al. 2011).

Espécie	N			R		
	P1	P2	P3	P1	P2	P3
<i>C. accedens</i>	40	45	67	7	6	3
<i>C. meridionalis</i>	63	60	35	3	4	8

As espécies são árvores com alturas de cerca de 10 m na maturidade, possuem ramos e folhas com disposição oposta decussada ao longo do eixo de inserção (Figs. 1E, 2E, Capítulo 1). Possuem flores brancas, tubulares, perfumadas, distílicas (Figs. 1G, 1H, 2G, 2H, Capítulo 1), com aproximadamente 2 cm de comprimento do tubo da corola (Gomes 2003,

2007). A antese ocorre ao fim da tarde e as flores persistem por aproximadamente um dia (obs. pess.). Essas características florais conformam a uma síndrome de polinização por esfingofilia (van der Pijl 1961), mas observamos, no campo, visitas de borboletas e abelhas às flores das duas espécies. Ambas possuem frutos drupóides de 1,5 – 2,0 cm e de cor branca quando maduros (Figs. 1I, 2I, Capítulo 1). Pelo menos para *C. meridionalis* obtivemos relatos fotográficos de consumo de frutos por *Tangara seledon* (Saíra Sete Cores), indicando uma possível dispersão por aves. Como *C. accedens* tem essencialmente a mesma morfologia de frutos, é possível que ela seja dispersa por aves também. *C. accedens* inicia a floração em outubro e *C. meridionalis* em novembro, ambas produzem flores até janeiro. Frutos maduros foram observados a partir de abril para ambas as espécies, até julho para *C. accedens* e setembro para *C. meridionalis* (obs. pess.).

Não encontramos na literatura estudos sobre distribuição geográfica de *C. accedens* e *C. meridionalis*. Em tratamentos taxonômicos, no entanto, Gomes (2003, 2007) citou ambas as espécies ocorrendo nos mesmo ambientes nos estados do Rio de Janeiro e São Paulo. Baseando-se numa busca em bases de dados de herbários on-line (<http://www.splink.org.br>; acesso em 16/03/2011; herbários pesquisados: HUEFS, IAC, INPA, JBRJ_RB, JPB, MBM, MOBOT, NYBG, SP, SPSF, UEC), encontramos que a distribuição geográfica de registros de coletas das duas espécies sobrepõe-se amplamente, com a maioria das ocorrências nos mesmos dois estados (SP, RJ). Mais localmente, ambas as espécies ocorrem em florestas úmidas submontanas e florestas úmidas de terras baixas vizinhas (Gomes 2003, 2007, Scudeller et al. 2001). Swaine & Withmore (1988) citaram espécies de *Coussarea* como clímax e tolerantes à sombra, “com sementes capazes de germinar na sombra, ou raramente sob luz solar direta, e plântulas capazes de sobreviver e crescer na sombra”. Nossas espécies de estudo compartilham essas características, já que quase todos os indivíduos menores do que os reprodutivos foram observados em locais que não recebem luz solar direta (obs. pess.).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aiba, M. & Nakashizuka, T. (2005). Sapling structure and regeneration strategy in 18 *Shorea* species co-occurring in a tropical rainforest. *Annals of Botany*, 96, 313-321.
- Alvarez-Buylla, E. R. & Martinez-Ramos, M. (1992). Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree-an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 80, 275–290.

- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A. & Martinelli, L. A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260, 679-691.
- Assis, M. A., Prata, E. M. B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P., Martins, F., Santos, F., Tamashiro, J., Alves, L., Vieira, S., Piccolo, M. de C., Martins, S. C., Camargo, P. B., Carmo, J. B. do, Simões, E., Martinelli, L. A. & Joly, C. A. (2011). Florestas de Restinga e de Terras Baixas na Planície Costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota Neotropica*, 11, 103-121.
- Baker, T. R., Swaine, M. D. & Burslem, D. F. R. P. (2003). Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 21–36.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. & Ferry, B. (2007). Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology*, 88, 478–489.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, London. 759 p.
- Campos, M. C. R., Tamashiro, J. Y., Assis, M. A. & Joly, C. A. (2011). Florística e fitossociologia do componente arbóreo da transição Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas-Floresta Ombrófila Densa Submontana do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 1-12.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland. 722 p.
- Chesson, P. L. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343-366.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62, 315–344.
- Comita, L. S., Condit, R. & Hubbell, S. P. (2007). Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, 95, 482-492.
- Davies, S. J., Palmiotto, P. A., Ashton, P., 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.
- Debski, I., Burslem, D. F. R. P., Palmiotto, P. a, Lafrankie, J. V., Lee, H. S. & Manokaran, N.

- (2002). Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. *Ecology*, 83, 2005-2018.
- Fine, P. V. A., Daly, D. C., Villa Muñoz, G., Mesones, I. & Cameron, K. M. (2005). The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution; international journal of organic evolution*, 59, 1464-78.
- Gatsuk, L., Smirnova, O., Vorontzova, L., Zaugolnova, L. & Zhukova, L. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68, 675–696.
- Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore (reprinted 1964 by Hafner, New York) apud Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, London. 759 p.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 1-34.
- Givnish, T. J. (1999). On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87, 193–210.
- Gomes, M. (2003). Reavaliação taxonômica de algumas espécies dos gêneros *Coussarea* Aubl. e *Faramea* Aubl. (Rubiaceae, tribo Coussareae). *Acta Botanica Brasílica*, 17, 449–466.
- Gomes, M. (2007). *Coussarea* Aubl. In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S.A., Giulietti, A.M. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo volume 5*. Instituto de Botânica, São Paulo. Pp. 299-306.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52, 107–145.
- Hall, J. S., McKenna, J. J., Ashton, P. M. S. & Gregoire, T. G. (2004). Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology*, 85, 2171-2183.
- 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.
- Holdridge, L. R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105, 367-368.
- Horn, H. S. (1971). *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 144 pp.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton

University Press, Princeton. 390 p.

- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166-172.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1992). Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*, 63, 48-61.
- Hutchinson, G. E. (1954). Concluding remarks. In Cold Spring Harbor *Symposia on Quantitative Biology* (pp. 415-427).
- Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Palmiotto, P. a, Lafrankie, J. V., Ashton, P. S. & Lee, H. S. (2003). Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research*, 18, 307-320.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 864-869.
- Joly, C.A. & Martinelli, L.A. (Coord.) (2006). *Primeiro relatório “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar”*. Projeto Temático Biotá/FAPESP 03/12595-7.
- King, D. A. (1990). Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian forest. *Functional Ecology*, 4, 27-32.
- King, D. A. (1994). Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a panamanian forest. *American Journal of Botany*, 81, 948-957.
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7, 69-80.
- Kobe, R. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, 80, 187-201.
- Kohyama, T. & Hotta, M. (1990). Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, 4, 515-521.
- Lotka, A.J. (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 22, 461–469 apud Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, London. 759 p.

- Martins, S. C. (2010). *Caracterização dos Solos e Serapilheira ao Longo do Gradiente Altitudinal da Mata Atlântica, Estado de São Paulo*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo.
- Peters, H. A. (2003). Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757-765.
- Poorter, L. & Arets, E. (2003). Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*, 166, 295-306.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H. & Balslev, H. (2006). Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland amazonian rain forest. *Biotropica*, 38, 468-478.
- Prata, E. M. B., Assis, M. A. & Joly, C. A. (2011). Composição florística e estrutura da comunidade arbórea na transição da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas-Floresta Ombrófila Densa Submontana do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 285–299.
- Queenborough, S. A., Burslem, D. F. R. P., Garwood, N. C. & Valencia, R. (2007). Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology*, 192, 193-207.
- Richards, P.W. (1996). *The tropical rain forest : an ecological study*. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, New York. 575 p.
- Rogstad, S. H. (1990). The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. II. Comparative distributional ecology. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 387-408.
- Russo, S., Davies, S. J., King, D. A. & Tan, S. (2005). Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 93, 879-889.
- Schulman, L. et al. 2004. Spatio-ecological niche segregation of two sympatric species of *Clidemia* (Melastomataceae) in western Amazonian non-flooded rainforests. *Folia Geobotanica*, 39, 143-160.
- Schupp, E. W. (1988). Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia*, 76, 525–530.
- Scudeller, V.V., Martins, F.R. & Shepherd, G.J. (2001). Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 152, 185-199.

- Sentelhas, P.C.; Marin, F.R.; Ferreria, A.S. & Sá, E.J.S. 2003. *Banco de dados climáticos do Brasil*. <http://www.bdclima.cnpm.embrapa.br/resultados/balanco.php?UF=&COD=492>.
- Silvertown, W. J. & Doust, J. L. (1993). *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science, Oxford. 210 p.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605-611.
- Sollins, P. (1998). Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79, 23-30.
- Swaine, M. & Whitmore, T. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant Ecology*, 75, 81–86.
- Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58, 3-15.
- Tuomisto, H. (2006). Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation. *Ecography*, 29, 273-284.
- Tuomisto, H., Poulsen, A. D. & Moran, R. C. (1998). Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in Western Amazonia. *Biotropica*, 30, 392-399.
- Van der Pijl, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 15, 44–59.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro. 124 p.
- Volterra, V. (1926) *Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together*. (Reprinted in 1931. In: R.N. Chapman, Animal Ecology. McGraw Hill, New York.) apud Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, London. 759 p.
- Werner, P. A. & Caswell, H. (1977). Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, 58, 1103–1111.
- Wilson, J. B. (2010). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22, 184-195.
- Wright, S. J. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Yamada, T., Itoh, A., Kanzaki, M., Yamakura, T., Suzuki, E. & Ashton, P. S. (2000). Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology*, 148, 23-30.

- Yamada, T., Zuidema, P. A., Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Tan, S. & Ashton, P. S. (2007). Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology*, 95, 332-342.
- Yoda, K. (1974). Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology*, 24, 247-254.

RELAÇÃO ENTRE MARCADORES MORFOLÓGICOS E ASPECTOS DEMOGRÁFICOS EM
ESTÁDIOS ONTOGENÉTICOS DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE FLORESTA
TROPICAL ÚMIDA

INTRODUÇÃO

A estrutura de populações de plantas é consequência das diferenças de sobrevivência, crescimento e reprodução de seus integrantes (Harper & White 1974). Portanto, quando se deseja descrever e modelar de maneira realista a estrutura e dinâmica populacional, é necessário que se classifique os indivíduos de uma forma que reflita tais diferenças demográficas. Isso é feito através da escolha de variáveis que descrevam os estados de indivíduos de uma população em um dado momento (Caswell 2001). Essas variáveis podem ser baseadas em idade, tamanho ou morfologia (Werner & Caswell 1977).

Em plantas, o tamanho tem sido considerado um melhor descritor da estrutura de populações do que a idade, pois indivíduos da mesma idade podem ter papéis demográficos muito diferentes devido à plasticidade de crescimento (Harper & White 1974, Werner 1975, Knowles & Grant 1983, Chapman 1986). A abordagem mais comum tem sido classificar indivíduos por tamanho (ver compilações de estudos em Silvertown et al. 1993, Pfister 1998, Burns et al. 2010), definindo classes que tenham significado biológico, baseando-se no conhecimento de história natural da espécie em estudo (Brewer 2001, Svenning 2002, Lehtila et al. 2006, Mandujano et al. 2007).

Uma abordagem alternativa consiste em definir estádios ontogenéticos (termo mais apropriado que “estádios etários” utilizado originalmente, Souza et al. 2000), identificados pela perda e/ou ganho de estruturas e/ou características morfológicas que servem como marcadores de transições biologicamente relevantes no ciclo de vida de uma espécie vegetal (Gatsuk et al. 1980, Smirnova et al. 2002). Esses marcadores possibilitam a definição das seguintes fases: semente, plântula, juvenil, imaturo, virgem, reprodutivo (jovem, maduro e velho), subsenil e senil (Gatsuk et al. 1980, Smirnova et al. 2002). A definição de marcadores morfológicos é feita com base no estudo detalhado de séries ontogenéticas de plantas, observando a presença, ausência ou degeneração de estruturas embrionárias, juvenis e maduras, como cotilédones, ramos de diferentes ordens, folhas de diferentes tipos, flores e frutos (Gatsuk et al. 1980, Smirnova & Bobrovskii 2001).

Embora Gatsuk et al. (1980) tenham enfatizado que medidas biométricas possam ser úteis na definição de estádios, a classificação é primordialmente baseada na identificação de características morfológicas, o que sugere que marcadores morfológicos podem ser úteis como sinalizadores de transições importantes na história de vida de plantas. Como outras variáveis de estado, a definição de estádios ontogenéticos através de marcadores morfológicos só é útil se os estádios assim definidos encapsularem diferenças demográficas

individuais relevantes (Werner & Caswell 1977, Caswell 2001). No entanto, a relação entre morfologia e aspectos de demografia e ao longo da ontogenia não é bem estabelecida. Um dos motivos para isso é que, nos estudos que empregaram a classificação de estádios ontogenéticos (Barkhan 1980, Rabotonov 1985, Oostermeijer et al. 1994, Carvalho et al. 1999, Souza et al. 2000, Zhukova 2001, Smirnova et al. 2002, Ferraz 2004, Miranda-Melo 2004, Furtado 2005, Bernacci et al. 2008, Portela 2008, Sims 2009, Zhelesnaya 2009), os marcadores utilizados variam bastante, dependendo da forma de vida e espécie em estudo, sendo muitas vezes selecionados somente com base na facilidade de reconhecimento. Isso deixa dúvidas sobre quais são os marcadores que definem adequadamente variações ontogenéticas no desempenho de indivíduos. Além disso, tem sido reconhecido que, em um mesmo estágio, indivíduos que diferem em vigor (tamanho) e aspectos de desempenho podem seguir trajetórias ontogenéticas diferentes (Zhukova 2001, Zhukova & Glotov 2001). Isso sugere que em um mesmo estágio, o desempenho individual pode ser amplamente variável e que os marcadores podem não definir bem grupos de indivíduos com características demográficas semelhantes.

Para esclarecer essas questões é necessário compreender se marcadores morfológicos semelhantes ocorrem em espécies diferentes e qual a relevância desses marcadores como indicadores de mudanças demográficas ao longo do ciclo de vida. Apesar disso, os estudos que utilizaram a classificação em estádios ontogenéticos (Barkhan 1980, Rabotonov 1985, Oostermeijer et al. 1994, Carvalho et al. 1999, Souza et al. 2000, Zhukova 2001, Smirnova et al. 2002, Ferraz 2004, Miranda-Melo 2004, Furtado 2005, Bernacci et al. 2008, Portela 2008, Sims 2009, Zhelesnaya 2009) compreendem basicamente descrições e comparações de estruturas populacionais, e de forma e tamanho entre estádios, sem abordar explicitamente o quanto os estádios ontogenéticos definidos com base em perda e/ou ganho de estruturas morfológicas (Gatsuk et al. 1980) estão relacionados com as características demográficas de reprodução, sobrevivência e crescimento dos indivíduos de uma população.

Para preencher essa lacuna, nós descrevemos os estádios ontogenéticos pós-germinação e avaliamos diferenças de aspectos demográficos entre estádios para duas espécies congênicas de árvores da família Rubiaceae: *Coussarea accedens* Müll. Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes. Espécies congênicas são um bom sistema de estudo para verificar se marcadores morfológicos têm relação com características demográficas pois, dada a ancestralidade comum, essas

espécies devem possuir marcadores semelhantes. Se esses marcadores forem de fato indicadores de transições relevantes da história de vida, espera-se que indiquem as mesmas mudanças ontogenéticas de aspectos demográficos em ambas as espécies. Para verificar essas expectativas buscamos responder as seguintes perguntas:

1. Quais são os estádios ontogenéticos de cada espécie?
2. Há diferenças de tamanho, crescimento, chances de sobrevivência e de reprodução entre estádios consecutivos?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

As observações e coletas de dados necessárias para a identificação e verificação de diferenças de aspectos demográficos entre estádios ontogenéticos foram realizadas em três amostragens (T0: nov/2007-fev/2008, T1: out/2008-jan/2009, T2: out/2009-jan/2010). Nessas ocasiões, amostramos todas as plantas que não apresentavam cotilédones em três parcelas de 0,5 ha (P1, P2, P3) subdivididas em 50 subparcelas de 10 x 10 m. As plantas amostradas foram identificadas com etiquetas, classificadas conforme espécie, estágio ontogenético e ordem máxima de ramificação aparente (ver abaixo). Medimos as alturas de plantas que tinham até 1,5 m em T0 utilizando fita métrica. As demais tiveram suas alturas medidas, separadamente, nos meses de maio/junho de cada ano, com a utilização de régua telescópica. Na segunda e terceira amostragem também foi registrado o ingresso de novos indivíduos e a mortalidade. Em T1 e T2, no mês de janeiro, quando há a maior sobreposição de floração entre as espécies, verificamos evidências de atividade reprodutiva (botões, flores, frutos imaturos ou maduros, eixos de inflorescências) em todos os indivíduos com altura maior que 2 m. A não inclusão de plantas com cotilédones nessas amostragens deveu-se à limitações de esforço de campo. No entanto, efetuamos medidas de tamanho de alguns indivíduos presentes nas parcelas e fizemos descrições morfológicas dessas plantas com base no acompanhamento da germinação e crescimento inicial em vasos e na observação de indivíduos no campo.

Determinação dos estádios ontogenéticos

Para classificação de estádios ontogenéticos seguimos a classificação de Gatsuk et al. (1980). Basicamente, essa classificação baseia-se no ganho e/ou perda de estruturas morfológicas ao longo do desenvolvimento que marcam a transição entre fases

biologicamente distintas. De acordo com Gatsuk et al. (1980), os estádios ontogenéticos reconhecíveis em plantas policárpicas são: semente, plântula, juvenil, imaturo, virgem, reprodutivo, subsenil e senil. De acordo com os autores, pode haver variações entre espécies relativas à ocorrência das fases subsenil e senil, e se essas fases estão relacionadas à subdivisão em novos indivíduos que podem ou não “rejuvenescer”. Para reconhecer e descrever os estádios, observamos a morfologia de indivíduos das duas espécies ao longo da amplitude de tamanhos observada no campo. Atentamos para o surgimento e/ou perda das seguintes características morfológicas: cotilédones, lignificação do caule, forma e tamanho de folhas, filotaxia, ordem máxima de ramificação visível, expressão do modelo arquitetural, flores e frutos.

Para descrição e classificação do modelo arquitetural utilizamos chaves apresentadas em Hallé et al. (1978) e Keller (2004). Para a identificação da ordem máxima de ramificação visível seguimos o esquema de classificação de ordens de ramos descrito em Hallé et al. (1978). Nesse esquema atribui-se a um dado segmento inserido em outro, de ordem n , uma ordem $n+1$. O tronco é considerado como ordem zero, os ramos inseridos nele são de ordem um e daí por diante. Quando os segmentos resultantes eram terminais, atribuímos deliberadamente a um deles a ordem n anterior e, ao outro, ordem $n+1$. Para classificar a ordem máxima de ramificação visível de um indivíduo seguindo esse esquema, observamos a sequência de ramificação a partir do tronco, sempre considerando os maiores ramos primários, de aparência íntegra, inseridos em posições mais inferiores dos troncos. Consideramos que esses ramos são os que resultam em maior ordem de ramificação, sendo portanto, adequados para determinar qual a ordem máxima de ramificação visível presente em um indivíduo. Sempre que houve dúvida, foi observada a sequência de ramificação de mais de um ramo primário para ver qual resultava em maior ordem.

Análise de variações de tamanho, crescimento, sobrevivência e reprodução entre estádios

Para verificar diferenças de tamanho e crescimento entre estádios utilizamos análise gráfica de diagramas de caixa (“box plots”) com intervalos de confiança em torno da mediana (95 %). Os limites inferior e superior de cada caixa representam o primeiro e terceiro quartis. As linhas horizontais abaixo e acima de cada caixa representam limites para valores extremos (“outliers”) em relação à mediana (linha horizontal no interior das caixas), correspondendo à $\pm 1,5 * \text{distância interquartis}$ (1° e 3°). As regiões de estreitamento de cada caixa representam os intervalos de confiança. Nesse tipo de análise, se os intervalos de

confiança não se sobrepõem, há evidência forte de que duas medianas são diferentes (McGuill et al. 1978). Quando os intervalos se sobrepuseram, realizamos um teste não paramétrico (os dados foram heterocedásticos e não normais) de Kruskal-Wallis para confirmar a hipótese de igualdade de medianas. O crescimento foi considerado como a razão entre as alturas medidas em T2 e T0. Para sobrevivência e reprodução, calculamos a probabilidade de um indivíduo de cada estágio reproduzir-se ou sobreviver durante o período de estudo, através da razão entre o número de indivíduos que reproduziram-se ou sobreviveram ao período (T0-T2) e o total de indivíduos em cada estágio em T0. Essas probabilidades foram representadas graficamente para verificar diferenças nas trajetórias das chances de sobrevivência e reprodução entre estágios.

RESULTADOS

Descrição dos estágios ontogenéticos

Foram identificados os seguintes estágios ontogenéticos para as espécies estudadas: Plântula (S, Figs. 1A, 1B, 2A, 2B): caule herbáceo com presença de cotilédones (alguns indivíduos podem mantê-los até o início da lignificação do caule). As plântulas são fanerocotiledonares, possuem cotilédones folhosos, fotossintetizantes e surgem a partir de germinação epígea. As folhas são dispostas numa filotaxia oposta decussada e seu tamanho é visivelmente menor do que nos demais estágios.

Juvenis (J, Figs. 1C, 2C, 2D): os indivíduos entram nesse estágio pela perda dos cotilédones. Exibem mais claramente a lignificação na base do caule. As plantas desse estágio consistem de um eixo caulinar vertical com alguns pares de folhas opostas decussadas. O tamanho das folhas desse estágio se aproxima ao das plantas maduras.

Reprodutivo ramificado (Br, Figs. 1D, 1E, 2E): os indivíduos entram nesse estágio ao iniciarem a produção de ramos com posterior expressão do modelo arquitetural de Fagerlind (Hallé et al. 1978). Esse modelo consiste em indivíduos com um tronco monopodial ortotrópico e ramos laterais (ou sistemas de ramos laterais) produzidos por crescimento rítmico, plagiotrópicos por aposição (Figs. 1F, 2F) e determinados, terminando normalmente em inflorescências (Figs. 1G, 2G). A conformação ao modelo é observada quando há uma distinção da copa e expressão da plagiotropia por aposição pela produção de ramos de segunda ordem. Nenhuma mudança morfológica maior acontece uma vez que os indivíduos entram nesse estágio e florescem, exceto por um aumento da complexidade da copa através da produção de ramos de ordens de ramificação sucessivamente maiores ou reiterações do

modelo devido a danos sofridos pela copa. Nós observamos que indivíduos de *C. meridionalis* são capazes de produzir flores logo que produzem ramos de primeira ordem, enquanto apenas indivíduos de *C. accedens* que atingiram a segunda ordem de ramificação foram observados em flor. Como o estágio Br tem grande amplitude de tamanhos (ver resultados) nós o dividimos em estádios classificados por ordens de ramificação máxima nas análises posteriores.



Figura 1. Estádios ontogenéticos e características morfológicas de *C. accedens* em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. A, B – plântula (S), C – Juvenil (J), D – início da ramificação, E - Reprodutivo ramificado (Br), F – ramos plagiotrópicos por aposição (vistos por cima), G – inflorescências terminais indicando crescimento determinado, H – flores, I – frutos imaturos.



Figura 2. Estádios ontogenéticos e características morfológicas de *C. meridionalis* em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. A, B – plântula (S), C, D – Juvenil (J), E - Reprodutivo ramificado (Br), F – ramos plagiotrópicos por aposição, G – inflorescências terminais indicando crescimento determinado, H – flor, I – frutos maduros.

Diferenças de tamanho entre estádios

Encontramos variações de tamanho ao longo da ontogenia que seguiram o mesmo padrão geral em todas as amostragens, assim apresentaremos apenas os resultados de T0. Para ambas espécies, todos os estádios consecutivos exibiram nítidas diferenças de tamanho até Br4. Nos estádios posteriores, a igualdade de tamanhos não pode ser refutada pelos boxplots (Fig. 3). Encontramos diferenças de tamanho significativas entre esses

estádios em *C. accedens* (Kruskal-Wallis = 11,43, gl = 2, $p = 0,0033$), mas não em *C. meridionalis*. (Kruskal-Wallis = 4,59, gl = 2, $p = 0,1005$). Em *C. accedens* as diferenças significativas parecem dever-se aos estádios Br4 e Br5, já que os intervalos de confiança de Br5 e Br6 se sobrepuseram amplamente (Fig. 3).

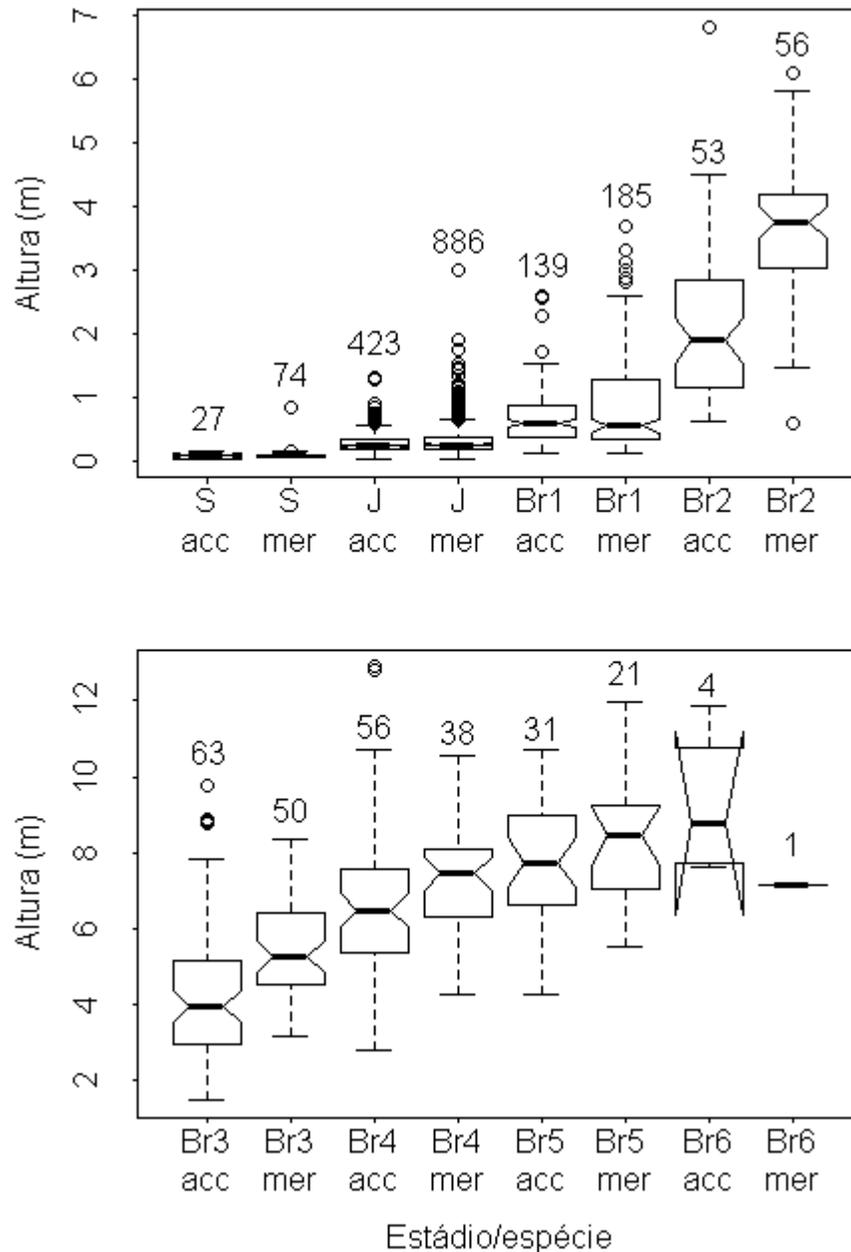


Figura 3 - Variação de altura por estádios ontogenéticos de *C. accedens* (acc) e *C. meridionalis* (mer) em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. S – plântula, J – juvenil, Br – reprodutivo ramificado. Valores acima das caixas indicam o número de indivíduos em cada categoria.

Diferenças de crescimento, sobrevivência e reprodução entre estádios

O crescimento em altura teve uma tendência geral de diminuição ao longo da ontogenia (Fig. 4). Essa tendência implica em diferenças gerais nos crescimentos observados nos estádios ontogenéticos de *C. accedens* (Kruskal-Wallis = 127,41, gl = 6, $p < 0,001$) e *C. meridionalis* (Kruskal-Wallis = 153,21, gl = 6, $p < 0,001$). As diferenças parecem devidas aos estádios extremos, já que os boxplots de estádios subsequentes (com exceção de J – Br1 e Br3 – Br4 em *C. meridionalis*) apresentaram medianas do crescimento similares (Fig. 4).

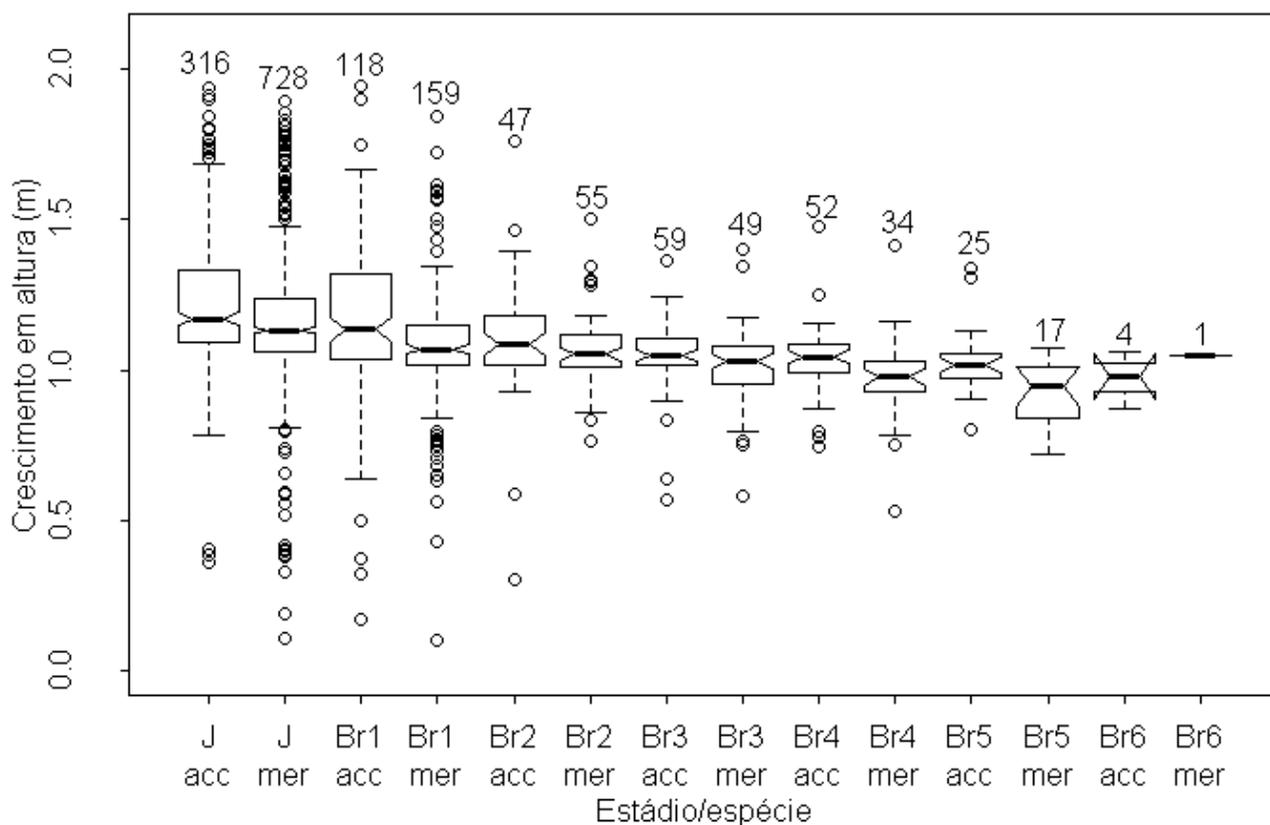


Figura 4. Variação do crescimento em altura (T2/T0) por estádios ontogenéticos de *C. accedens* (acc) e *C. meridionalis* (mer) em um período de dois anos em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. J – juvenil, Br – reprodutivo ramificado. Valores acima das caixas indicam o número de indivíduos em cada categoria.

A sobrevivência ao longo dos dois anos de estudo aumentou sucessivamente nos estádios iniciais, atingindo uma assíntota nos estádios mais maduros (Fig. 5).

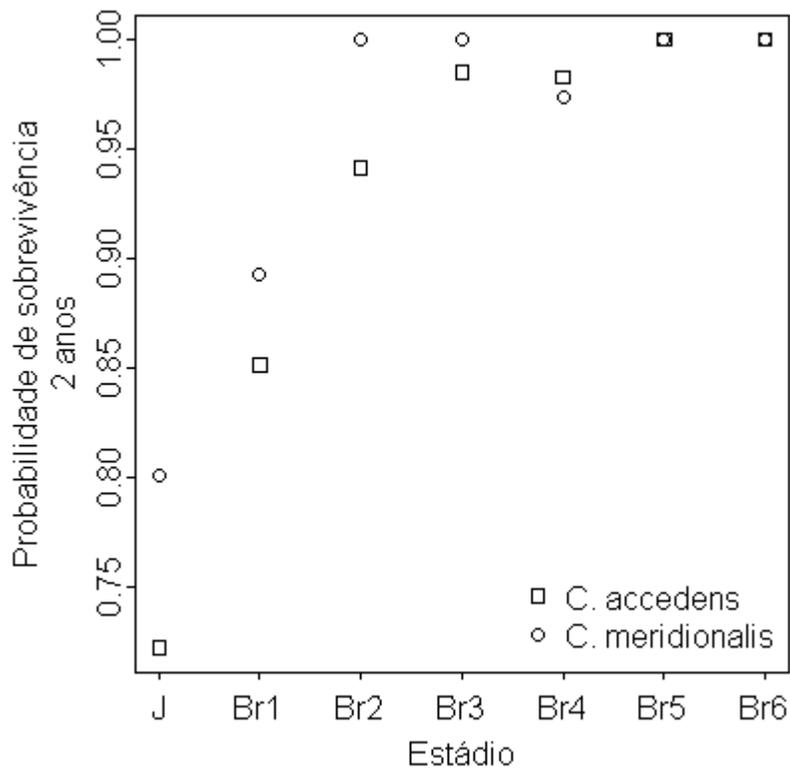


Figura 5 – Probabilidade de sobrevivência de *C. accedens* e *C. meridionalis* por estágio ontogenético no período de dois anos de estudo em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. J – juvenil, Br – reprodutivo ramificado.

Os indivíduos das duas espécies reproduziram-se logo que começaram a produzir ramificações, sendo que em *C. meridionalis* isso ocorreu em indivíduos com ramos de primeira ordem, enquanto que em *C. accedens*, apenas indivíduos com ramos a partir de segunda ordem tiveram chance de reprodução (Fig. 6). Para as duas espécies, indivíduos com ordens máximas de ramificação visível maiores apresentaram sucessivamente maiores chances de reprodução, atingindo chance máxima na maior ordem (Fig. 6).

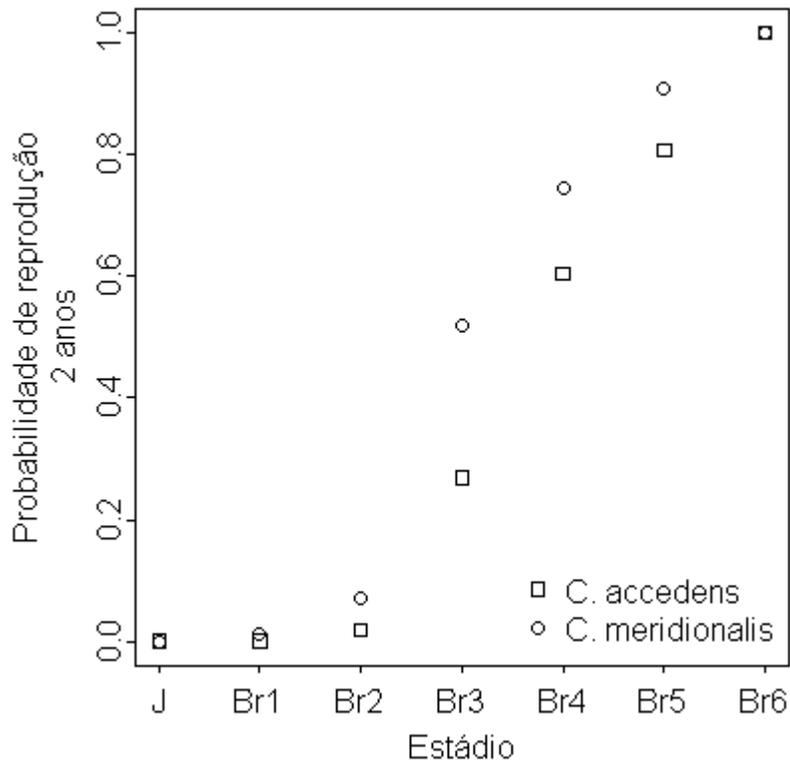


Figura 6 – Probabilidade de reprodução de *C. accedens* e *C. meridionalis* por estágio ontogenético no período de dois anos de estudo em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. J – juvenil, Br – reprodutivo ramificado.

Apenas indivíduos com alturas acima da mediana apresentaram evidências de atividade reprodutiva nos primeiros estádios reprodutivos de ambas as espécies (Br2 e Br3 para *C. accedens* e Br1 para *C. meridionalis*), enquanto nos outros estádios reprodutivos, indivíduos em toda a amplitude de tamanhos foram observados reproduzindo-se (Fig. 7). Aparentemente, há tamanhos mínimos para início da reprodução, pois nos estádios reprodutivos iniciais apenas indivíduos que se aproximaram ou ultrapassaram o limite inferior da amplitude de tamanhos dos reprodutivos dos demais estádios foram observados com evidências de reprodução (Fig. 7). Esses tamanhos seriam de cerca de 4 m para *C. accedens* e 3 m para *C. meridionalis* (Fig. 7).

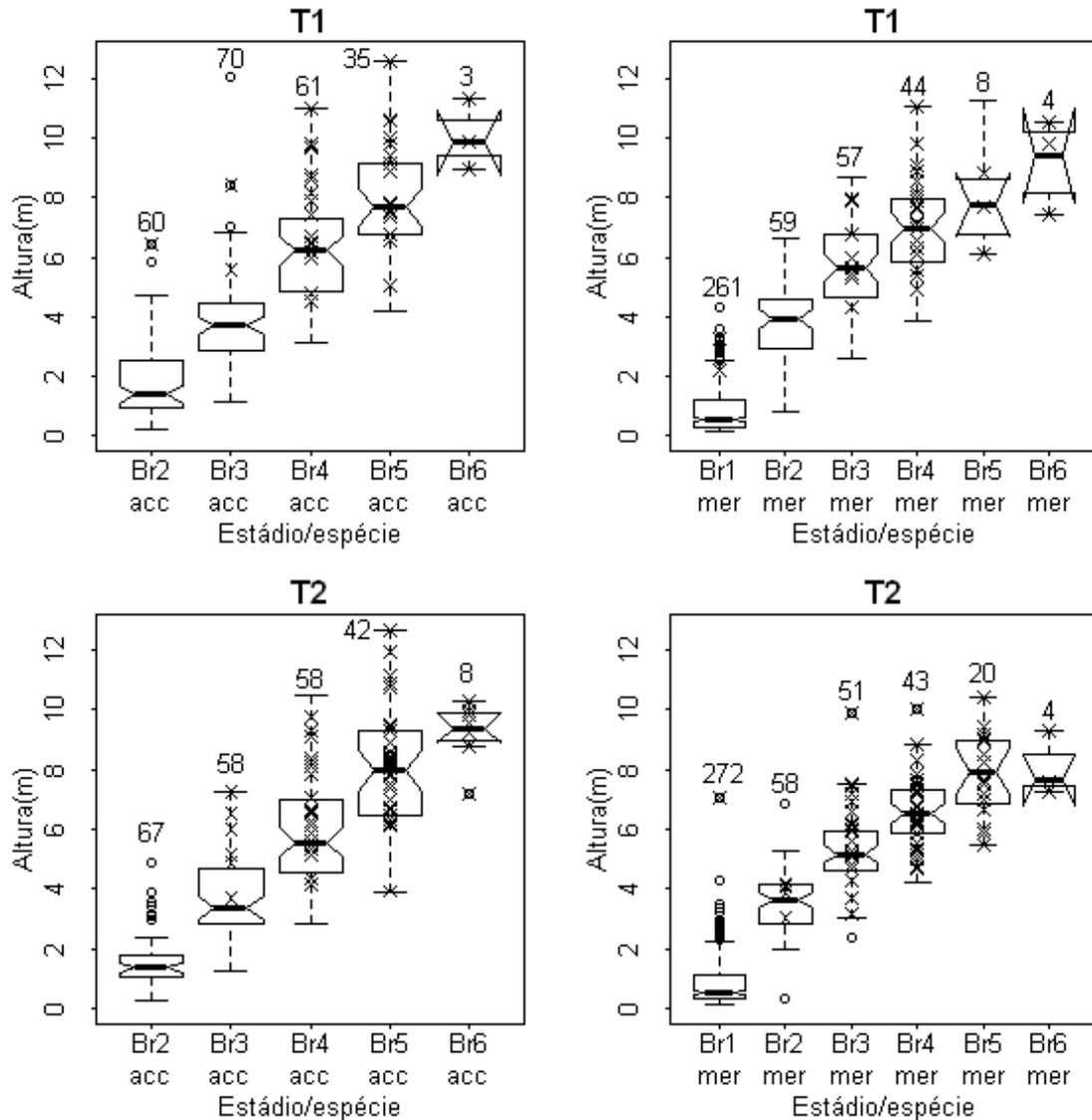


Figura 7 – Variações de tamanhos nos estádios ontogenéticos onde a reprodução foi observada para *C. accedens* e *C. meridionalis* no período de dois anos de estudo em uma floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, São Paulo, Brasil. Os “boxplots” correspondem às alturas de todos os indivíduos (não-reprodutivos + reprodutivos), os símbolos “x” representam apenas os indivíduos reprodutivos e os círculos vazados são os valores extremos dos “boxplots”. Br – reprodutivo ramificado, T1 – período 1, T2 – período 2. Valores acima das caixas indicam o número de indivíduos em cada categoria.

DISCUSSÃO

Adequação de marcadores morfológicos na indicação de diferenças de aspectos demográficos ao longo da ontogenia.

Em geral, a fase pós-germinação do ciclo de vida de árvores e arbustos lenhosos compreende uma etapa de crescimento vegetativo até um tamanho mínimo para que se

inicie a atividade reprodutiva (Harper & White 1974). Em árvores, essa fase é dedicada ao ganho de altura (Harper 1977). Com o aumento de tamanho, as plantas podem ter acesso a ambientes luminosos mais favoráveis e tornarem-se mais resistentes à fatores de mortalidade. No início da fase reprodutiva, é possível que haja uma mudança de investimento em crescimento vegetativo para investimento em reprodução (Obeso 2002). Nesse caso, o tamanho e desempenho, variariam ao longo da fase vegetativa, atingindo um patamar, mantendo-se constantes com o início da reprodução.

Na fase vegetativa, os marcadores morfológicos de *C. accedens* e *C. meridionalis* nos permitiram individualizar grupos de plantas com tamanhos diferentes, mostrando que é necessário crescer até determinados tamanhos para adquirir certas estruturas. Nos primeiros estádios reprodutivos (até Br4 em *C. meridionalis* e Br5 em *C. accedens*) as espécies também apresentaram alturas sucessivamente maiores, o que parece discordar da idéia descrita acima, que prevê uma estabilização de altura nos estádios reprodutivos devido a uma mudança de investimento. No entanto, essa discordância está relacionada a uma imprecisão das características morfológicas como indicadores do início da fase reprodutiva. Apenas os indivíduos maiores (acima de 3 e 4 m de altura para *C. accedens* e *C. meridionalis*, respectivamente) dos primeiros estádios reprodutivos foram observados em flor, sugerindo que o início da fase reprodutiva de *C. accedens* e *C. meridionalis* depende de se atingir um tamanho mínimo. Como a maioria dos indivíduos nos estádios reprodutivos iniciais ainda teria que crescer para reproduzir-se, estádios sucessivos devem ter tamanhos maiores até que se atinja um estágio em que a maior parte dos indivíduos estejam acima do tamanho reprodutivo mínimo. Diante disso, o início da reprodução em *C. accedens* e *C. meridionalis* parece ser melhor definida pelo tamanho do que pelos marcadores morfológicos qualitativos utilizados. Outras espécies arbóreas tropicais (Furtado 2005, Sims 2009), incluindo palmeiras (Carvalho et al. 1999, Souza et al. 2000, Ferraz 2004), também apresentaram marcadores morfológicos que permitiam a distinção de tamanho entre estádios ontogenéticos pré-reprodutivos, mas com a transição para a fase reprodutiva sendo melhor indicada por um tamanho mínimo para a reprodução (Ferraz 2004, Furtado 2005, Portela 2008).

A sobrevivência e reprodução também obedeceram uma tendência de aumento com estabilização ao início da reprodução. As trajetórias de aumento entre estádios sugerem uma função logística para as chances de sobrevivência e reprodução ao longo da ontogenia. Embora *C. meridionalis* tenha apresentado chances de sobrevivência e reprodução maiores na maioria dos estádios, a aparente semelhança nas funções de sobrevivência e reprodução

indicam que as características morfológicas utilizadas sinalizam etapas de história de vida semelhantes em espécies diferentes.

A variação de sobrevivência observada sugere uma curva do tipo III para ambas as espécies (Deevey 1947), caracterizada por maior mortalidade (ou menor sobrevivência) em fases iniciais, que decai até estabilizar-se nas fases maduras. Esse padrão de sobrevivência é típico de plantas lenhosas longevas (Fenner 1987, Clark & Clark 1992, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992) e pode ter relação com o aumento na capacidade de compensação a danos causados por herbívoros (Boege 2005), da sobrevivência de folhas (Carvalho et al. 1999) e resistência a quebra causada por detritos vindos do dossel (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992). O crescimento foi menor a cada estágio sucessivo, resultado também encontrado em outros estudos de espécies arbóreas tropicais com histórias de vida variadas (Clark & Clark 1992, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992). Embora tenham havido diferenças de crescimento ao longo da ontogenia, elas raramente ocorreram entre estádios vizinhos, o que indica que os marcadores morfológicos utilizados não sinalizam etapas do ciclo de vida com crescimento diferente.

No início da fase reprodutiva, a redução das diferenças de sobrevivência e crescimento entre estádios sucessivos pode ter relação com o cessamento do ganho de altura dado pelo direcionamento de energia para a atividade reprodutiva. Como é possível que investimentos em crescimento e reprodução sejam demandas conflitantes (Obeso 2002), o início da atividade reprodutiva marcaria um momento onde as plantas não investiriam mais energia em aumentos de crescimento em altura que, juntamente com a sobrevivência, estabilizariam num patamar reprodutivo.

Assim como para o tamanho, a sobrevivência e crescimento não tenderam a parar de aumentar nos primeiros estádios reprodutivos, o que reforça a idéia de que os marcadores vegetativos utilizados não sinalizam bem a entrada na fase reprodutiva, sendo o tamanho um melhor parâmetro para indicar o início da reprodução. Nesse caso, variações de crescimento e sobrevivência nos primeiros estádios reprodutivos seriam decorrência de uma composição heterogênea de cada estágio, incluindo indivíduos acima e abaixo do tamanho mínimo para a reprodução, que teriam crescimento característicos e chances de sobrevivência diferentes.

Por que alguns estádios não foram observados?

Dentre os estádios pós-germinação listados por Gatsuk et al. (1980), não identificamos imaturo, virgem, subsenil e senil para as espécies aqui estudadas. Segundo os autores, o

estádio imaturo representa uma transição morfológica para a forma adulta através do início da produção de ramos. A fase reprodutiva só surgiria posteriormente, quando, após apresentarem a forma adulta no estágio virgem, os indivíduos floresceriam. De acordo com esses critérios, os imaturos das espécies de *C. accedens* e *C. meridionalis* seriam caracterizados pela presença de ramificação de ordem um e, se considerarmos a expressão do modelo arquitetural como uma primeira expressão da forma adulta, indivíduos com ramificação secundária (onde o modelo é expresso completamente) estariam no estágio virgem. No momento em que esses últimos indivíduos iniciassem a floração, passariam ao estágio reprodutivo.

Os nossos resultados contrariam essa distinção. Observamos floração em indivíduos de *C. meridionalis* com ramificação primária e de *C. accedens* com ramificação secundária. O início da atividade reprodutiva pareceu estar ligado mais ao alcance de um patamar de altura do que ao aumento de complexidade da copa devido à ramificação, já que apenas os indivíduos mais altos nas ordens de ramificação reprodutivas iniciais foram observados em flor. Com exceção das flores, que nem sempre estão presentes em indivíduos capazes de reproduzir-se, a única característica morfológica que sinalizou a entrada de indivíduos numa fase onde há chance de reprodução é o início da produção de ramos. A chance de reproduzirem-se posteriormente parece depender de alcançarem uma altura mínima. Assim, uma melhor acurácia na definição da transição para a fase reprodutiva pode ser alcançada com a utilização de um critério de tamanho. Esse patamar seria de aproximadamente 3 m de altura para *C. meridionalis* e de 4 m para *C. accedens*. Indivíduos ramificados abaixo dessas alturas poderiam ser incluídos num estágio pré-reprodutivo à parte. De acordo com Gatsuk et al. (1980), em alguns casos o uso de caracteres morfológicos pode não ser suficiente para distinguir alguns estádios (principalmente imaturo e virgem) e o tamanho pode ser utilizado em conjunto com características qualitativas para distinguí-los. Espécies arbóreas tropicais parecem não ter marcadores morfológicos que indiquem, nitidamente, a capacidade de reprodução de indivíduos com forma adulta (exceto pelas flores), já que ausência deles tem motivado o uso de tamanho como critério para distinção entre classes também em outros estudos (Ferraz 2004, Furtado 2005, Portela 2008).

Embora não tenhamos observado indivíduos em estádios pós-reprodutivos (subsenis e senis), acreditamos que indivíduos das duas espécies possam chegar a esse estágio. De acordo com Gatsuk et al. (1980), esse estágio envolve uma degeneração estrutural das árvores combinada ao cessamento da atividade reprodutiva. Observamos alguns indivíduos

de ambas as espécies que apresentavam sinais dessa degeneração estrutural (casca com evidência de ataque de cupins, ramos quebradiços, copa irregular), mas que, no entanto, mantiveram a produção de flores durante o intervalo de anos estudado. Tais indivíduos possivelmente estão no final da fase reprodutiva, em vias de ingressar em estádios pós-reprodutivos. Além disso, dados de outros estudos de espécies arbóreas tropicais indicam a possibilidade de detectar esses estádios. Embora estádios senis não tenham sido encontrados em diversos estudos de palmeiras (Souza et al. 2000, Ferraz 2004, Bernacci et al. 2008, Portela 2008), outros grupos de espécies arbóreas apresentaram estádios senis reconhecíveis (Furtado 2005, Sims 2009). Assim, a ausência de indivíduos nesse estágio para *C. accedens* e *C. meridionalis* parece muito mais um viés de amostragem do que uma característica de história de vida das espécies.

CONCLUSÕES

Durante a fase pré-reprodutiva (ou vegetativa) as características morfológicas sinalizaram diferenças de tamanho e sobrevivência, mas não de crescimento, de *C. accedens* e *C. meridionalis*, o que indica a utilidade desses marcadores como sinalizadores de mudanças em aspectos de relevância demográfica nessa fase. Por outro lado, com exceção das flores, as características morfológicas observadas não sinalizaram bem a entrada na fase reprodutiva, sendo a altura um melhor indicador. Por conta disso, não foi possível identificar todos os estádios pós-germinação enumerados por Gatsuk et al. (1980), pois imaturo e virgem não foram evidentes com base nas características morfológicas qualitativas observadas. Esses resultados indicam que a combinação de marcadores morfológicos e tamanho parece a melhor abordagem para uma classificação que reflita as diferenças demográficas entre indivíduos de uma população vegetal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarez-Buylla, E.R. & Martinez-Ramos, M. (1992). Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree—an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 80, 275–290.
- Barkham, J. (1980). Population Dynamics of the Wild Daffodil (*Narcissus Pseudonarcissus*): I. Clonal Growth, Seed Reproduction, Mortality and the Effects of Density. *Journal of Ecology*, 68, 607–633.
- Bernacci, L.C., Martins, F.R. & Santos, F.A.M. (2008). Estrutura de estádios ontogenéticos em

- população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 22, 119-130.
- Boege, K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92, 1632-1640.
- Brewer, J.S. (2001). A demographic analysis of fire-stimulated seedling establishment of *Sarracenia alata* (Sarraceniaceae). *American journal of botany*, 88, 1250-1257.
- Burns, J.H., Blomberg, S.P., Crone, E.E., Ehrlén, J., Knight, T.M., Pichancourt, J.-B., Ramula, S., Wardle, G.M. & Buckley, Y.M. (2010). Empirical tests of life-history evolution theory using phylogenetic analysis of plant demography. *Journal of Ecology*, 98, 334-344.
- Carvalho, R.M., Martins, F.R. & Santos, F.A.M. (1999). Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart.(Arecaceae). *Annals of Botany*, 83, 225-233.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland. 722 p.
- Chapman, A. (1986). Age versus stage: an analysis of age-and size-specific mortality and reproduction in a population of *Laminaria longicuris* Pyl. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 97, 113–122.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs*, 62, 315–344.
- Deevey, E.S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22, 283–314.
- Fenner, M. (1987). Seedlings. *New Phytologist*, 106, 35-47.
- Ferraz, D.K. (2004). *Ecologia de populações de Lytrocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) na reserva florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Furtado, A.G. (2005). *Estrutura de Uma População de Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídica no Sudeste do Brasil. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Gatsuk, L., Smirnova, O., Vorontzova, L., Zaugolnova, L. & Zhukova, L. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of ecology*, 68, 675–696.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. (1978). *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin. 441 p.
- Harper, J. & White, J. (1974). The demography of plants. *Annual review of ecology and*

systematics, 5, 419–463.

- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London. 900 p.
- Keller, R. (2004). *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers: A Field Guide*. 2^a ed. Birkhauser Verlag, Berlin. 306 p.
- Knowles, P. & Grant, M.C. (1983). Age and size structure analyses of Engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine, and limber pine in Colorado. *Ecology*, 64, 1–9.
- Lehtila, K., Syrjaenen, K., Leimu, R., Garcia, M.B. & Ehrlén, J. (2006). Habitat change and demography of *Primula veris*: identification of management targets. *Conservation biology*, 20, 833–843.
- Mandujano, M.C., Golubov, J. & Huenneke, L.F. (2007). Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology*, 49, 141–153.
- McGill, R., Tukey, J.W. & Larsen, W.A. (1978). Variations of box plots. *The American Statistician*, 32, 12–16.
- Miranda-Melo, A.D.A. (2004). *Estrutura de populações de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) e *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) em quatro fragmentos de cerrado sensu lato no município de Itirapina, SP*. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Obeso, J.R. (2002) The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155, 321–348.
- Oostermeijer, J., Van't Veer, R. & Den Nijs, J. (1994). Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 31, 428–438.
- Pfister, C.A. (1998). Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 213–218.
- Portela, R.C.Q. (2008). *Ecologia populacional de três espécies de palmeiras em uma paisagem fragmentada no domínio da Mata Atlântica*. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Rabotnov, T.A. (1985). Dynamics of plant coenotic populations. In: White, J. *The population structure of vegetation. Handbook of Vegetation Science III*. Dordrecht, Dr W. Junk Publishers. Pp. 121–142.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and

herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81, 465–476.

- Sims, L.P. (2009). *Aspectos da história de vida da espécie de dossel Savia dictyocarpa Müll. Arg. (Phyllanthaceae) em um fragmento de floresta estacional semidecídua no município de Campinas, SP*. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Smirnova, O., & Bobrovskii, M. (2001). Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. *Russian Journal of Ecology*, 32, 159–163.
- Smirnova, O.V., Palenova, M.M. & Komarov, A. S. (2002). Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. *Russian Journal of Developmental Biology*, 33, 1-10.
- Souza, A.F.D., Martins, F.R. & Matos, D.M.S. (2000). Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1227-1237.
- Svenning, J. (2002). Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, 159, 185-199.
- Werner, P.A. (1975). Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia*, 20, 197–201.
- Werner, P.A. & Caswell, H. (1977). Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, 58, 1103–1111.
- Zheleznaya, E.L. (2009). Changes in the structure of a *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó population during the overgrowing of a meadow-bog community complex in the Moscow region. *Russian Journal of Ecology*, 40, 39-43.
- Zhukova, L. (2001). Diversity of ontogenetic pathways in plant populations. *Russian Journal of Ecology*, 32, 151–158.
- Zhukova, L., & Glotov, N. V. (2001). Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology*, 32, 381-387.

Capítulo 2

VARIAÇÕES ONTOGENÉTICAS NA ARQUITETURA AÉREA DE *Coussarea accedens* Müll.
Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. *Arg. var. porophylla* (Vell.) M. Gomes EM UMA
FLORESTA TROPICAL ÚMIDA: HÁ EVIDÊNCIA DE DIVERGÊNCIA NAS ESTRATÉGIAS DE
OBTENÇÃO DE LUZ?

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são caracterizadas por uma marcante heterogeneidade ambiental, sendo os aspectos ligados à variação do ambiente de luz uma das faces mais conspícuas dessa heterogeneidade. Os gradientes de luminosidade podem ocorrer em dimensões horizontais, determinados pela dinâmica de clareiras (Grubb 1977, Chazdon & Fetcher 1984, Withmore 1998); e verticais, causados pelo decaimento da intensidade e qualidade da luz desde a superfície do dossel até o chão da floresta (Yoda 1978).

A arquitetura aérea refere-se à forma geral e ao posicionamento das partes componentes de uma árvore, sendo importante na exploração de gradientes verticais de luminosidade (Poorter et al. 2006). Variações na forma de copas são determinantes da eficiência de interceptação de luz em ambientes diferentes (Horn 1971) e impõem diferentes demandas de estabilidade mecânica que devem ser solucionadas pela construção de troncos com formas e características físicas adequadas (MacMahon 1973, Niklas 1994). Porém, a simples apreciação estática de diferenças nesses aspectos não permite compreender a relação entre os diferentes ambientes de luz e as variações na arquitetura aérea, pois uma árvore pode sofrer variações ao passar por diferentes microambientes de luz ao longo do ciclo de vida em uma floresta (Sterk & Bongers 2001). Assim, é importante considerar a trajetória ontogenética para entender como variações na forma e arquitetura permitem a ocupação bem sucedida de diferentes ambientes de luz (Kohyama 1987, King 1990, Yamada et al. 2005a).

Para compreender a relação entre a arquitetura aérea e estratégias de ocupação de diferentes ambientes luminosos, foi proposto que haveriam morfologias adequadas à permanência, ao longo de todo o ciclo de vida, em situações de pouca luminosidade; e morfologias adequadas ao alcance de melhores ambientes de luz através do rápido ganho de altura (Kohyama 1987, King 1990, Kohyama & Hotta 1990). De acordo com essa hipótese, a estratégia de investimento em ganho de altura implica que, até se atingir o dossel, a energia disponível para crescimento seja investida na construção de troncos com grandes incrementos de altura relativos ao diâmetro às custas de menor expansão lateral, implicando em copas mais estreitas. Por outro lado, a permanência em condições de mais sombra estaria relacionada ao investimento de energia disponível para expansão lateral, aumentando a área de interceptação de luz através da construção de copas achatadas e com poucas camadas. Essa expansão lateral poderia proporcionar instabilidade mecânica, que seria sanada por troncos construídos com menores incrementos de altura por diâmetro.

A dicotomia entre as duas estratégias representa um “trade-off” entre crescimento em altura e lateral que pode ser um eixo de diferenciação responsável pela coexistência entre espécies de florestas tropicais através da repartição de ambientes de luz (Yamada et al. 2005a). Embora haja alguma discordância sobre quais características arquiteturais estão associadas a cada estratégia (Alves & Santos 2002, Poorter et al. 2006, Osunkoya et al. 2007), a hipótese tem sido confirmada em estudos que encontraram diferenças de arquitetura e relações alométricas de copas e troncos entre espécies com diferentes níveis de tolerância à sombra e estratos verticais ocupados na maturidade (King 1996, Sterck & Bongers 1998, 2001, Poorter et al. 2006, Osunkoya et al. 2007).

Apesar de serem evidências importantes para a hipótese de coexistência ligada ao “trade-off” crescimento em altura x lateral, a falta de controle filogenético na comparação entre espécies dos estudos acima deixa dúvidas se as diferenças arquiteturais estariam ligadas a heranças genéticas diferentes ou, de fato, a uma diversificação ecológica em termos de estratégias de obtenção de luz (Yamada et al. 2000). Alguns estudos têm contornado essas dificuldades testando diferenças arquiteturais e alométricas entre espécies congênicas. Em geral, os padrões de arquitetura encontrados nesses estudos têm apoiado a hipótese de diferenciação de estratégias de obtenção de luz, permitindo que espécies congênicas simpátricas ocupem diferentes microhabitats preferenciais em escala horizontal (Davies et al. 1998, Yamada et al. 2000, Sposito & Santos 2001) e vertical (King 1996, Davies et al. 1998, Yamada et al. 2005a, b).

Um aspecto comum da riqueza florística de florestas tropicais úmidas é a existência de espécies com parentesco próximo que, aparentemente, ocupam habitats horizontais e verticais semelhantes (Rogstad 1990, Richards 1996, Aiba & Nakashizuka 2005). Embora os resultados dos estudos acima ofereçam evidências em favor da coexistência ligada ao “trade-off” crescimento em altura x lateral, não esclarecem se ele poderia se aplicar a coexistência de espécies que ocorram nos mesmos microambientes, pois as diferenças de arquitetura encontradas foram relacionadas à ocupação de diferentes ambientes horizontais ou verticais. Espécies de um mesmo estrato da floresta podem apresentar diferentes respostas de crescimento em níveis de luminosidade semelhantes (Montgomery & Chazdon 2002), o que pode ter relação com variações de arquitetura que permitiriam uma utilização diferencial do recurso luz por cada espécie.

Para verificar essa idéia, estudamos as variações de arquitetura aérea de duas espécies congênicas que ocupam os mesmos microhabitats numa floresta tropical úmida

de terras baixas. Embora originalmente tenham sido feitas predições para as estratégias de crescimento em altura e interceptação de luz apenas baseadas nas relações alométricas de altura e dimensões de copa (Kohyama 1987, King 1990), aspectos relacionadas ao tamanho e quantidade de folhas (Givnish 1987) e ramificação de copas (Horn 1971, Hallé et al. 1978) também estão envolvidos nas habilidades de crescer em altura ou expandir a área de interceptação de luz. Copas mais ramificadas podem aumentar a eficiência no forrageio por luz (Hallé et al. 1978, Barker et al. 2006), enquanto folhas com áreas maiores são uma maneira barata de manter uma área de interceptação mínima quando a maior parte da energia disponível para crescimento é utilizada em ganho de altura (Coomes & Grubb 1998, Poorter et al. 2006). Desse modo, além dos aspectos relacionados às dimensões do tronco e das copas, nós ampliamos a descrição da arquitetura aérea incluindo aspectos de ramificação da copa, densidade de folhas nos ramos e área foliar individual. Assim, para verificar se o “trade-off” crescimento em altura x lateral pode contribuir para a coexistência de espécies de parentesco próximo com microhabitats semelhantes, testamos diferenças interespecíficas nas variações ontogenéticas de arquitetura aérea entre duas espécies arbóreas de subdossel congênicas numa floresta tropical úmida, *Coussarea accedens* Müll. Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes Rubiaceae. Especificamente, buscamos responder as seguintes perguntas:

1. Qual a trajetória de variação de cada espécie nas dimensões de tronco e copas, ramificação e aspectos foliares ao longo da ontogenia?
2. Há diferenças entre as espécies nessas trajetórias?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Utilizamos dois conjuntos de indivíduos para obtenção das variáveis utilizadas neste estudo. O primeiro conjunto compreendeu todos os indivíduos que não apresentavam cotilédones e evidências de danos no caule e copa, em três parcelas de 0,5 ha (P1, P2, P3). Para esse conjunto, caracterizamos o ambiente de luz pelo índice de iluminação de copas (IIC, Clark & Clark 1992), medimos o diâmetro à altura do solo e altura (ver detalhes abaixo) de 752 indivíduos de *C. accedens* e 1279 de *C. meridionalis*. O segundo conjunto de indivíduos foi um subconjunto do primeiro, sendo utilizado para medidas das demais variáveis utilizadas nesse estudo (ver abaixo), mais detalhadas e que necessitavam maior esforço de campo. Nesse caso, selecionamos aproximadamente 125 indivíduos distribuídos

ao longo da amplitude de tamanhos observada no primeiro conjunto de dados para cada espécie. Os indivíduos selecionados não tinham cotilédones, apresentavam caules e copas sem evidência de danos e ocupavam o ambiente de luz mais frequentemente observado no primeiro conjunto de indivíduos (índice de iluminação de copas = 1, dados não mostrados). As medidas e classificações pertinentes à cada conjunto de dados foram obtidas da seguinte forma:

Diâmetro à altura do solo (DAS, mm) – medido no nível do solo com paquímetro para plantas até 3 cm e estimado, para plantas maiores, a partir do perímetro na base utilizando a fórmula da circunferência. Quando houve irregularidades na base, a medida foi tomada logo acima.

Altura (Alt, m) – comprimento medido do ponto de inserção da planta no solo até a folha mais alta. A medida foi feita com fita métrica (plantas com altura até 1,5 m) ou régua telescópica (plantas maiores).

Área da projeção vertical da copa (CopaA, m²) – a área da projeção da copa foi calculada como a área da elipse calculada a partir de dois diâmetros perpendiculares (incluindo o maior) medidos em plantas com até 2 m de altura ou, para plantas maiores, como a soma das áreas de oito triângulos definidos, com base em raios horizontais separados por ângulos iguais, medidos a partir do tronco até a projeção da extremidade da copa. Para a primeira medida utilizamos apenas fita métrica, para a segunda utilizamos bússola, um medidor de distâncias a laser nivelado horizontalmente e uma régua telescópica para demarcar a projeção da copa. Em indivíduos não ramificados calculamos a área da elipse com base nas duas maiores distâncias perpendiculares entre ápices de folhas opostas.

Comprimento da copa (CopaC, m) – obtido através da diferença entre altura e altura de inserção no tronco do ramo mais inferior medidos a partir do solo. Essa medida só foi calculada para indivíduos ramificados.

Comprimento de ramo primário (CopaRam1C, cm) – para árvores em que era possível alcançar todos ramos de primeira ordem inseridos no tronco (até altura de cerca de 3 m) medimos, utilizando fita métrica, o comprimento de um ramo sorteado a partir de uma tabela de números aleatórios.

Densidade de ramos primários por unidade de comprimento da copa (CopaRam1D, ramos/m) – para árvores em que era possível observar (até altura de cerca de 5 m) foram contados todos os ramos de primeira ordem inseridos no tronco. A densidade foi calculada pela razão entre o número de ramos primários e o comprimento da copa.

Ordem máxima de ramificação visível (Ram) - para essa classificação seguimos o esquema de classificação de ordens de ramos descrito em Hallé et al. (1978). Nesse esquema atribui-se a um dado segmento inserido em outro, de ordem n , uma ordem $n+1$. O tronco é considerado como ordem zero, os ramos inseridos nele são de ordem um e daí por diante. Quando os segmentos resultantes eram terminais, atribuímos deliberadamente a um deles a ordem n anterior e, ao outro, ordem $n+1$. Para classificar a ordem máxima de ramificação visível de um indivíduo seguindo esse esquema, observamos a sequência de ramificação sempre tendo como ponto de partida os maiores ramos, de aparência íntegra, inseridos em posições mais inferiores dos troncos. Consideramos que esses ramos são os que resultam em maior ordem de ramificação, sendo portanto, adequados para determinar qual a ordem máxima de ramificação presente em um indivíduo. Sempre que houve dúvida, foi observada a sequência de ramificação de mais de um ramo primário para ver qual resultava em maior ordem.

Área foliar individual (folhaA, cm^2) – foi obtida a partir da coleta de uma folha de uma região aleatória da copa de cada indivíduo. Em indivíduos não ramificados, a folha a ser coletada foi sorteada diretamente. Para indivíduos ramificados, em que era possível alcançar todos os ramos de primeira ordem (até altura de cerca de 3 m), sorteamos inicialmente um dos ramos e depois uma das folhas desse ramo. Para os demais indivíduos, inicialmente dividimos a copa em 12 regiões definidas por quatro setores horizontais definidos pela divisão da projeção vertical da copa pelos quatro pontos cardeais centrados no tronco e por três camadas verticais de comprimento semelhante. A região de coleta da folha foi obtida sorteando-se um dos quatro setores e uma das três camadas da copa da árvore. As folhas mais altas foram coletadas com o uso de podão, enquanto as mais baixas foram coletadas com tesoura de poda. Todos os sorteios foram feitos através de uma tabela de números aleatórios. A partir das folhas coletadas, obtivemos imagens digitais das lâminas foliares com o uso de escâner. Para evitar maiores danos, ao invés de coletar plantas pequenas que

possuíam poucas folhas (< 10), fotografamos uma folha aleatória sobre um anteparo portátil nivelado que continha uma escala de referência de comprimento. As imagens digitais das folhas, tanto fotografadas como escaneadas, tinham resolução de 150 d.p.i. e foram analisadas utilizando o programa ImageJ (Abramoff et al. 2004), que utiliza uma escala de referência nas imagens para calcular a área das lâminas foliares.

Densidade de folhas por unidade de comprimento de ramo primário (FolhaD, folha/cm) – razão entre o número total de folhas e o comprimento do ramo primário sorteado em árvores onde era possível alcançar todos os ramos (até altura de cerca de 3 m).

Análise de dados

Para contemplar os objetivos deste estudo necessitamos verificar diferenças na trajetória de variação das variáveis ao longo da ontogenia. Em outras palavras, é necessário verificar e descrever a variação daquelas variáveis em relação a uma variável que descreva a ontogenia. Em plantas, uma das variáveis úteis a essa finalidade é o tamanho (Harper & White 1974, Caswell 2001). Para as análises desse estudo optamos por utilizar DAS como variável de tamanho descrevendo a ontogenia. Dois motivos justificam essa escolha (Sterck & Bongers 1998): 1) comparado a outras variáveis (como altura), é sujeita a menores erros de medida; e 2) tem tendência de aumento contínuo ao longo do ciclo de vida de uma árvore devido ao crescimento secundário, não atingindo valores assintóticos como no caso da altura.

As variáveis utilizadas nesse estudo são categóricas (ordem máxima de ramificação visível) ou contínuas (todas as demais), sendo necessário portanto, utilizar abordagens diferentes para analisar cada tipo de variável.

No caso de variáveis contínuas, medidas biométricas comumente variam conforme o tamanho seguindo a função potência (Niklas 1994):

$$Y=aX^b, \quad (\text{eq. 1})$$

normalmente expressa na forma linearizada:

$$\log Y = \log a + b \cdot \log X, \quad (\text{eq. 2})$$

onde X é uma variável de tamanho, Y é a variável em estudo, “b” é a taxa de variação de Y em função de X e “a” é o valor de Y quando X tende a zero. Por outro lado, algumas variáveis têm comportamento assintótico, sendo melhor descritas por funções logísticas que “desaceleram” a taxa de aumento de Y em função de X quando Y se aproxima de um valor

máximo. Em árvores, essas relações assintóticas têm sido descritas por uma função sigmoïdal (Thomas 1996, Davies et al. 1998, Thomas & Bazzaz 1999, Poorter et al. 2006) do tipo :

$$Y=Y_{\max}*(1-\exp(-aX^b)), \quad (\text{eq. 3})$$

onde Y, X e “a” têm o mesmo significado que na função potência, “b” é a taxa máxima de variação de Y em função de X e Y_{max} é o valor assintótico de Y, atingido quando X assume grandes valores. O uso do modelo assintótico tem sido considerado preferível à função potência quando há um comportamento assintótico de variáveis biométricas, pois inclui detalhes que podem ter significado biológico relevante (Thomas 1996).

Para as variáveis contínuas deste estudo decidimos entre o uso das funções potência (eqs. 1 ou 2) ou assintótica (eq. 3) através da análise de gráficos de dispersão de cada variável pelos valores de DAS. Quando a disposição dos pontos sugeriu claramente um comportamento assintótico, optamos pela eq. 3, do contrário descrevemos a relação entre variáveis utilizando a forma linearizada da eq.1 como modelo.

As variáveis altura e área foliar individual apresentaram um claro padrão de variação assintótico em função de DAS. Ajustamos os dados dessas variáveis ao modelo assintótico através de análise de regressão não linear, com parâmetros estimados através do método de quadrados mínimos (Ratkowsky 1990). Para modelos não lineares, os parâmetros não podem ser calculados através da solução de equações, sendo necessário o uso de métodos iterativos de procura por valores dos parâmetros que minimizem a soma de quadrados dos resíduos (Mead et al. 1993). O método utilizado aqui foi o algoritmo de Gauss-Newton. No caso da variável área foliar individual, houve uma maior variância em valores grandes de DAS. Para minimizar essa diferença de variância e melhorar a qualidade do ajuste das curvas utilizamos as variáveis transformadas através de logaritmo na base 10. Para altura utilizamos os valores não transformados. Devido às dificuldades em se testar diferenças entre parâmetros de regressão não linear (Mead et al. 1993), testamos diferenças entre espécies nos parâmetros através da comparação de intervalos de confiança de 95% em torno da mediana. Caso esses intervalos não se sobrepusessem, existiria forte evidência para se rejeitar a hipótese nula, de que os parâmetros em comparação são iguais (McGuill et al. 1978). Os intervalos de confiança foram obtidos através de métodos de amostragem do tipo “Bootstrap” (Manly 1997), que consistem em amostragens aleatórias do conjunto de dados original com reposição. A repetição desse procedimento permite obter uma distribuição amostral de frequências e intervalos de confiança de percentis (Manly 1997) para os valores

dos parâmetros da regressão não linear. Neste estudo, construímos os intervalos baseando-se em distribuições de frequências de 1000 repetições.

A variação da área da projeção vertical da copa, comprimento da copa e comprimento de ramo primário em relação ao DAS foi descrita através de regressão linear de quadrados mínimos utilizando o logaritmo na base 10 das variáveis. Embora o uso de regressão de quadrados mínimos tenha o problema de causar estimativas enviesadas dos parâmetros (Niklas 1994), tem a vantagem da disponibilidade de testes robustos para verificar diferenças entre parâmetros de regressões diferentes (Sokal & Rohlf 1981). Como estamos interessados em testar diferenças entre espécies, e não no uso preditivo das equações de regressão ajustadas, optamos pelo método de quadrados mínimos (Kohyama & Hotta 1990). As diferenças entre espécies nas regressões de cada variável foram testadas através de análise de covariância (ANCOVA, Zar 1999).

As demais variáveis contínuas, densidade de ramos primários por unidade de comprimento da copa e densidade de folhas por unidade de comprimento de ramo primário, não tiveram relações significativas com DAS na faixa de tamanhos utilizada. Desse modo, testamos apenas diferenças entre espécies nas médias dessas variáveis através de teste T.

Para verificar diferenças entre espécies na ordem máxima de ramificação visível utilizamos uma abordagem diferente. Verificamos diferenças de altura entre espécies nas diferentes ordens máximas de ramificação visível. Havendo diferenças de altura dos indivíduos de mesma ordem de ramificação entre espécies, significa que há uma tendência de que indivíduos de cada espécie de mesmo tamanho atinjam ordens de ramificação diferentes. Para essas comparações, utilizamos análise gráfica de “box plots” com intervalos de 95% de confiança em torno da mediana. Nesse tipo de análise, se os intervalos de confiança não se sobrepõem, há evidência forte de que duas medianas são diferentes (McGuill et al. 1978).

As análises de regressão não linear com obtenção de intervalos de confiança por reamostragem, regressão linear, testes T e “box plots” foram feitos em pacotes de análises de dados estatísticos (stats, nlstools, graphics) implementados em ambiente R, versão 2.10.0 (R Development Core Team 2009). Os testes de diferenças entre regressões lineares por ANCOVA foram feitos utilizando o programa ANCOVA33 (F.A.M. Santos, não publicado).

RESULTADOS

Variações ontogenéticas na relação altura x diâmetro

Todos os parâmetros do modelo assintótico foram significativos e a equação ajustada descreveu bem a relação altura x diâmetro de ambas as espécies (Tab. 1).

Tabela 1. Resultados da regressão não linear entre altura e diâmetro utilizando um modelo assintótico ($Alt = Alt_{max} * (1 - \exp(-a * DAS^b))$) de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. As colunas t e p(t) referem-se ao teste de significância de cada parâmetro através de teste T utilizando o erro padrão obtido pelo ajuste de quadrados mínimos.

Variáveis	SP	N	R2	Parâmetro	Estimativa	t	p(t)
Alt x DAS	<i>C. accedens</i>	752	0,976	Hmax	11,120	58,600	< 0,001
				a	0,003	18,910	< 0,001
				b	1,287	80,120	< 0,001
	<i>C. meridionalis</i>	1279	0,970	Hmax	9,459	85,050	< 0,001
				a	0,004	24,770	< 0,001
				b	1,297	101,920	< 0,001

Apenas para o parâmetro de altura assintótica não houve sobreposição dos intervalos de confiança das medianas obtidos por reamostragem (Fig. 1). Assim, só foi possível refutar a igualdade entre *C. accedens* e *C. meridionalis* para este parâmetro, enquanto para os demais há uma grande chance de que haja semelhança entre espécies.

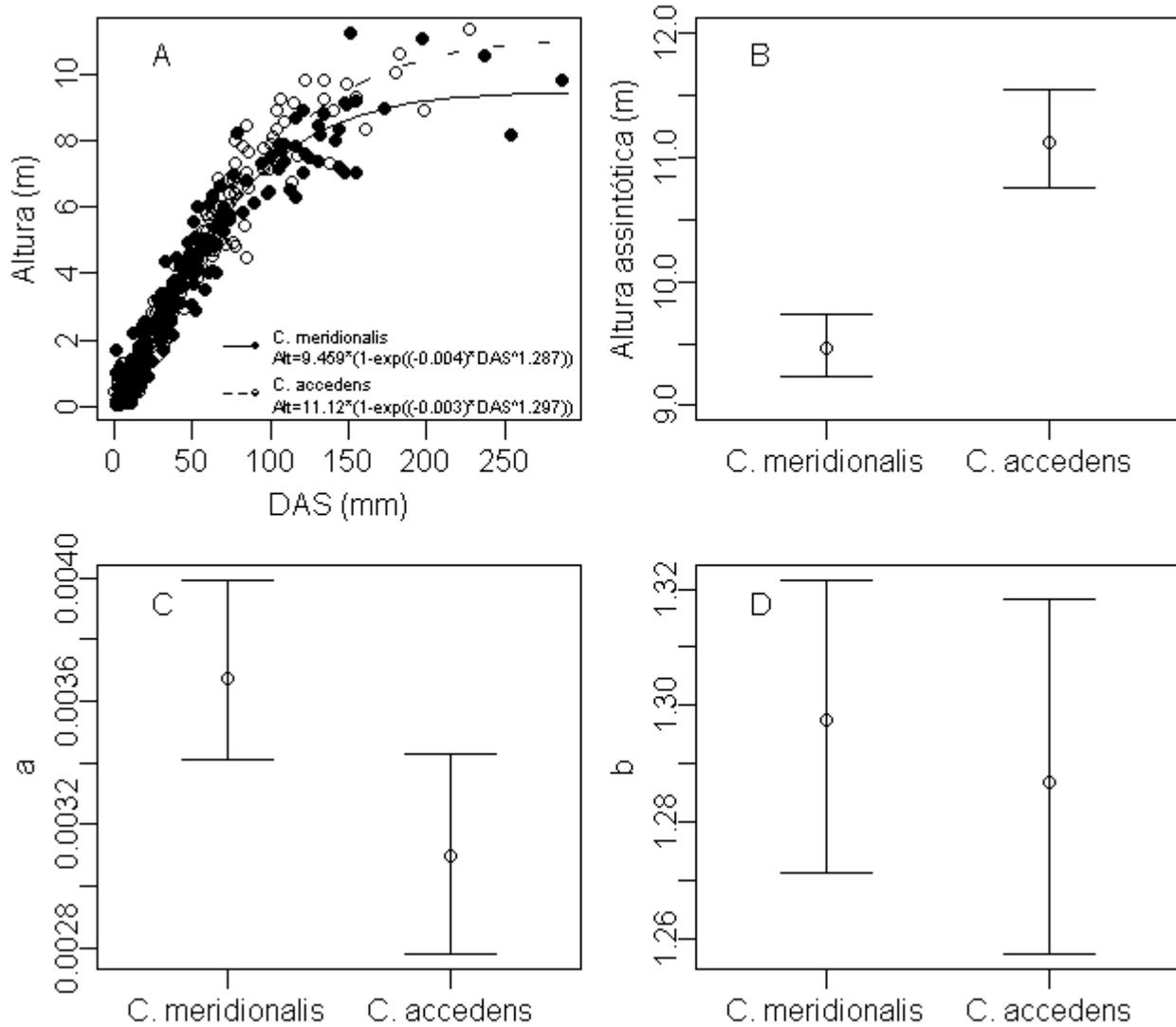


Figura 1. Regressão não linear entre altura e diâmetro de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. Em A estão representadas as curvas ajustadas e as equações correspondentes. Em B, C e D estão representados os intervalos de confiança de 95% (linhas verticais) em torno da mediana (círculos) obtidos por reamostragem para os três parâmetros do modelo assintótico utilizado ($Alt = Alt_{max} * (1 - \exp(-a * Das^b))$).

Variações ontogenéticas nas relações de dimensões da copa e diâmetro

As regressões lineares do logaritmo da área da projeção da copa e comprimento de copa pelo logaritmo do diâmetro foram significativas, com uma grande porcentagem da variação das dimensões da copa sendo explicada pela variação do diâmetro (Tab. 2, Fig. 2).

Tabela 2. Resultados das análises de regressão linear ($\log_{10} \text{variável} = a + b \cdot \log_{10} \text{DAS}$) entre variáveis de dimensões da copa e ramificação x diâmetro à altura do solo (DAS) de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. As colunas F e p referem-se à significância da regressão testada por ANOVA.

Variáveis	SP	N	r ²	a	b	F	p
Área da Copa x DAS	<i>C. accedens</i>	127	0,841	-1,590 ns	1,363 ns	661,899	< 0,001
	<i>C. meridionalis</i>	126	0,886	-1,628 ns	1,385 ns	966,129	< 0,001
Comprimento da copa x DAS	<i>C. accedens</i>	82	0,613	-1,448 ns	0,994 ns	126,818	< 0,001
	<i>C. meridionalis</i>	68	0,749	-1,345 ns	0,958 ns	196,457	< 0,001
Comprimento de ramo primário x DAS	<i>C. accedens</i>	60	0,500	0,497 ns	0,753 ns	57,968	< 0,001
	<i>C. meridionalis</i>	41	0,356	0,448 ns	0,780 ns	21,600	< 0,001

As copas de *C. accedens* e *C. meridionalis* tiveram dimensões semelhantes ao longo da ontogenia, já que para as duas variáveis utilizadas na descrição das variações do tamanho da copa em função do diâmetro, os parâmetros de regressão linear não foram significativamente diferentes (Tab. 3, Fig. 2).

Tabela 3. Resultados do teste de diferenças entre espécies nos parâmetros das análises de regressão linear ($\log_{10} \text{Variável} = a + b \cdot \log_{10} \text{DAS}$) entre variáveis de dimensões da copa e ramificação x diâmetro à altura do solo (DAS) de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. As colunas F e p referem-se à significância das diferenças entre cada parâmetro testadas por ANCOVA.

Variáveis	N	Parâmetro	Estimativa	gl	F	p
Área da Copa x DAS	253	b	1,375	1 249	0,098	0,750
		a	-1,609	1 250	0,128	0,720
Comprimento da copa x DAS	150	b	0,973	1 146	0,104	0,744
		a	-1,398	1 147	2,394	0,120
Comprimento de ramo primário x DAS	101	b	0,768	1 97	0,020	0,859
		a	0,473	1 98	0,134	0,714

Variações ontogenéticas em aspectos de ramificação da copa

A relação linear entre os logaritmos do comprimento de ramo primário e DAS também

foram significativas, porém com um ajuste de qualidade intermediária (Tab. 2). Assim como para as dimensões da copa, o comprimento dos ramos primários nas copas de *C. accedens* e *C. meridionalis* foi semelhante ao longo da amplitude de diâmetros observada (Tab. 3, Fig. 2).

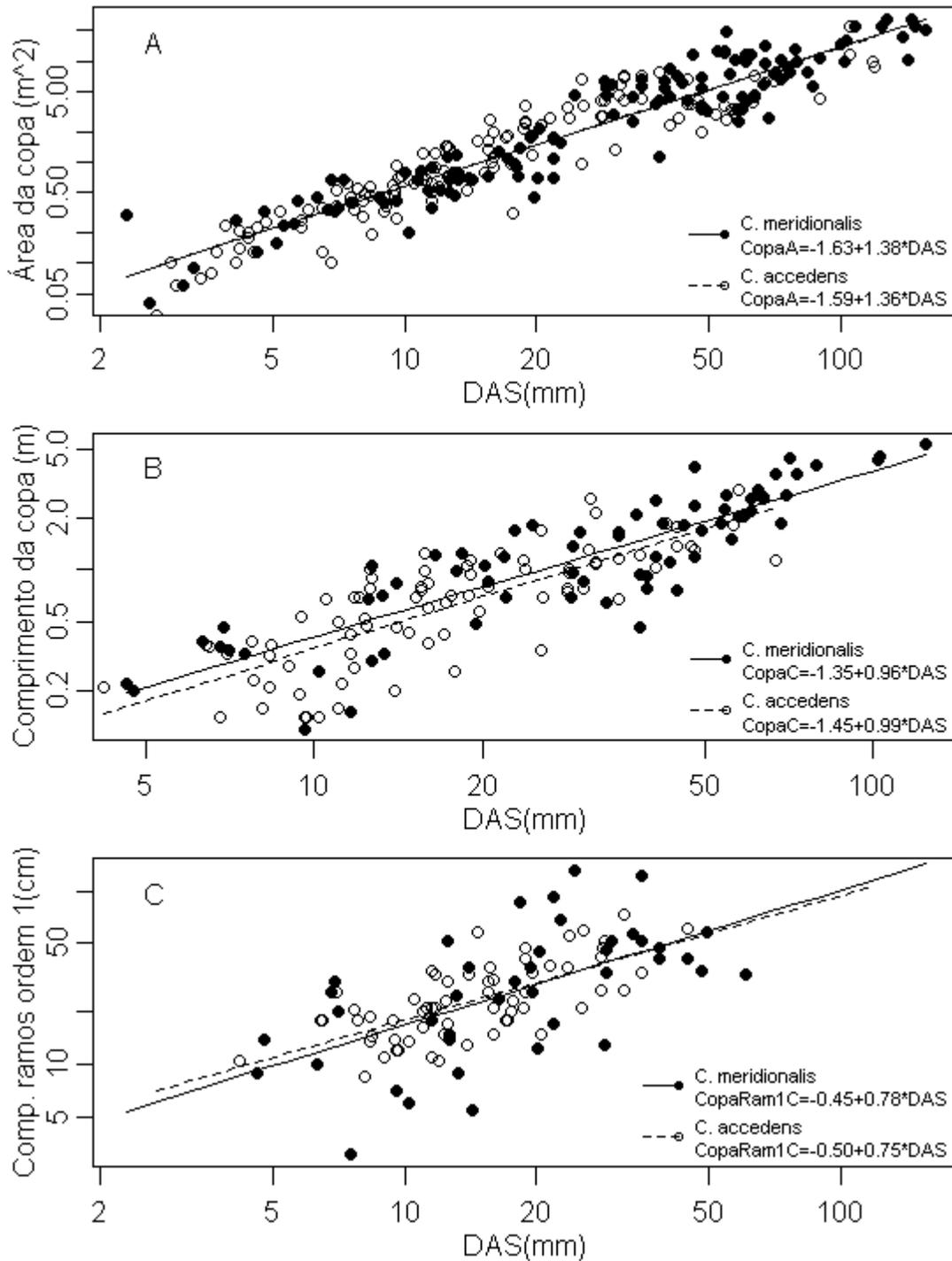


Figura 2. Retas e equações de regressão linear entre área (A) e comprimento de copas (B) e comprimento de ramo primário (C) x DAS de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. Notar a escala logarítmica nos eixos.

Por outro lado, outros aspectos de ramificação de *C. accedens* e *C. meridionalis* foram diferentes. A densidade de ramos primários por unidade de comprimento da copa manteve-se constante ao longo da faixa de diâmetros observada em ambas as espécies, porém a

média de 9,0 ramos primários/m de copa em *C. accedens* foi significativamente maior do que a média de 4,6 ramos primários/m de copa de *C. meridionalis* (Teste T: $t=6,051$, $df=1325$, $p<0,001$). Além de terem maior densidade de ramos primários, as copas de *C. accedens* também atingem ordens de ramificação sucessivas em alturas significativamente menores do que *C. meridionalis* até ramificações de quarta ordem (Fig. 3). Isso significa que, nessa faixa de ordens de ramificação, *C. accedens* sempre terá uma copa mais ramificada do que indivíduos de *C. meridionalis* de tamanho semelhante.

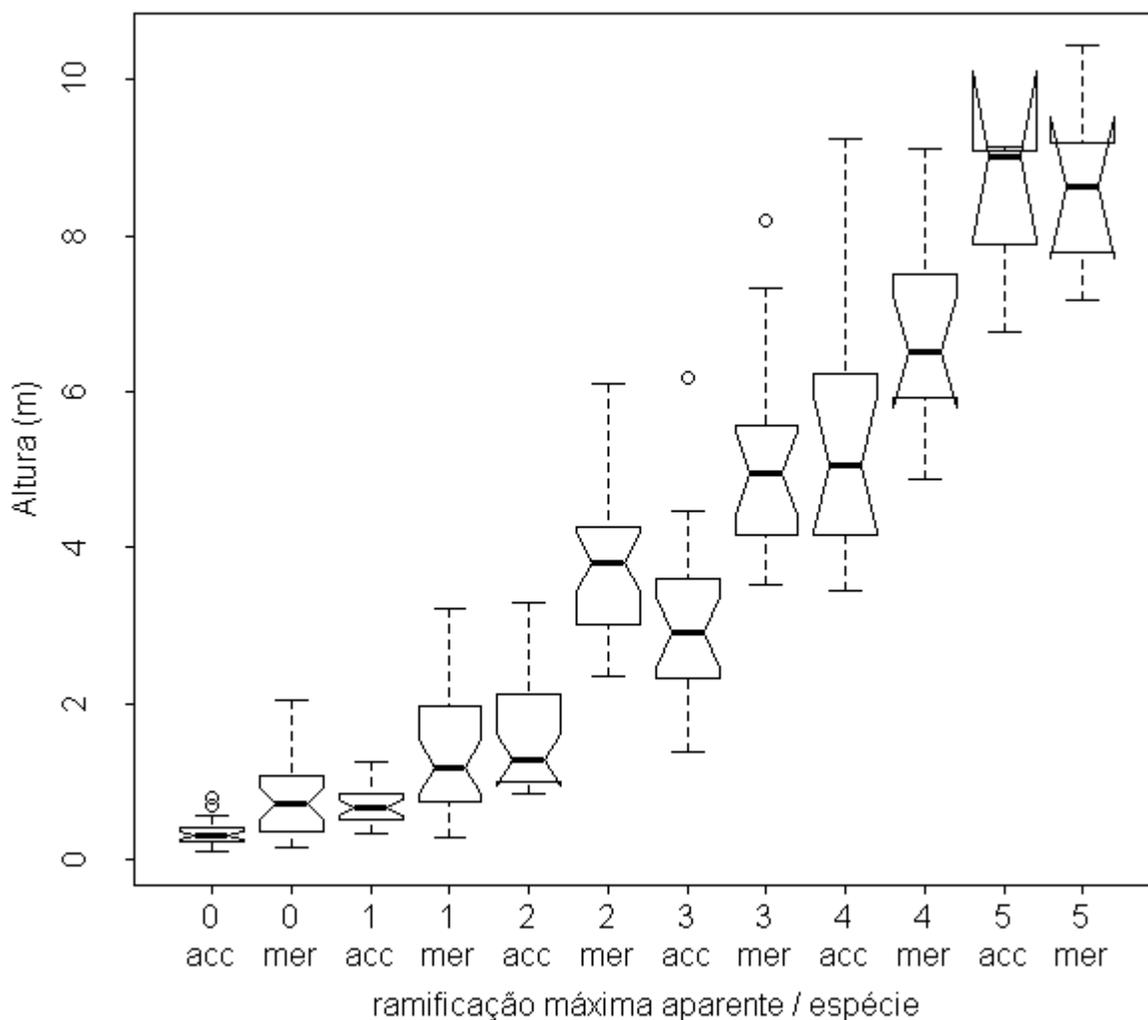


Figura 3. Variação da altura de indivíduos com diferentes ordens máximas de ramificação visível das espécies estudadas em uma floresta tropical úmida de terras baixas em Ubatuba, SP. Espécies: acc – *C. accedens*, mer – *C. meridionalis*.

Variações ontogenéticas em aspectos de folhas

Todos os parâmetros das regressões assintóticas entre os logaritmos da área foliar

individual e diâmetro foram significativos, com um ajuste melhor para *C. meridionalis* (Tab. 4).

Tabela 4. Resultados da regressão não linear entre área foliar individual e diâmetro utilizando um modelo assintótico ($FolhaA = FolhaA_{max} * (1 - \exp(-a * DAS^b))$) de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. As colunas t e p(t) referem-se ao teste de significância de cada parâmetro através de teste T utilizando o erro padrão obtido pelo ajuste de quadrados mínimos.

Variáveis	SP	N	R2	Parâmetro	Estimativa	t	p(t)
AF x DAS	<i>C. accedens</i>	127	0,443	Amax	1,786	77,550	< 0,001
				a	5,407	3,507	< 0,001
				b	2,577	5,227	< 0,001
	<i>C. meridionalis</i>	123	0,693	Amax	2,261	48,549	< 0,001
				a	1,729	11,743	< 0,001
				b	1,401	8,443	< 0,001

A hipótese de igualdade entre espécies foi refutada nas comparações entre os três parâmetros do modelo assintótico estimados, já que os intervalos de confiança de 95% da mediana obtidos por reamostragem não se sobrepuseram em nenhum caso (Fig. 4). De acordo com as equações ajustadas e a variação de DAS em cada ordem de ramificação (dados não apresentados), os incrementos de área das folhas com o diâmetro começam a desacelerar em tamanhos entre o primeiro quartil e a mediana do DAS de indivíduos com ramificação primária (de 8,30 a 9,92 cm em *C. accedens* e 10,20 a 13,65 cm em *C. meridionalis*), o que indica que o alcance de uma área foliar individual máxima ocorre quando se inicia a ramificação. Embora tenha havido diferenças na área das folhas, elas ocorreram em densidades semelhantes nos ramos primários das duas espécies com uma média de 0,3 folhas/cm de ramo 1° (Teste T: $t=0,798$, $gl=162$, $p=0,4281$).

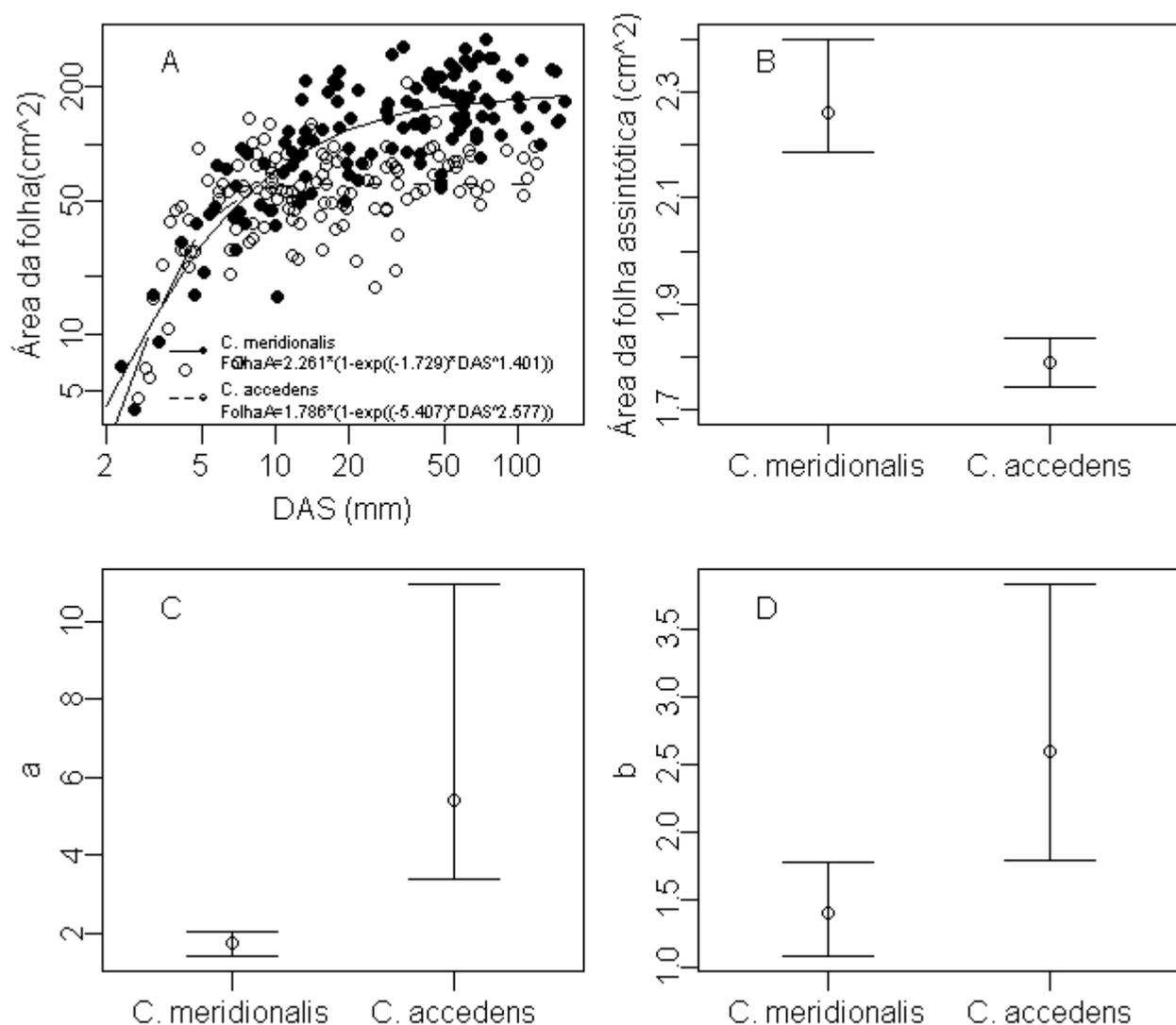


Figura 4. Regressão não linear entre área foliar individual e diâmetro de *C. accedens* e *C. meridionalis* numa floresta tropical úmida de terras baixas, Ubatuba, SP. Em A estão representadas as curvas ajustadas e as equações correspondentes. Em B, C e D estão representadas os intervalos de confiança de 95% (linhas verticais) em torno da mediana (círculo) obtidos por reamostragem para os três parâmetros do modelo assintótico utilizado ($FolhaA = FolhaA_{max} * (1 - \exp(-a * Das^b))$). Notar a escala logarítmica nos eixos do gráfico em A.

DISCUSSÃO

Uma das previsões esperadas no “trade-off” crescimento em altura x lateral é de que a espécie que siga a trajetória de ganho de altura tenha maior crescimento vertical resultando em relações alométricas com grandes incrementos de altura em relação ao diâmetro (Horn 1971, Kohyama 1987, King 1990). Os resultados obtidos neste estudo apontam para

diferenças nas relações alométricas altura x diâmetro entre *C. accedens* e *C. meridionalis* apenas em tamanhos maiores. As semelhanças nos parâmetros “a” e “b” do modelo não linear indicam que numa fase inicial do desenvolvimento, ambas as espécies seguem a mesma relação altura x diâmetro, alcançando as mesmas alturas em diâmetros semelhantes. As espécies diferiram apenas posteriormente, devido às diferenças no parâmetro assintótico, que apresentou uma diferença de 1,66 m (Fig. 1). Apesar disso, não pode-se afirmar com base nessa diferença que as espécies ocupam ambientes verticais diferentes. Dois pontos justificam essa afirmação. O primeiro é que essa pequena diferença de altura possivelmente não represente ambientes verticais de luz muito diferentes (Yoda 1974), não tendo relevância biológica. Em segundo lugar, embora tenha havido diferenças no parâmetro assintótico, indivíduos das duas espécies têm potencial de atingir alturas máximas semelhantes. Uma indicação disso é que, os indivíduos mais altos observados de *C. accedens* e *C. meridionalis* têm alturas semelhantes. Esses resultados reforçam observações anteriores de que as duas espécies atingem alturas semelhantes, compartilhando os mesmos ambientes verticais (Capítulo 1). As diferenças na altura assintótica são mais corretamente interpretadas como diferenças nos incrementos de altura em faixas de diâmetros maiores. Assim, passada uma fase inicial onde as características de crescimento das duas espécies são semelhantes, *C. accedens* passa a ter maiores incrementos de altura do que os indivíduos de *C. meridionalis* de mesmo diâmetro, que sofrem uma desaceleração precoce dos incrementos de altura por terem altura assintótica menor.

Baseando-se no “trade-off” crescimento em altura x lateral (Horn 1971, Kohyama 1987, King 1990), também seria previsto que houvesse diferenças nas dimensões das copas de *C. accedens* e *C. meridionalis*. Isso ocorreria pelo menos nos maiores tamanhos, onde houve diferenças de relações altura x diâmetro que sugerem diferenças na estratégia de crescimento das espécies. No entanto, essa expectativa não foi observada, pois as espécies apresentaram as mesmas dimensões de copa ao longo de todo o desenvolvimento, além de ramos primários com comprimento semelhante na faixa de tamanhos utilizada. Este é um resultado discordante de outros estudos que têm encontrado variações de forma de copas entre espécies que tiveram diferenças na relação entre altura e diâmetro (King 1990, 1996, Kohyama & Hotta 1990, Sterck & Bongers 1998, Yamada et al. 2000, Poorter et al. 2006, Yamada et al. 2005a, b, Osunkoya et al. 2007). Nesses estudos, copas de maiores dimensões têm sido associadas à uma estratégia de maior interceptação de luz pelas espécies que adotam uma estratégia de tolerância a condições sombreadas. Para *C.*

accedens e *C. meridionalis*, se houver alguma diferença na habilidade das espécies em interceptar luz relacionadas às diferenças na relação altura x diâmetro, ela não se deve à forma geral das copas.

Diferente das relações entre altura e dimensões da copa x DAS, as espécies foram nitidamente diferentes em aspectos relacionados às variações de ramificação e área foliar individual. Isso indica que as espécies diferem na forma como preenchem suas copas. *C. accedens* tem uma grande capacidade de ramificação: suas copas começam a ser formadas em tamanhos menores, atingem maiores ordens de ramificação e têm maior densidade de ramos primários do que *C. meridionalis*. Copas ramificadas podem oferecer algumas vantagens em termos de interceptação de luz. Uma maior ramificação significa meristemas de crescimento em maior número e posicionados em mais localidades da copa, aumentando a habilidade dos indivíduos em responder a um aumento súbito das condições luminosas (Hallé et al. 1978, Barker et al. 2006) ou a chance de que o crescimento dos ramos e a produção de lâminas foliares sejam posicionadas em locais com maior incidência da luz. Considerando que a maior parte da radiação fotossintética que atinge as camadas inferiores do dossel ocorre na forma de “sunflecks” (Whitmore 1999), que têm uma característica de imprevisibilidade e ocorrência em pequenas escalas espaciais e temporais (Chazdon & Pearcy 1991), uma grande capacidade de ramificação pode também ser vantajosa por permitir o forrageio por luz numa escala mais fina, mais adequada à captação desses “sunflecks”.

A área foliar individual apresentou um padrão comum às duas espécies: uma desaceleração dos incrementos tão logo atingiu-se tamanhos de início de ramificação, aproximando-se então dos valores assintóticos. Embora inicialmente tenha sido proposto que a diminuição do tamanho das folhas na maturidade fosse uma característica geral de árvores tropicais, o padrão inverso também pode ocorrer (Thomas & Ickes 1995). Enquanto, a diminuição parece ter relação com a aclimação às condições de dossel atingidas por espécies de maior altura máxima na maturidade (Givnish 1987), espécies de subdossel podem ter aumentos progressivos que maximizam a interceptação de luz, e estabilizam, no entanto, num patamar onde a ramificação se intensifica (Hallé et al. 1978, Aiba & Nakashizuka 2005) ou onde há um desvio da energia disponível para a construção de estruturas reprodutivas (Obeso 2002).

As diferenças na trajetória de variação da área foliar individual de *C. accedens* e *C. meridionalis* parecem ter relação com investimento em ramificação. Como em *C. accedens* a

ramificação ocorre em tamanhos menores, é importante que haja o comportamento observado, de folhas que atingem mais “rapidamente” o tamanho adulto, pois logo na ontogenia há um desvio de recursos para a produção de ramos. Em *C. meridionalis*, por outro lado, a ramificação tardia parece estar relacionada com maior disponibilidade de energia para construção de folhas cada vez maiores em uma faixa de tamanhos maior do que em *C. accedens*. Salvo um pequeno intervalo logo antes do início da ramificação de *C. accedens*, o modelo não linear ajustado prevê área foliar individual consistentemente maior em *C. meridionalis* durante a maior parte do desenvolvimento. Nos maiores tamanhos, a diferença é aproximadamente o dobro. Em espécies tropicais parece haver uma relação entre a capacidade de ramificação e a área foliar individual (Coomes & Grubb 1998, Aiba & Nakashizuka 2005, Yamada et al. 2005a, Poorter et al. 2006). Folhas grandes podem ser uma maneira barata (em oposição à ramificação) de se manter uma área mínima de interceptação de luz (Coomes & Grubb 1998, Poorter et al. 2006), minimizando o sombreamento por estruturas não foliares. Em *C. meridionalis* esse parece ser o caso pois, além das folhas nitidamente maiores, a espécie tem menor capacidade de ramificação se comparada a *C. accedens*. Adicionalmente, o auto-sombreamento em espécies de folhas grandes pode ser aliviado pelo posicionamento e maior espaçamento das folhas (King 1994, Sterck & Bongers 2001). Embora a densidade de folhas por ramo seja semelhante entre as espécies, a menor densidade de ramos de *C. meridionalis* implica numa copa com menos camadas, o que confere um meio adicional de diminuir o auto-sombreamento (Horn 1971).

Integrando os resultados obtidos, é possível afirmar que, embora as dimensões das copas de *C. accedens* e *C. meridionalis* sejam semelhantes em toda a ontogenia, a maneira como as espécies “preenchem” suas copas é diferente. Apesar da igualdade nas dimensões de copa ser contrária ao que se prevê diante do “trade-off” crescimento em altura x lateral (Horn 1971, Kohyama 1987, King 1990), a forma como cada espécie constrói copas de tamanhos semelhantes sugere diferentes estratégias relacionadas à obtenção de luz. *C. accedens* possui copas aparentemente eficientes no forrageio por luz e capazes de responder a variações de luminosidade, enquanto em *C. meridionalis* as copas são provavelmente mais baratas e eficientes em evitar o auto-sombreamento. Estas diferenças sugerem que *C. accedens* teria uma estratégia de maximizar a interceptação de luz a uma dada altura (pessimista, *sensu* Kohyama 1987), enquanto *C. meridionalis* teria uma estratégia direcionada a maiores ganhos de altura para atingir melhores condições luminosas em camadas superiores do dossel (otimista, *sensu* Kohyama 1987). No entanto, as relações

alométricas entre altura e diâmetro contrariam as expectativas para espécies que adotariam cada estratégia. *C. accedens*, como espécie que adota a estratégia de maximização da captação de luz, deveria ter menores incrementos de altura por diâmetro pois direcionaria maior parte da energia disponível para construção de sistemas de ramificação lateral. *C. meridionalis*, por outro lado, apresentaria maiores incrementos de altura por diâmetro pois, por construir copas relativamente baratas e com pouco auto-sombreamento, poderia investir energia no crescimento em altura. Ao contrário dessas expectativas, as espécies apresentaram relações semelhantes em tamanhos menores e, nos maiores, *C. accedens*, e não *C. meridionalis*, teve maiores incrementos de altura por diâmetro. Apesar disso, é possível que mesmo com formas semelhantes no início da ontogenia, *C. meridionalis* ainda apresente troncos com maior ganho de altura. Embora troncos com maiores incrementos de altura por diâmetro seja uma das formas de se obter maiores ganhos de altura, é possível obter maiores crescimentos mesmo sem ser através de troncos com formas “econômicas”, bastando que haja recursos suficientes para manter grandes incrementos de altura e diâmetro mantendo a forma do tronco (Yamada et al. 2005b). Em *C. meridionalis*, a construção de copas mais baratas pode ser um meio de liberar recursos para que esses grandes crescimentos, mantendo a forma do tronco, sejam alcançados. Assim, pelo menos numa fase inicial, *C. meridionalis* poderia atingir maiores alturas mais rapidamente do que *C. accedens*. Para testar essa idéia é necessário verificar se *C. meridionalis* tem maior potencial para ganhos em altura nos tamanhos menores. Propomos aqui que a tendência de *C. accedens* manter maiores incrementos de altura em diâmetros maiores pode ter relação com a eficiência de suas copas em forragear por luz. As diferenças na relação altura x diâmetro entre as espécies começam a surgir por volta dos sete metros de altura. Num gradiente vertical de luz, é possível que essa altura marque a transição para uma condição de luminosidade sensivelmente mais favorável, onde a menor quantidade de meristemas de *C. meridionalis* não seja suficiente para aumentar a área de interceptação suficientemente a ponto de ter uma resposta de crescimento tão intensa como seria proporcionada pela copa mais ramificada (e com mais meristemas) de *C. accedens*. Isso faria com que *C. accedens* mantivesse incrementos de altura mesmo em diâmetros nos quais *C. meridionalis* já estivesse próxima da altura assintótica.

CONCLUSÕES

Nesse estudo, as previsões de diferenças morfológicas em aspectos de forma de

tronco e copas conforme o “trade-off” crescimento em altura x lateral não se aplicaram bem às espécies estudadas. Isso ocorreu principalmente por semelhanças nas relações alométricas de dimensões de troncos e copa. É possível que dentre grupos de espécies com parentesco próximo, uma restrição filogenética limite o acervo de variações morfológicas disponível para que as espécies diverjam. Por outro lado, as diferenças encontradas na forma como as espécies preenchem suas copas e a possibilidade de que, mesmo com formas de tronco semelhantes, apresentem diferenças de crescimento em altura, indicam que pode haver uma divergência morfológica ligada a diferentes estratégias de crescimento e obtenção de luz. Mais estudos com espécies de parentesco próximo que ocupam habitats verticais e horizontais semelhantes podem revelar se esses resultados são típicos de grupos de espécies com essas características.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramoff, M.D., Magelhaes, P.J. & Ram, S.J. (2004). Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36-42.
- Aiba, M., & Nakashizuka, T. (2005). Sapling structure and regeneration strategy in 18 *Shorea* species co-occurring in a tropical rainforest. *Annals of botany*, 96, 313-21.
- Alves, L. F., & Santos, F. A. M. D. (2002). Tree allometry and crown shape of four tree species in atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 245-260.
- Barker, M. G., Pinard, M. a, & Nilus, R. (2006). Allometry and shade tolerance in pole-sized trees of two contrasting dipterocarp species in Sabah, Malaysia. *Biotropica*, 38, 437-440.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland. 722 p.
- Chazdon, R. L., & Fetcher, N. (1984). Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 72, 553–564.
- Chazdon, R. L., & Pearcy, R. W. (1991). The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, 41, 760–766.
- Clark, D. A., & Clark, D. B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs*, 62, 315–344.
- Coomes, D. A., & Grubb, P. J. (1998). A comparison of 12 tree species of amazonian caatinga using growth rates in gaps and understory, and allometric relationships. *Functional Ecology*, 12, 426-435.
- Davies, S. J., Palmiotto, P. A., Ashton, P., 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.
- Givnish, T. J. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, *106*, 131–160.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, *52*, 107–145.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. (1978). *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin. 441 p.
- Harper, J., & White, J. (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *5*, 419–463.
- Horn, H. S. (1971). *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 144 pp.
- King, D. A. (1990). Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian forest. *Functional Ecology*, *4*, 27-32.
- King, D. A. (1994). Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a panamanian forest. *American Journal of Botany*, *81*, 948-957.
- King, D. A. (1996). Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, *12*, 25–44.
- Kohyama, T. (1987). Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology*, *1*, 399–404.
- Kohyama, T., & Hotta, M. (1990). Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, *4*, 515-521.
- MacMahon, T. (1973). Size and shape in biology. *Science*, *179*, 1101-1204.
- Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, bootstrap and monte carlo methods in biology*. 2nd ed. Chapman and Hall, London. 399 p.
- McGill, R., Tukey, J. W., & Larsen, W. A. (1978). Variations of box plots. *The American Statistician*, *32*, 12–16.
- Mead, R., Curnow, R. N. & Hasted, A. M. (1993). *Statistical methods in agriculture and experimental biology*. 2nd ed. Chapman & Hall, London. 415 p.
- Montgomery, R., & Chazdon, R. L. (2002). Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, *131*, 165-174.
- Niklas, K.J. (1994). *Plant allometry: the scaling of form and process*. The University of Chicago Press, Chicago. 412 p.

- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155, 321–348.
- Osunkoya, O. O., Omar-Ali, K., Amit, N., Dayan, J., Daud, D. S., & Sheng, T. K. (2007). Comparative height crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany*, 94, 1951-1962.
- Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87, 1289-1301.
- R Development Core Team (2009). *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria {<http://www.R-project.org>}.
- Ratkowsky, D.A. (1990). *Handbook of nonlinear regression models*. M. Dekker, New York. 241 p.
- Richards, P.W. (1996). *The tropical rain forest : an ecological study*. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, New York. 575 p.
- Rogstad, S. H. (1990). The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. II. Comparative distributional ecology. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 387-408.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 2nd ed. W.H. Freeman, New York. 859 p.
- Sposito, T. C., & Santos, F. A. M. (2001). Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany*, 88, 939-949.
- Sterck, F. J., & Bongers, F. (2001). Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 89, 1-13.
- Sterck, F., & Bongers, F. (1998). Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American journal of Botany*, 85, 266-272.
- 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.
- Thomas, S. C., & Bazzaz, F. A. (1999). Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in malaysian rain forest trees. *Ecology*, 80, 1607-1622.
- Thomas, S. C., & Ickes, K. (1995). Ontogenetic changes in leaf size in malaysian rain forest trees. *Biotropica*, 27, 427–434.
- Withmore, T.C. (1998). *An introduction to tropical rain forests*. 2nd ed. Oxford Univ. Press, Oxford. 282 p.
- Yamada, T., Itoh, A., Kanzaki, M., Yamakura, T., Suzuki, E., & Ashton, P. S. (2000). Local and geographical distributions for a tropical tree genus , *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far

East. *Plant Ecology*, 148, 23-30.

Yamada, T., Ngakan, O. K. A. P., & Suzuki, E. (2005a). Differences in growth trajectory and strategy of two sympatric congeneric species in an Indonesian floodplain forest. *American Journal of Botany*, 92, 45-52.

Yamada, T., Tan, S., & Yamakura, T. (2005b). Interspecific patterns underlying variations in allometric relationship of sympatric Sterculiaceae species in a Bornean rainforest. *Trees*, 20, 186-195.

Yoda, K. (1974). Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology*, 24, 247-254.

Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. 4th ed., Prentice-Hall, New Jersey. 929 p.

Capítulo 3

PADRÕES ESPACIAS INTERESPECÍFICOS, CRESCIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DE *Coussarea accedens* Müll. Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes: HÁ EVIDÊNCIA DE COEXISTÊNCIA POR DIFERENCIAÇÃO DE NICHOS?

INTRODUÇÃO

A grande diversidade vegetal em florestas tropicais úmidas tem motivado um extenso debate sobre mecanismos de coexistência entre espécies (Chesson 2000, Wright 2002, Silvertown 2004, Wilson 2010). A teoria de nicho clássica prevê que a divergência entre espécies nos recursos consumidos em condições ideais, seria uma forma de evitar a exclusão de competidores inferiores, permitindo assim a coexistência estável de um grande número de espécies (Gause 1934 apud Begon et al. 2006). Embora esse tipo de diferenciação pareça improvável em plantas, já que espécies diferentes dependem de recursos essencialmente semelhantes (Silvertown 2004), tem sido demonstrado que variações entre espécies em aspectos como níveis limitantes de recursos (Tilman 1990), ocupação de microambientes gerados pelo ciclo de regeneração florestal (Grubb 1977) ou pela estratificação vertical de luz (King 1990, Kohyama & Hotta 1990, Kohyama & Takada 2009) constituem-se em eixos de nicho capazes de permitir a coexistência a longo prazo. Esses eixos envolvem recursos e/ou condições que têm sido documentados como espacialmente estruturados (padrão espacial não aleatório) em diferentes escalas em florestas tropicais (Sollins 1998, Poorter & Arets 2003, Hall et al. 2004, Poulsen et al. 2006, John et al. 2007), o que permite prever que se as espécies divergem ao longo desses eixos de nicho, haverá segregação espacial entre espécies, pois os indivíduos de cada uma teriam melhor desempenho em locais associados a recursos e/ou condições diferentes.

Uma visão alternativa propõe que, devido a multiplicidade de possíveis competidores e à lenta dinâmica de exclusão competitiva (relacionada à grande longevidade de espécies arbóreas tropicais), a diferenciação de nicho não seja um requisito importante para a coexistência entre espécies (Hubbell 2001, 2005). Dessa forma, espécies coexistentes apresentariam conjuntos de caracteres que as permitiria ter melhor desempenho nas condições ambientais predominantes, independentemente da forma como as outras espécies o estejam fazendo (Hubbell 2005). Nesse caso, a relação espacial entre espécies não seria devido à diferenças de desempenho em habitats preferenciais mas sim a processos de dispersão que não levariam necessariamente à segregação espacial ou diferenças de desempenho em microambientes preferenciais, como previsto pela hipótese de diferenciação de nicho.

Diante dessa controvérsia, vários estudos têm testado diferenças nas associações espaciais de espécies à ambientes em diversas escalas. Enquanto estudos em escala de paisagem e mesoescala ($> 1 \text{ km}^2$) têm demonstrado que as espécies vegetais de florestas

tropicais têm padrões de associação diferencial a ambientes edáficos e/ou topográficos que contribuem para a diversidade e coexistência nessas escalas (Tuomisto et al. 1998, Yamada et al. 2000, Fine 2005, Tuomisto 2006, Laurance et al. 2010), estudos em escalas menores não obtiveram resultados conclusivos. Nesses estudos, testes de associação de espécies de comunidades locais a ambientes topográficos, variáveis edáficas ou de luz, revelaram percentagens altas (36 - 75 %) de espécies sem nenhuma associação (Webb & Peart 2000, Harms et al. 2001, Hall et al. 2004, John et al. 2007, Queenborough et al. 2007).

Enquanto a falta de associação tem sido interpretada como uma evidência do papel limitado da diferenciação de nicho como mecanismo de coexistência (Harms et al. 2001, Debski et al. 2002), a não identificação de associações ao longo de todo o ciclo de vida (Davies et al. 1998, Webb & Peart 2000, Comita et al. 2007), e a confusão entre associações devidas a fenômenos de dispersão ou de preferência de habitat (Russo et al. 2005, Queenborough et al. 2007) têm sido apontadas como dificuldades possivelmente responsáveis pela obtenção de resultados não conclusivos nos estudos em escala local.

As associações a habitats preferenciais podem estabelecer-se muito cedo na ontogenia (Davies et al. 1998, Daws et al. 2002), podendo ser modificadas por preferências ecológicas distintas em estádios diferentes (Schupp 1995) ou efeitos de dependência de densidade e competição intraespecífica (Janzen 1970, Hart & Marshall 2009). Essas modificações podem obscurecer padrões espaciais de associação a microambientes preferenciais quando se utiliza limites de inclusão que desconsideram estádios iniciais (em geral $DAP \geq 1$ cm, Harms et al. 2001, Debski et al. 2002, Itoh et al. 2003, Hall et al. 2004, John et al. 2007, Queenborough et al. 2007). Assim, é desejável que estudos desse tipo tenham o máximo de abrangência ontogenética possível.

Por outro lado, a limitação de dispersão às proximidades de plantas reprodutivas (Dalling et al. 2002, Hubbell 1999, 2005) e a possibilidade de dispersão para fora de microambientes ótimos (Webb & Peart 2000, Harms et al. 2001) podem gerar padrões de associação que não indicam necessariamente preferências ecológicas divergentes. Para distinguir entre essas possibilidades é necessário verificar se cada espécie tem melhor desempenho nos habitats onde está associada.

Desse modo, para se obter evidências da hipótese de coexistência por diferenciação de nicho baseando-se na associação espacial diferencial entre espécies, é preciso compreender o papel da dispersão no estabelecimento de padrões espaciais iniciais, em que fases do desenvolvimento eventuais divergências se estabelecem e se elas são devidas à

modificação de padrões anteriores (em última instância relacionados à dispersão) por melhor desempenho em locais diferentes.

Neste estudo, investigamos essas linhas de evidência utilizando como sistema de estudo duas espécies congenéricas simpátricas: *Coussarea accedens* Müll. Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes (Rubiaceae). Espécies congenéricas simpátricas são particularmente adequadas para estudos sobre mecanismos de coexistência pois, dada a semelhança em aspectos ecofisiológicos devida a herança genética comum, a coexistência seria particularmente mais difícil entre esses grupos de espécies (Rogstad 1990, Davies et al. 1998, Yamada et al. 2000, Itoh et al. 2003, Schulman et al. 2004). Além disso, o parentesco próximo torna as espécies adequadas para este estudo por possuírem frutos essencialmente semelhantes (zoocóricos, com massa, dimensões e cor semelhantes, obs. pess.). Isso permite prever que eventuais divergências no padrão espacial de deposição de sementes devam ser amplamente devidas à localização de árvores produtoras de sementes e não a diferenças nos mecanismos de dispersão (Debski et al. 2002). Assim, sob a hipótese de divergência de nicho espera-se que, para coexistir, as espécies tenham melhor desempenho sob recursos e condições diferentes. Caso os processos de dispersão não levem à divergência espacial entre espécies, espera-se que cada uma tenha melhor desempenho em locais diferentes. Isso levaria a modificações nos padrões espaciais inicialmente estabelecidos pela dispersão que proporcionariam o estabelecimento de padrões espaciais interespecíficos segregados em alguma fase do desenvolvimento. Testamos essas previsões estudando os padrões espaciais interespecíficos de indivíduos em todos os estádios ontogenéticos pós plântula (indivíduos sem cotilédones), de ingresso, mortalidade e crescimento em diferentes localidades de uma floresta tropical úmida. Uma abordagem comum quando se descreve padrões espaciais é testar desvios em relação à aleatoriedade espacial (Fortin & Dale 2005). Este é o modelo nulo mais simples e comum neste tipo de estudo. No entanto, como também estamos interessados em investigar o quanto padrões de desempenho podem modificar padrões iniciais levando à uma possível segregação espacial entre espécies, construímos outros modelos nulos baseados nos padrões espaciais iniciais observados em cada estágio ontogenético e na ocorrência aleatória de eventos de morte, sobrevivência e crescimento. Estes modelos foram comparados a conjuntos de dados apropriados para testar as expectativas descritas acima. Especificamente, tivemos por objetivo responder às seguintes perguntas:

1. Qual é o padrão espacial interespecífico das fontes de sementes?
2. Há segregação nos padrões espaciais interespecíficos de ingresso de novos indivíduos?
3. Os padrões interespecíficos de estádios ontogenéticos pós ingresso são segregados?
4. Há segregação dos padrões espaciais de locais de mortalidade e crescimento?
5. Eventos de mortalidade e mudança de estádios (crescimento) naturais levam à segregação espacial interespecífica?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Para o estudo detalhado dos padrões espaciais de *C. accedens* e *C. meridionalis*, mapeamos, medimos e classificamos o estádio ontogenético de indivíduos em todos os estádios pós plântula (indivíduos sem cotilédones), em três parcelas de 50 x 100 m (P1, P2, P3), ao longo de dois anos em três períodos (T0: nov/2007 – fev/2008, T1: out/2008 – jan/2009, T2: out/2009 – jan/2010). Mapeamos cada indivíduo medindo distâncias horizontais em relação a dois vértices da subparcela de 10 x 10 m onde estivesse localizado, utilizando medidor de distâncias à laser ajustado para precisão de um centímetro. Com as duas distâncias e o mapa de localização dos vértices das subparcelas num sistema de coordenadas ortogonais, calculamos coordenadas X e Y para cada indivíduo no interior de cada parcela utilizando o programa MAPA 2 (F. A. M. Santos, não publicado). Como variável de tamanho, utilizamos a altura (em metros) medida com trena nos indivíduos de até 1,5 m, e com régua dendrométrica nos demais. A classificação de estádios ontogenéticos teve por base uma descrição anterior dos estádios de *C. accedens* e *C. meridionalis* (Capítulo 1) que reconheceu três estádios pós plântula: juvenis (J) – plantas sem cotilédones e não ramificadas, ramificadas não reprodutivas (Brv) – plantas que apresentam ramificação mas não exibiram indícios de atividade reprodutiva, e reprodutivas (Br) – plantas ramificadas que reproduziram-se ao longo dos anos de estudo. A atividade reprodutiva foi registrada em observações de todos os indivíduos com altura acima de dois metros no mês de maior sobreposição da floração das duas espécies (jan) em T1 e T2, e num acompanhamento da fenodinâmica de indivíduos selecionados (maio/2008 – maio/ 2010). Nos períodos T1 e T2, também registramos a mortalidade e o ingresso de novos indivíduos. As plantas ingressantes foram definidas como aquelas que deixaram a fase de plântula, transição sinalizada pela perda de cotilédones. Assim, em T1 e T2 todas os novos indivíduos observados sem

cotilédones foram considerados ingressantes. O crescimento foi obtido pela razão entre o tamanho em T2 e T0 e, para as análises de padrão espacial, utilizamos apenas os indivíduos que apresentaram crescimento positivo não nulo (548 para *C. accedens* e 881 para *C. meridionalis*). Indivíduos que não cresceram ou apresentaram crescimento negativo totalizaram, respectivamente, 13 e 80 para *C. accedens* e 27 e 151 para *C. meridionalis*.

Análise de dados

Para efetuar as análises de padrão espacial apropriadas às questões deste estudo utilizamos como estatística descritiva base a função K (Ripley 1976). Dado um ponto referencial (Pt) qualquer no interior de uma área onde ocorre um padrão de pontos, a função K(r) é uma função cumulativa que varia conforme o número de pontos que ocorre em média até uma distância r de Pt. Quando há dois tipos de pontos (ex: 1 e 2), a função K pode ser modificada para uma forma bivariada que descreve os padrões relativos dos dois tipos de pontos (Fortin & Dale 2005). Assim, a versão bivariada da função K(r) varia conforme o número de pontos do tipo 2 que ocorrem, em média, até uma distância r de um ponto qualquer do tipo 1. Como neste estudo procuramos evidências de segregação espacial entre espécies (dois tipos de pontos), as análises mais apropriadas devem ser de padrões espaciais relativos de *C. accedens* e *C. meridionalis* (padrões espaciais interespecíficos). Portanto, utilizamos a forma bivariada da função K(r) em todas as análises de padrões espaciais. Ao se utilizar a função K para se descrever o padrão de pontos, podem ocorrer vieses quando ela é calculada para grandes distâncias (em relação ao tamanho da área de estudo) e devido à ausência de informação de pontos vizinhos a pontos próximos às margens da área de estudo. Para corrigir esses vieses é necessário limitar a distância máxima em que K(r) é calculada e utilizar algum tipo de correção de borda (Ripley 1976, 1988, Haase, 1995, Goreaud & Pélissier 1999). Neste estudo, minimizamos os dois tipos de vieses limitando o cálculo da função K a uma distância máxima de 12 m e utilizando a correção de borda isotrópica (Ripley 1988).

Para uma melhor visualização de desvios em relação a algum modelo de padrão espacial esperado (ex: Poisson) é conveniente utilizar a função L(r) pois ela lineariza e estabiliza as variâncias do estimador da função K(r) (Ripley 1981, Badelley 2008):

$$L(r) = \sqrt{K(r) / \pi}$$

Assim, todos os resultados de análises espaciais são apresentados na forma da função L(r).

Em geral, nas investigações de padrões espaciais de pontos, o objetivo é testar se o

padrão empírico obtido através do cálculo das estimativas das funções $K(r)$ e $L(r)$ difere de modelos obtidos sob alguma hipótese nula. Neste estudo, construímos modelos esperados sob hipóteses nulas apropriadas às diferentes questões abordadas:

Completa aleatoriedade e independência espacial - este é o modelo nulo de padrão espacial mais simples, sendo o análogo bivariado à completa aleatoriedade espacial utilizada para testar a aleatoriedade de padrões de pontos univariados (Ripley 1981, Fortin & Dale 2005). O modelo é utilizado para verificar se há desvios no sentido de agregação ou segregação entre tipos de pontos presentes em um padrão empírico (P). Esses modelos foram construídos através da geração de padrões de pontos de mesma intensidade (densidade) de P esperados sob um processo Poisson, ou seja, em que a localização de cada ponto é independente dos demais. Em seguida, foi atribuído aleatoriamente, à cada ponto, o rótulo de cada tipo (espécies) conforme as frequências observadas em P. Esses modelos foram confrontados aos padrões espaciais interespecíficos observados para indivíduos ingressantes (em todo o período), nos estádios J (T0,T1,T2), Brv (T0,T1,T2), e Br (todo o período), mortos (registrados em T0 que morreram até T1 ou T2) e com crescimento positivo (registrado em T2 para os indivíduos medidos em T0).

Mortalidade e mudança de estágio aleatórios - esse modelo foi utilizado para verificar o quanto a mortalidade e mudança de estágio observadas ao longo de dois anos levam à padrões espaciais interespecíficos diferentes dos esperados sob a ocorrência aleatória desses eventos em cada espécie. Para construção desses modelos, nós inicialmente sorteamos, dentre os indivíduos registrados em T0, uma quantidade de indivíduos igual aos sobreviventes de T0 a T2. Desse conjunto, sorteamos uma quantidade igual ao número de indivíduos que não mudaram de estágio entre T0 e T2. Confrontamos os padrões gerados pelos modelos com os padrões espaciais interespecíficos observados para plantas registradas em T0 que sobreviveram e não mudaram de estágio até T2 para os estádios J e Br e para plantas ingressantes em T1 que sobreviveram e não mudaram de estágio até T2. Não foi possível gerar esse tipo de modelo para Br pois não houve indivíduos mortos nesse estágio.

Mortalidade aleatória - esse modelo foi utilizado para testar se o padrão espacial interespecífico de indivíduos mortos observado difere do esperado caso a probabilidade de morte de indivíduos de cada espécie independa da sua localização em T0. O modelo foi obtido pelo sorteio, dentre os vivos em T0, de indivíduos em número igual ao daqueles registrados mortos entre T0 e T2. O padrão espacial interespecífico dos indivíduos obtidos

por esse procedimento foi utilizado como modelo. Confrontamos os padrões espaciais interespecíficos obtidos pelos modelos aos de indivíduos mortos de T0 a T2 nos estádios J e Brv (não houve mortos no estádio Br no período).

Crescimento aleatório – foi elaborado para testar se o padrão espacial interespecífico de indivíduos com crescimento positivo difere do esperado caso a chance dos indivíduos de cada espécie apresentarem crescimento independa da sua localização. O modelo foi obtido pelo sorteio, dentre aqueles de cada espécie em T0, de indivíduos em número igual ao daqueles registrados com crescimento positivo entre T0 e T2. O padrão espacial interespecífico dos indivíduos obtidos pela aplicação desse procedimento à cada espécie foi utilizado como modelo. Confrontamos os padrões espaciais interespecíficos obtidos pelos modelos aos de indivíduos nas classes de crescimento em todos os estádios estudados.

Para testar diferenças entre os padrões observados e cada modelo nulo, utilizamos um teste de Monte Carlo baseado em envelopes de significância da função L(r) obtidos através de simulações. Cada simulação consistiu na obtenção de pontos de acordo com cada modelo e no cálculo de L(r) para esses conjuntos de dados. Para a construção dos envelopes de significância, primeiro obtivemos valores médios de L(r) obtidos a partir de simulações. Em seguida, a partir de um outro conjunto independente de simulações, calculamos o desvio máximo absoluto (Dmax) em relação aos valores médios de L(r). Com esses valores, construímos envelopes da forma:

$$L_{\text{médio}}(r) \pm D_{\text{max}}$$

Envelopes construídos assim permitem um teste de Monte Carlo onde os desvios do gráfico de L(r) para fora dos envelopes representam diferenças em relação ao modelo nulo num nível de significância (alfa) dado por (Ripley 1981, Badelley 2008):

$$\text{alfa} = 1/(\text{nsim}+1)$$

Neste estudo realizamos 99 simulações para obter valores médios de L(r) e 99 para os envelopes de significância, o que significa que os testes das diferenças entre os padrões observados e os modelos nulos têm significância de 1 %. Transgressões acima do envelope de significância indicam padrões de agregação, enquanto transgressões abaixo indicam padrões de segregação em relação aos modelo nulos.

Todos os resultados foram expressos através de gráficos da função L(r) observada e esperada sob o modelo nulo, além de envelopes de significância. Todas as análises foram implementadas em ambiente R (R Development Core Team 2011) utilizando o pacote de análise de dados “spatstat” (Baddeley & Turner 2005) e funções do pacote “base”.

RESULTADOS

Não houve evidência de segregação espacial devida à localização das fontes de sementes entre *C. accedens* e *C. meridionalis*, pois o padrão interespecífico das árvores que produziram frutos no período de dois anos de estudo não diferiu do esperado sob completa aleatoriedade e independência espacial em todas as escalas testadas (raios de referência) nas três parcelas de estudo (Fig.1).

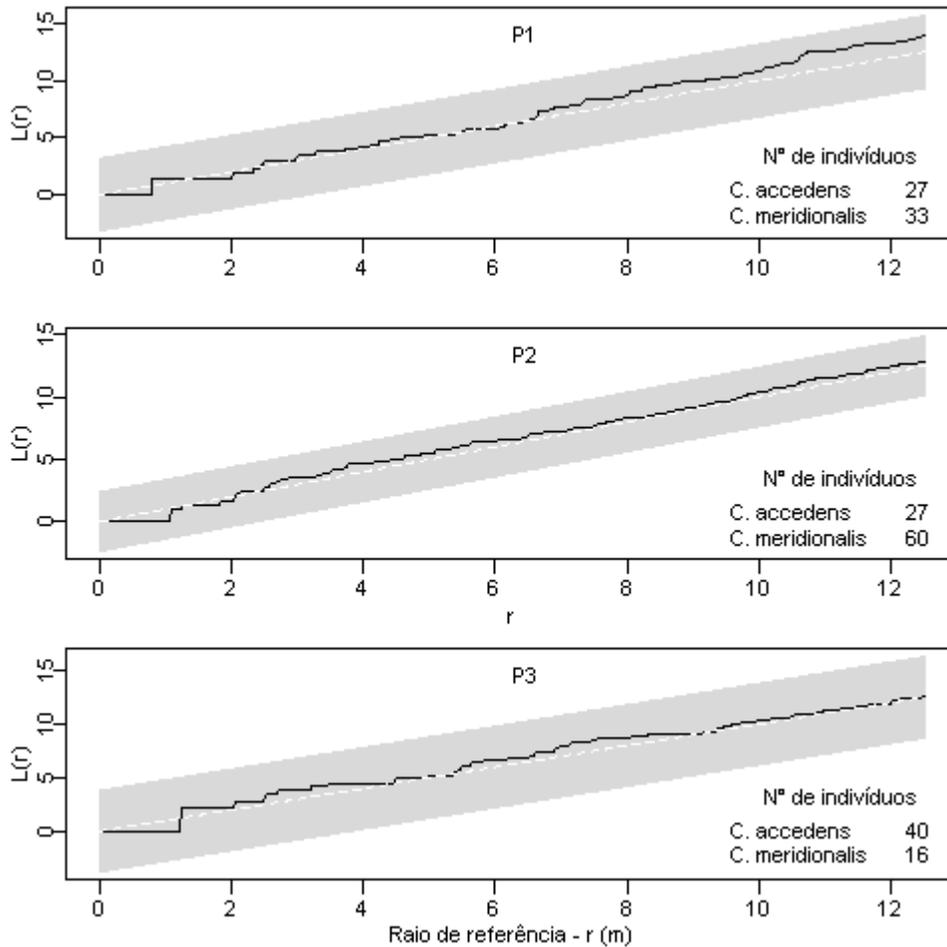


Figura 1. Padrões espaciais interespecíficos de indivíduos de *C. accedens* e *C. meridionalis* reprodutivos em três parcelas (P1, P2, P3) em uma floresta tropical úmida de terras baixas. A função $L(r)$ está representada pela linha preta, o padrão esperado sob o modelo de completa aleatoriedade e independência espacial entre espécies está representado pela linha branca tracejada e os envelopes de significância (99 simulações) estão representados pela área sombreada. Os números de indivíduos em cada estágio estão indicados no canto inferior direito de cada gráfico.

Por outro lado, os padrões espaciais interespecíficos de plantas ingressantes foi segregado em P2 e P3, com picos de segregação em escalas semelhantes (de 6-7 m) em ambas as parcelas (Fig. 2). Em P1, embora a hipótese de independência espacial entre *C. accedens* e *C. meridionalis* não tenha sido refutada, o gráfico da função $L(r)$ tem um pico na direção de segregação na mesma escala observada em P2 e P3 (Fig. 2). O padrão espacial interespecífico de plantas ingressantes em T1 que sobreviveram e não mudaram de estágio até T2 não diferiu do esperado sob os modelos nulos de mortalidade e mudança de estágio aleatórios (Fig. 2). Embora não tenham diferido significativamente, os padrões observados sugerem tendências de maior segregação em relação ao modelo nulo e ao padrão inicial em P1 e P2, enquanto em P3 tal tendência não foi nítida.

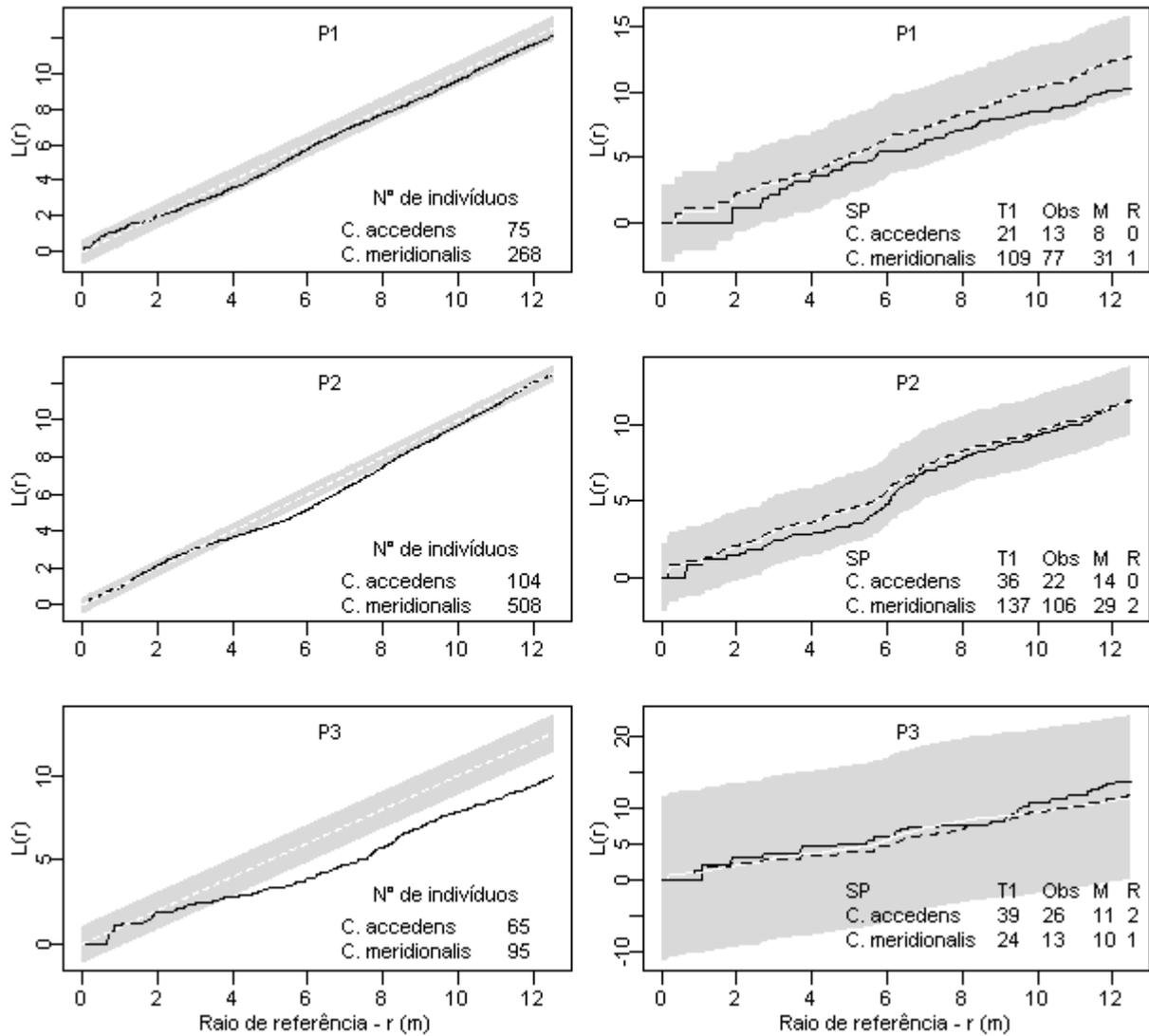


Figura 2. Padrões espaciais interespecíficos de ingressantes comparados aos modelos de completa aleatoriedade e independência espacial (esquerda) e de mortalidade (M) e mudança de estágio (R) aleatórios (direita) de *C. accedens* e *C. meridionalis* ao longo de dois anos em três parcelas (P1, P2, P3) em uma floresta tropical úmida de terras baixas. Nos gráficos à esquerda, a função $L(r)$ observada, esperada sob o modelo, e envelopes de significância (99 simulações), estão representados pelas linhas preta, branca e área sombreada, respectivamente. Nos gráficos à direita, a função $L(r)$ para o modelo nulo, padrão inicial (T1) dos ingressantes em T1, daqueles que não morreram ou mudaram de estágio entre T1 e T2 (Obs) e envelopes de significância (99 simulações) estão representados pelas linhas branca, tracejada, contínua e área sombreada, respectivamente. Os valores no canto inferior direito são os números de indivíduos em cada categoria.

Em comparação ao observado para as plantas ingressantes, os padrões espaciais interespecíficos mudaram radicalmente no estágio J em P2 e P3, onde ocorreram escalas de agregação interespecífica a partir de um a dois metros, com independência espacial voltando a ocorrer a partir de cerca de oito metros somente em P3 (Fig. 3). Em P1, o padrão de independência espacial interespecífica observado em plantas ingressantes manteve-se no estágio juvenil (Fig. 3). Assim como no estágio anterior, os padrões espaciais interespecíficos de juvenis em T0 que sobreviveram e não mudaram de estágio até T2 não diferiram significativamente do esperado sob o modelo nulo de mortalidade e mudança de estágio aleatórios (Fig. 3).

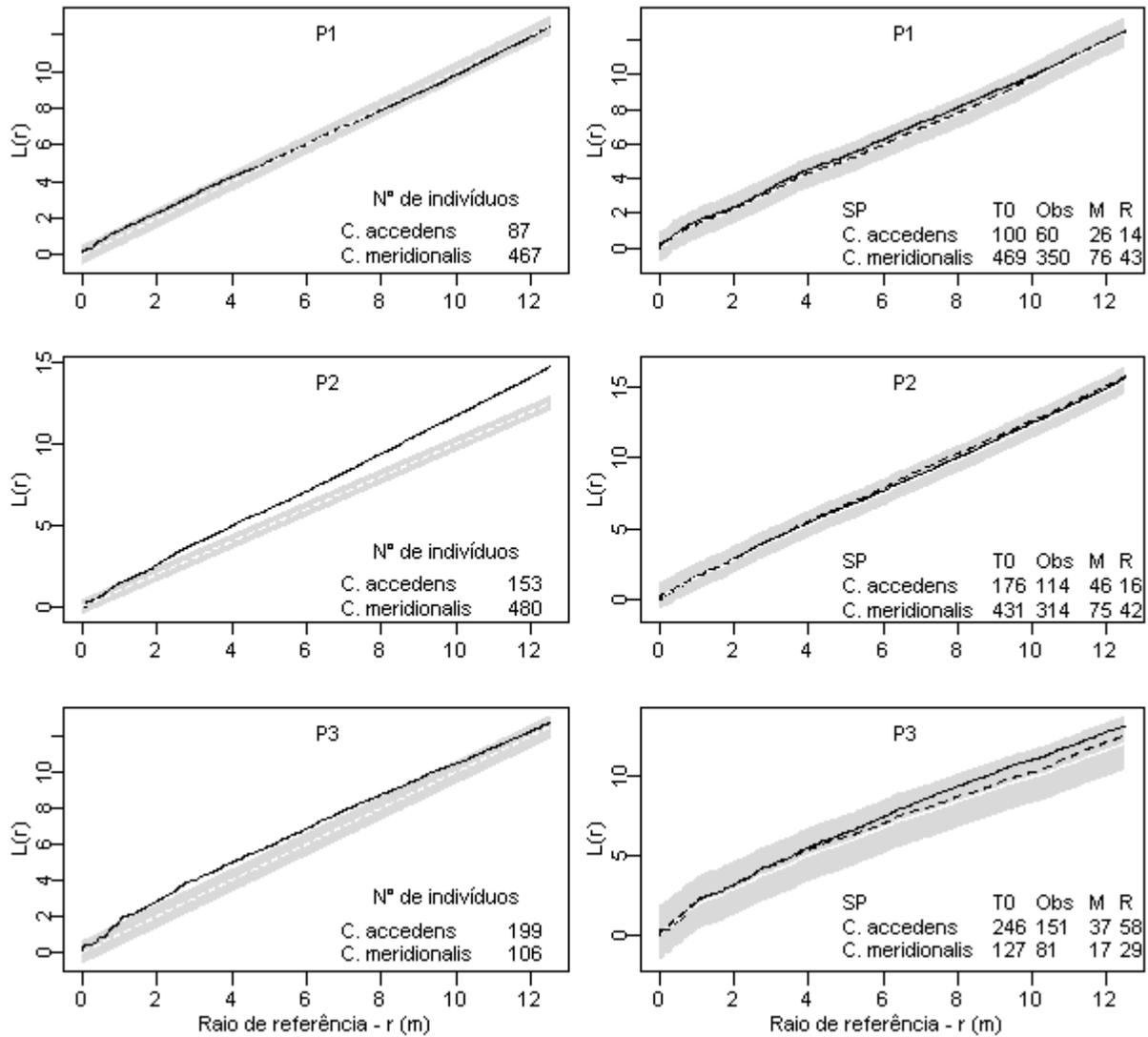


Figura 3. Padrões espaciais interespecíficos do estágio J comparados aos modelos de completa aleatoriedade e independência espacial (esquerda) e de mortalidade (M) e mudança de estágio (R) aleatórios (direita) de *C. accedens* e *C. meridionalis* ao longo de dois anos em três parcelas (P1, P2, P3) de uma floresta tropical úmida de terras baixas. Nos gráficos à esquerda, as linhas preta, branca tracejada e a área sombreada, indicam respectivamente a função $L(r)$ observada, esperada sob o modelo e envelopes de significância (99 simulações). Esses padrões referem-se apenas a T2, pois nos outros períodos os padrões foram semelhantes. Nos gráficos à direita, a função $L(r)$ para o modelo nulo, padrão inicial (T0), de indivíduos que sobreviveram e permaneceram no estágio de T0 a T2 (Obs) e envelopes de significância (99 simulações) estão indicados pelas linhas branca, tracejada, contínua e área sombreada, respectivamente. Os valores no canto inferior direito são os números de indivíduos em cada categoria.

No estádio Brv, apenas em P2, os padrões espaciais interespecíficos foram semelhantes aos observados no estádio J, com independência inicial seguida de agregação interespecífica a partir de distâncias de cerca de quatro metros (Fig. 4). Em P1 houve agregação interespecífica somente em escalas a partir de 12 m e em P3 houve segregação em escalas acima dos nove metros (Fig. 4). Em nenhum caso os padrões espaciais interespecíficos de plantas sobreviventes que não mudaram de estádio entre T0 e T2 diferiram significativamente do previsto pelos modelos nulos (Fig. 4).

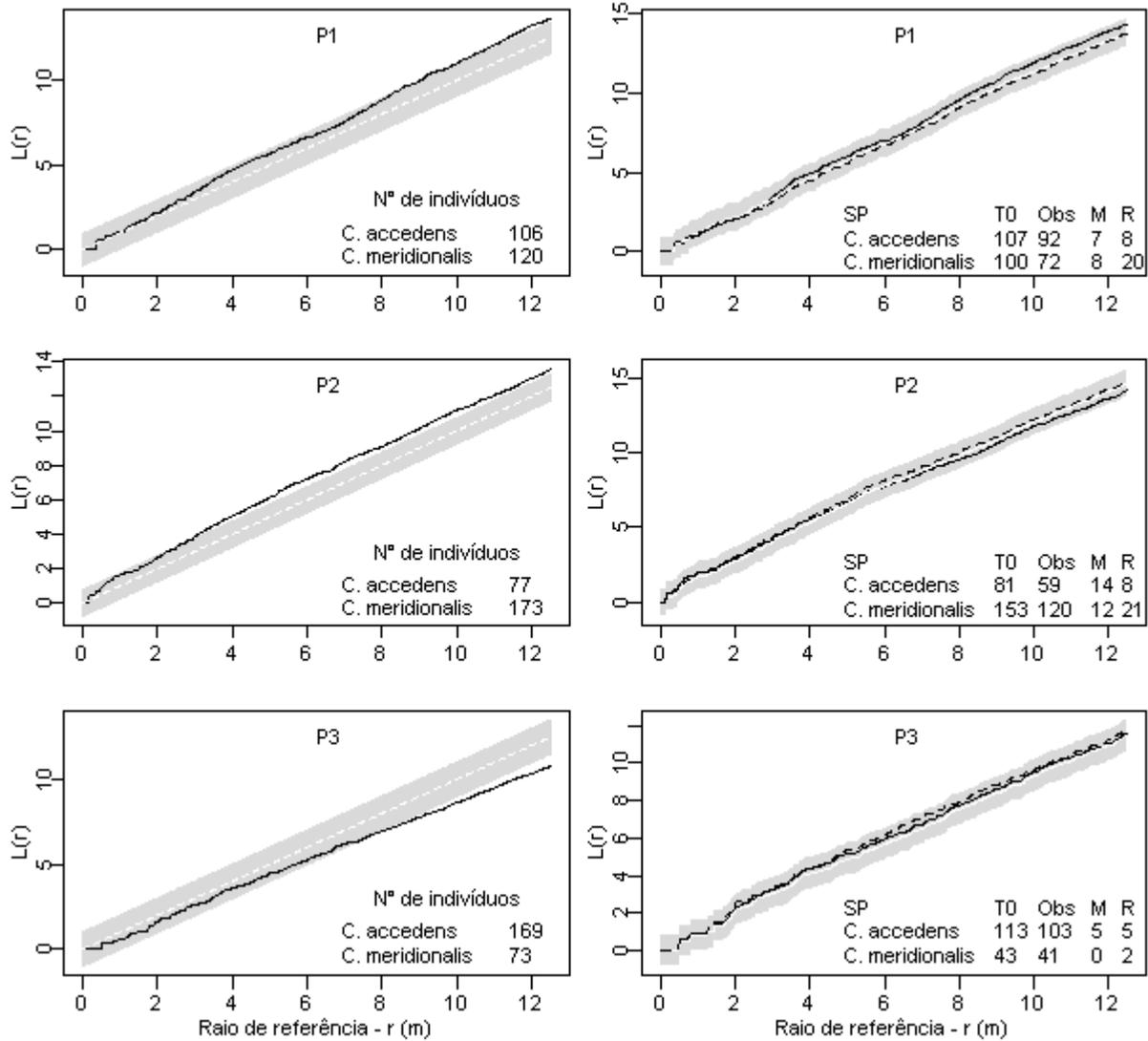


Figura 4. Padrões espaciais interespecíficos do estágio Brv comparados aos modelos de completa aleatoriedade e independência espacial (esquerda) e de mortalidade (M) e mudança de estágio (R) aleatórios (direita) de *C. accedens* e *C. meridionalis* ramificados não reprodutivos em três parcelas (P1, P2, P3) de uma floresta tropical úmida de terras baixas. Nos gráficos à esquerda, as linhas preta, branca tracejada e a área sombreada, indicam respectivamente a função $L(r)$ observada, esperada sob o modelo e envelopes de significância (99 simulações). Esses padrões referem-se apenas a T2, pois nos outros períodos os padrões foram semelhantes, exceto P3 em T0 (aleatórios). Nos gráficos à direita, a função $L(r)$ para o modelo nulo, indivíduos do estágio no início (T0), indivíduos que sobreviveram e permaneceram no estágio de T0 a T2 (Obs) e envelopes de significância (99 simulações) estão indicados pelas linhas branca, tracejada, contínua e área sombreada, respectivamente. Os valores abaixo e à direita são os totais de indivíduos em cada categoria.

A análise dos padrões espaciais interespecíficos de mortalidade restringiu-se amplamente ao estágio J, pois não houve morte de indivíduos reprodutivos entre T0 e T2, e só houve número suficiente de indivíduos do estágio Brv em P2. Para o estágio J, o modelo de completa aleatoriedade e independência espacial entre *C. accedens* e *C. meridionalis* só foi refutado em P2, onde houve agregação interespecífica a partir de raios de sete metros (Fig. 5). Para o estágio Brv em P2 a independência espacial de mortalidade entre espécies também não foi refutada (Fig. 5). Os padrões espaciais interespecíficos de mortalidade entre T0 e T2 não diferiram do esperado sob o modelo de mortalidade aleatória dos indivíduos vivos em T0 em nenhum caso (Fig. 5).

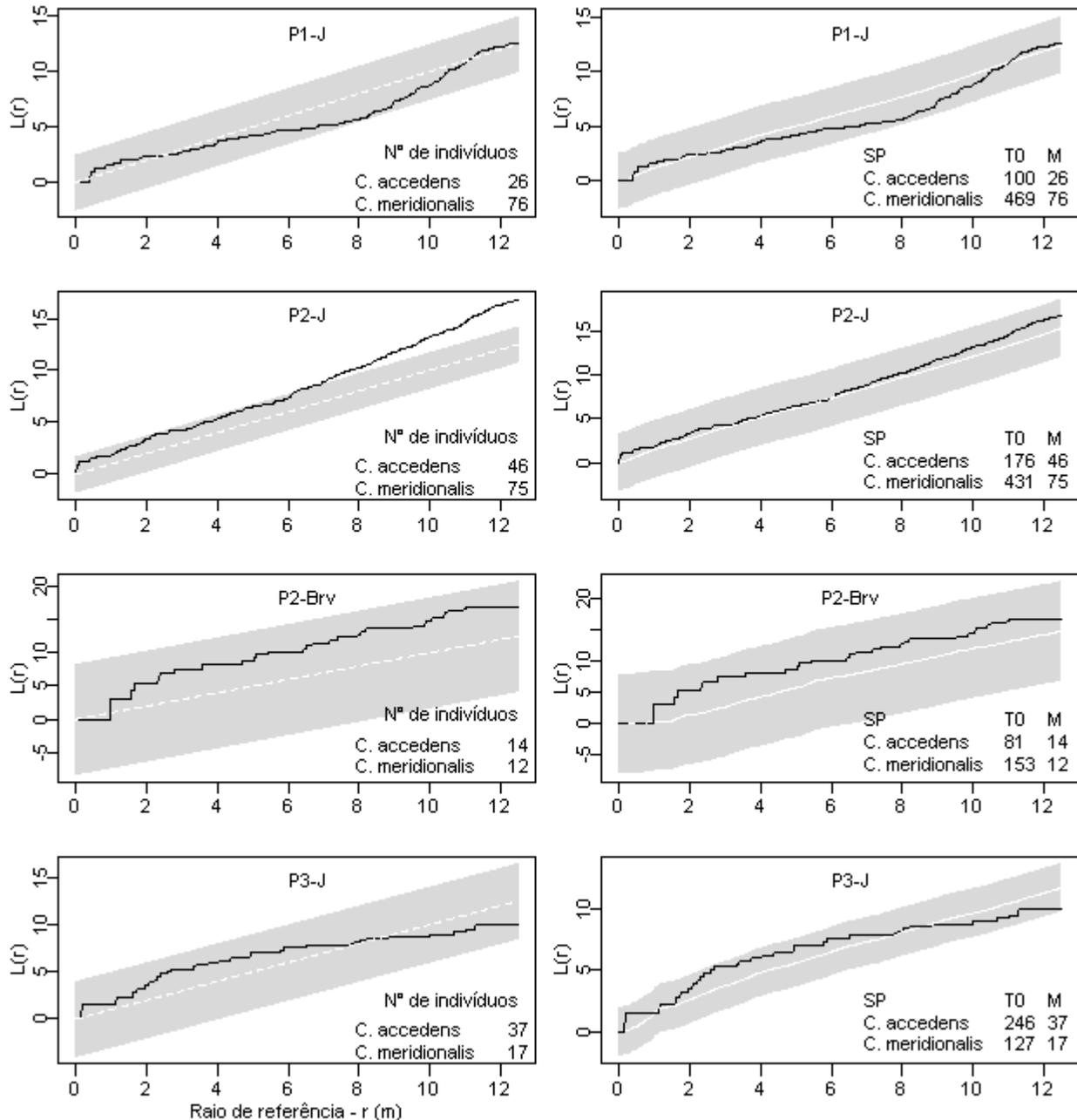


Figura 5. Padrões espaciais interespecíficos de indivíduos mortos de *C. accedens* e *C. meridionalis* em três parcelas (P1, P2, P3) de uma floresta tropical úmida de terras baixas. Nos gráficos à esquerda, os padrões observados (linha preta) são comparados a hipótese de completa aleatoriedade e independência espacial entre espécies, nos gráficos à direita, são comparados ao modelo de mortalidade ao acaso. Em ambos, a hipótese em comparação é indicada pela linha branca e envelopes de significância pela área sombreada (99 simulações). Os valores abaixo e à direita são os totais de indivíduos iniciais (T0) e mortos em dois anos (M).

Em nenhuma parcela ou estágio houve segregação espacial entre *C. accedens* e *C. meridionalis* entre os indivíduos que exibiram crescimento positivo entre T0 e T2. Houve

agregação interespecífica no estádio J em P2 e P3, e no estádio Brv em P1 e P2 (Fig. 6). Nos demais casos, a independência espacial interespecífica não foi refutada. Os padrões espaciais interespecíficos de crescimento positivo também não diferiram significativamente do previsto pelo modelo de crescimento aleatório (Fig. 7).

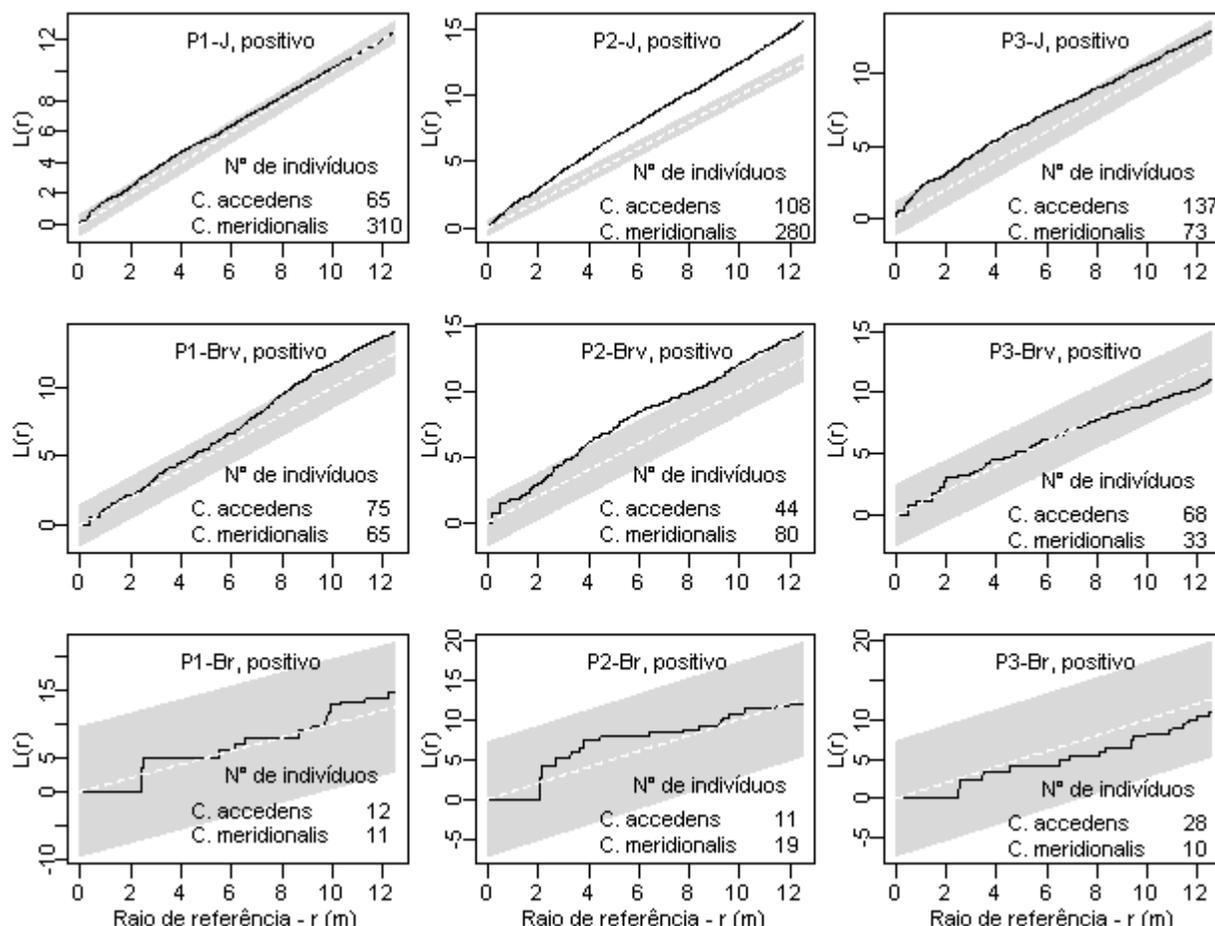


Figura 6. Padrões espaciais interespecíficos de crescimento relativo positivo comparados ao modelo de completa aleatoriedade e independência espacial de estádios de *C. accedens* e *C. meridionalis* em três parcelas (P1, P2, P3) de uma floresta tropical úmida de terras baixas durante dois anos (T0-T2). A linha preta indica a função $L(r)$ observada e a linha branca e a área sombreada indicam o padrão esperado e o envelope de significância (99 simulações) obtidos sob o modelo. Os números de indivíduos de cada espécie estão indicados no canto inferior direito. Estádios: J – juvenis, Brv – ramificados não reprodutivos, Br – reprodutivos.

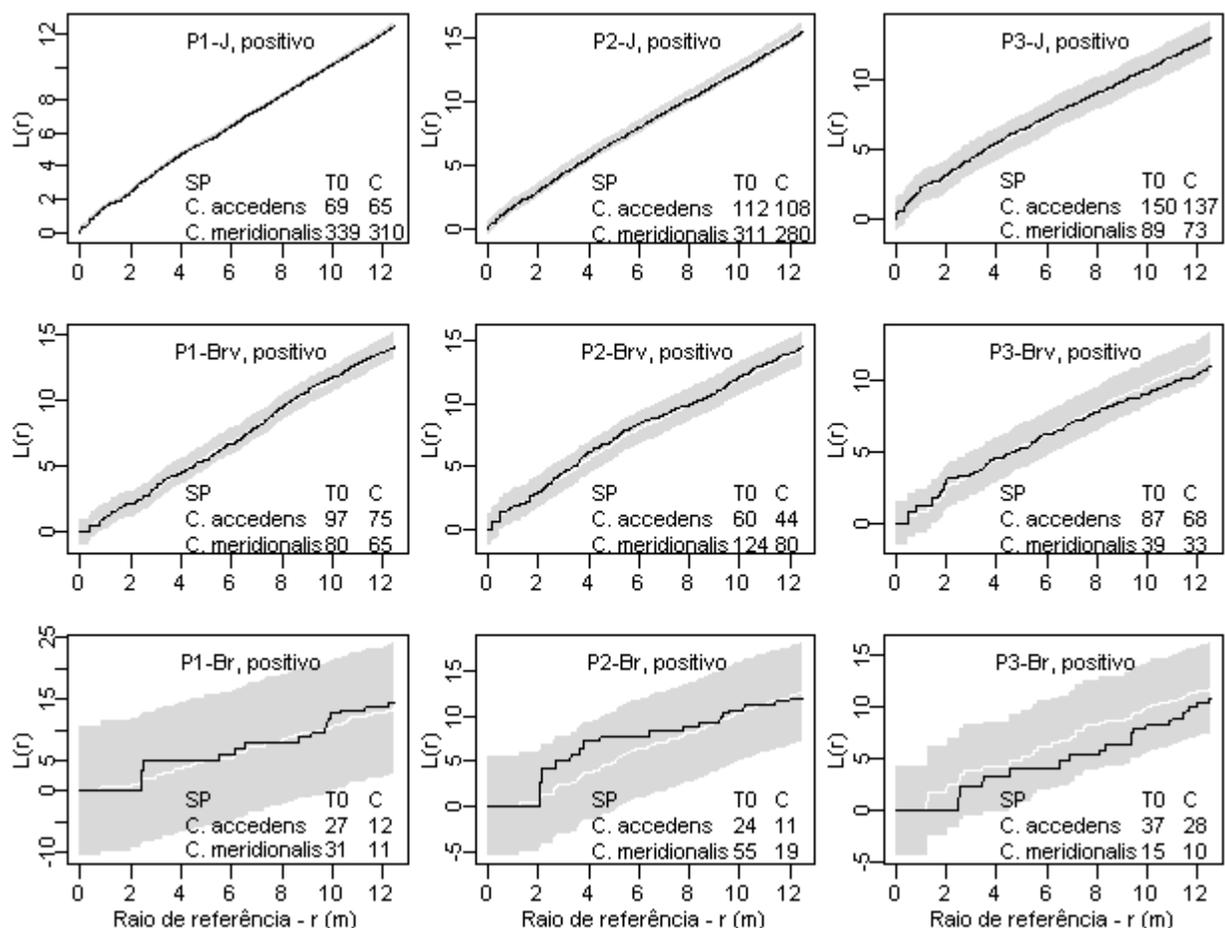


Figura 7. Padrões espaciais interespecíficos de crescimento relativo positivo comparados ao modelo nulo de crescimento aleatório de estádios de *C. accedens* e *C. meridionalis* em três parcelas (P1, P2, P3) de uma floresta tropical úmida de terras baixas durante dois anos (T0-T2). A linha preta indica a função $L(r)$ observada e a linha branca e a área sombreada indicam $L(r)$ esperada e envelopes de significância (99 simulações) obtidos sob a modelo. Os números de indivíduos de cada espécie estão indicados no canto inferior direito. Estádios: J – juvenis, Brv – ramificados não reprodutivos, Br – reprodutivos.

DISCUSSÃO

Segregação espacial interespecífica ao longo da ontogenia

Os padrões espaciais interespecíficos estudados só revelaram evidências mais fortes de segregação entre *C. accedens* e *C. meridionalis* em fases iniciais da ontogenia. Nas fases mais tardias, esse tipo de evidência só foi raramente verificada.

Nas fases iniciais, a segregação espacial de ingressantes provavelmente ocorre devido a fenômenos ocorridos entre a dispersão e a fase de plântula, já que definimos plantas ingressantes como aquelas que deixaram a fase de plântula (perda de cotilédones).

Como as espécies possuem frutos essencialmente semelhantes (obs. pess.), é possível assumir que os agentes dispersores não têm papel importante no estabelecimento da segregação interespecífica de indivíduos ingressantes, sendo a localização das plantas produtoras de sementes o principal determinante desses padrões. O fato desses padrões terem sido aleatórios sugere, em princípio, que a segregação de plantas ingressantes não se deva à localização dessas fontes de sementes. No entanto, é possível que a dispersão de sementes próxima à área de influência da copa desses indivíduos aleatórios possa gerar padrões interespecíficos segregados. Tipicamente, a maior parte das sementes dispersas por uma árvore são depositadas nas suas proximidades (Augspurger & Franson 1987, Nathan & Muller-Landau 2000), o que pode gerar “manchas” dominadas por sementes e plântulas de cada espécie ao redor de árvores produtoras de sementes.

Uma outra possibilidade é que, de acordo com as expectativas deste estudo, diferenças de nicho entre espécies nos locais mais adequados à germinação de sementes, sobrevivência e crescimento de plântulas sejam responsáveis pela segregação espacial interespecífica encontrada em plantas ingressantes de *C. accedens* e *C. meridionalis*. Embora, não tenhamos encontrado diferenças significativas em relação aos modelos nulos de mortalidade e mudança de estágio aleatórios, em duas das três parcelas (P1, P2) a ocorrência observada desses eventos levou a padrões mais segregados do que o esperado sob o modelo nulo (Fig. 2), indicando que há uma tendência das espécies sobreviverem e crescerem melhor em locais diferentes. Isto está de acordo com a ideia de nicho de regeneração (Grubb 1977), que estabelece que diferenças de requerimentos na fase de germinação e crescimento inicial constituem-se em eixos de nicho importantes para a coexistência de espécies vegetais. Evidências semelhantes também têm sido encontradas em estudos experimentais de espécies tropicais que encontraram diferenças de germinação (Daws et al. 2002), sobrevivência e crescimento inicial de plântulas (Kobe 1999, Montgomery & Chazdon 2002) em resposta a variações microambientais que possibilitam vantagens de desempenho em diferentes níveis de recursos e condições permitindo a coexistência entre espécies.

Havendo manutenção das divergências ecológicas entre espécies ao longo da ontogenia e determinismo espaço-temporal das condições ambientais que favorecem cada espécie, seria esperado que os padrões de divergência espacial encontrados para plantas ingressantes se mantivessem em estádios ontogenéticos posteriores e que esses padrões interespecíficos se repetissem em diferentes localidades. No entanto, essa expectativa não é

confirmada pelos resultados deste estudo, já que os padrões de segregação espacial interespecífica observados em ingressantes só ocorreram em um caso nos estádios posteriores. Outros estudos têm relatado variações entre diferentes fases do desenvolvimento nos padrões de associação a microhabitats (Davies et al. 1998, Webb & Peart 2000, Comita et al. 2007). Nestes estudos, raramente houve consistência nas associações de diferentes fases do desenvolvimento (diferentes estádios associados ao mesmo habitat) e também houve diferenças em quais estádios apresentavam alguma associação (ex. plântulas associadas e reprodutivos não associados). Estas mudanças de padrões de associação entre estádios têm sido interpretadas como decorrência da atuação de mecanismos dependentes de densidade, competição ou associação diferencial a microhabitats em diferentes estádios (Davies et al. 1998, Webb & Peart 2000, Comita et al. 2007). Se considerarmos que cada estádio represente aproximadamente padrões de estabelecimento e sobrevivência estabelecidos sob circunstâncias passadas, uma possibilidade alternativa é que diferenças entre estádios reflitam a ocorrência de eventos estocásticos. Por exemplo, eventos de seca podem alterar drasticamente a sobrevivência de espécies em florestas tropicais (Condit et al. 1995, Wang et al. 2010, Phillips et al. 2010), provavelmente alterando a estrutura espacial de locais adequadas ao estabelecimento e sobrevivência de espécies. Neste estudo, encontramos ampla variação nos padrões espaciais interespecíficos dependendo do estádio considerado, sugerindo influências distintas de eventos ocorridos em momentos passados diferentes. Em alguns casos as variações foram extremas. Por exemplo, se considerarmos todos os estádios (incluindo ingressantes) em P2 e P3 observamos que todos os tipos de padrões espaciais interespecíficos (agregados, segregados e aleatórios) foram representados na ontogenia das espécies, inclusive com recorrência de padrões em estádios não vizinhos (segregação de ingressantes e Brv em P3).

Além dessas variações temporais em eventos que influenciam os padrões interespecíficos, parece haver também um componente espacial na determinação das relações espaciais interespecíficas. Isso é sugerido pelas variações nas trajetórias ontogenéticas dos padrões espaciais interespecíficos entre diferentes parcelas de estudo. Essas variações espaciais podem ser determinadas por diferenças de lugar para lugar no tipo ou importância de mecanismos geradores de mudanças ontogenéticas nos padrões espaciais, como dependência de densidade, competição ou associação diferencial a microhabitats em diferentes estádios (Davies et al. 1998, Webb & Peart 2000, Comita et al.

2007). Em adição, a história de eventos de cada localidade, conforme discutido acima, também pode ser espacialmente específica levando ao estabelecimento de padrões interespecíficos diferentes em localidades distintas (Réjou-Méchain et al. 2011).

Segregação dos padrões de desempenho

Nossos resultados não sugerem qualquer diferença espacial de desempenho entre *C. accedens* e *C. meridionalis* nos estádios pós plântula. Três linhas de evidência encontradas apóiam essa afirmação. Primeiro, em nenhum dos estádios estudados houve diferenças dos padrões espaciais de plantas sobreviventes e não recrutadas em relação ao previsto pelos modelos nulos (Figs. 2, 3, 4), indicando que a sobrevivência natural observada no período gera padrões espaciais interespecíficos muito parecidos com o esperado caso todas as plantas possuam a mesma chance de sobreviver, independente da sua localização. Em segundo lugar, os padrões interespecíficos de mortalidade foram amplamente aleatórios nos estádios estudados e semelhantes ao esperado sob o modelo nulo de mortalidade (Fig. 5), indicando que os fatores de mortalidade não levam, pelo menos na escala temporal estudada, ao estabelecimento de qualquer tipo de associação espacial entre espécies. Por fim, ao invés da segregação esperada, a maioria dos padrões espaciais interespecíficos de crescimento foi agregado e semelhante ao esperado sob o modelo nulo de crescimento aleatório (Figs. 6, 7), indicando que as espécies não divergem nas condições gerais que propiciam crescimento e que estes padrões não diferem do esperado caso a chance das espécies crescerem independa da sua localização. Em conjunto, estes resultados são complementares à ausência de padrões de segregação interespecífica encontrada nos estádios estudados (com exceção das plantas ingressantes) no sentido de indicar que eventuais diferenças de nicho entre *C. accedens* e *C. meridionalis* não são muito efetivas após as fases de germinação e plântula. Adicionalmente, os modelos nulos indicam também que a sobrevivência e crescimento (incluindo mudanças de estádio) correntes não parecem ser capazes (pelo menos na escala temporal estudada) de alterar os padrões espaciais interespecíficos em algum sentido diferente do que seria esperado caso a chance desses eventos fosse igual entre indivíduos, independentemente da localização. Isto reforça a idéia de que a relação espacial entre as espécies deve ser muito mais influenciada por eventos estocásticos ocorridos em escala temporal e espacial do que por padrões determinísticos de localização de locais onde cada espécie tenha melhor desempenho.

Estudos anteriores têm buscado evidências de diferenciação de nicho testando

associação de espécies a microhabitats, verificando se as espécies têm melhor desempenho no microhabitat preferencial. Nossos resultados são semelhantes às evidências indicadas nesses estudos, onde houve ausência de diferenças de desempenho de espécies entre habitats preferenciais e não preferenciais (Aiba et al. 2004, Russo et al. 2005, Baraloto et al. 2007, Queenborough et al. 2007, Yamada et al. 2007). Alguns autores têm associado esses resultados à não inclusão de estádios iniciais, que seria uma fase vital no estabelecimento de associações espaciais (Queenborough et al. 2007) ou à dificuldade em detalhar características ambientais relevantes para diferenças de desempenho (Baraloto et al. 2007). Neste estudo, ao testarmos diretamente a segregação espacial de desempenho entre estádios de espécies nas quais espera-se divergência de nicho, empregamos uma abordagem que contorna esses problemas. Primeiro porque os estádios estudados abrangem a maioria da ontogenia e, segundo, porque ao testar segregação espacial de desempenho entre espécies onde se espera divergência de nicho, pode-se gerar evidência forte de que microambientes com características distintas conferem vantagem diferencial às espécies, sem que seja preciso detalhar quais variáveis ambientais são mais relevantes. Dessa forma, acreditamos que os resultados desse e de outros estudos fornecem evidência de que associações espaciais nem sempre são resultado de melhor desempenho em ambientes preferenciais.

Por outro lado, embora estudos que registraram crescimento e mortalidade em tempos maiores não tenham encontrado evidência em favor de vantagens em microambientes preferenciais (Russo et al. 2005, Queenborough et al. 2007), não podemos descartar a possibilidade de que a janela temporal utilizada neste estudo (2 anos) seja insuficiente para registrar diferenças espaciais de sobrevivência e crescimento que eventualmente revelassem divergências espaciais nos lugares de melhor desempenho. Além disso, para obter números de indivíduos suficientes para as análises espaciais, categorizamos indivíduos “crescidos” como aqueles apenas com crescimento não nulo, o que inclui desde indivíduos com incrementos de altura mínimos até aqueles que aumentaram de tamanho até quase cinco vezes em dois anos (dados não mostrados). Talvez, padrões de segregação interespecífica possam surgir se utilizarmos apenas indivíduos que ultrapassaram um maior patamar de crescimento. Para obter números de indivíduos adequados utilizando tal critério seria necessário monitorar o crescimento por um tempo maior. Assim, embora nossos dados sugiram a ausência de divergências marcantes entre espécies, dados numa escala temporal maior são necessários para se chegar a conclusões mais firmes sobre a segregação espacial

de desempenho entre as duas espécies.

CONCLUSÕES

Nossas expectativas iniciais de segregação espacial interespecífica só foram confirmadas em estádios muito iniciais da ontogenia de *C. accedens* e *C. meridionalis*, o que sugere possíveis diferenças de nicho de regeneração. Porém, os resultados obtidos não permitem excluir a influência da limitação de dispersão no estabelecimento dos padrões de segregação inicial observados. Adicionalmente, além de não haver segregação espacial na maioria dos estádios, também não encontramos evidência de melhor desempenho em habitats preferenciais específicos. Ao contrário, em muitos casos as localidades propícias ao crescimento das duas espécies foi o mesmo (padrões agregados de crescimento). A grande variabilidade dos padrões interespecíficos entre estádios e parcelas, e a aderência aos modelos nulos sugere que as relações espaciais entre espécies são amplamente contexto dependentes, sendo a mortalidade e crescimento correntes incapazes de alterar drasticamente padrões espaciais pré-existentes, pelo menos numa escala temporal curta. Estes resultados apontam para a possibilidade de que duas espécies muito semelhantes possam coexistir através de mecanismos diferentes da diferenciação de nicho. Estudos recentes também têm encontrado evidências de que os padrões espaciais de árvores em florestas são fortemente dependentes de contexto (Svenning et al. 2006, Réjou-Méchain et al. 2011), uma possível decorrência de eventos estocásticos de recrutamento e sobrevivência (Hubbell 2001). Nessas circunstâncias, não haveria estabilidade nos contatos espaciais interespecíficos por tempo suficiente para que houvesse a exclusão competitiva (Wright 2002), não sendo a diferenciação de nicho, portanto, um pré-requisito essencial para a coexistência de espécies semelhantes em florestas tropicais.

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICAS

- Aiba, S., Kitayama, K., & Takyu, M. (2004). Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 174, 147-161.
- Augspurger, C. K., & Franson, S. E. (1987). Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology*, 68, 27-42.
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005). Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12, 1-42.

- Badelley, A. (2008). *Analysing spatial point patterns in R, workshop notes version 3*. CSIRO. 199 p. URL <http://www.csiro.au/resources/Spatial-Point-Patterns-in-R.html>.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L., & Ferry, B. (2007). Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology*, *88*, 478–489.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, London. 759 p.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *31*, 343–366.
- Comita, L. S., Condit, R., & Hubbell, S. P. (2007). Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, *95*, 482–492.
- Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1995). Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, *65*, 419–439.
- Dalling, J. W., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., & Hubbell, S. P. (2002). Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, *90*, 714–727.
- Davies, S. J., Palmiotto, P. A., Ashton, P., 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.
- Daws, M. I., Burslem, D. F. R. P., Crabtree, L. M., Kirkman, P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. (2002). Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, *16*, 258–267.
- Debski, I., Burslem, D. F. R. P., Palmiotto, P. a, Lafrankie, J. V., Lee, H. S., & Manokaran, N. (2002). Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. *Ecology*, *83*, 2005–2018.
- Fine, P. V. a, Daly, D. C., Villa Muñoz, G., Mesones, I., & Cameron, K. M. (2005). The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution*, *59*, 1464–1478.
- Fortin & Dale (2005). *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge. 365 p.
- Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore (reprinted 1964 by Hafner, New York) apud Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, London. 759 p.
- Goreaud, F., & Pélissier, R. (1999). On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's

- K-function. *Journal of Vegetation Science*, 10, 433-438.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52, 107–145.
- Haase, P. (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6, 575-582.
- Hall, J. S., McKenna, J. J., Ashton, P. M. S., & Gregoire, T. G. (2004). Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology*, 85, 2171-2183.
- 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.
- Hart, S. P., & Marshall, D. J. (2009). Spatial arrangement affects population dynamics and competition independent of community composition. *Ecology*, 90, 1485-1491.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166-172.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S., Harms, K. E., Condit, R. S., Wechsler, B., Wright, S. J., & Lao, S. L. de. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554-557.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 390 p.
- Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Palmiotto, P. a, Lafrankie, J. V., Ashton, P. S., & Lee, H. S. (2003). Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research*, 18, 307-320.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., & Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 864-869.
- King, D. A. (1990). Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian forest. *Functional Ecology*, 4, 27-32.
- Kobe, R. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, 80, 187-201.

- Kohyama, T., & Hotta, M. (1990). Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, 4, 515-521.
- Kohyama, T., & Takada, T. (2009). The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology*, 97, 463-471.
- Laurance, S. G. W., Laurance, W. F., Andrade, A., Fearnside, P. M., Harms, K. E., Vicentini, A., & Luizão, R. C. C. (2010). Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science*, 21, 96-106.
- Montgomery, R., & Chazdon, R. L. (2002). Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131, 165-174.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278-285.
- Phillips, O. L., Heijden, G. van der, Lewis, S. L., López-González, G., Aragão, L. E. O. C., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., et al.. (2010). Drought-mortality relationships for tropical forests. *The New phytologist*, 187, 631-646.
- Poorter, L., & Arets, E. (2003). Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*, 166, 295-306.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H., & Balslev, H. (2006). Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland amazonian rain forest. *Biotropica*, 38, 468-478.
- Queenborough, S. a, Burslem, D. F. R. P., Garwood, N. C., & Valencia, R. (2007). Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology*, 192, 193-207.
- R Development Core Team (2011). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL <http://www.R-project.org/>.
- Réjou-Méchain, M., Flores, O., Bourland, N., Doucet, J.-L., Fétéké, R. F., Pasquier, A., & Hardy, O. J. (2011). Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of Ecology*, published on line. Retrieved July 25, 2011, from <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2011.01873.x>
- Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13, 255–266.
- Ripley, B. (1981) *Spatial Statistic*. JohnWiley, NewYork. 252 p.
- Ripley, B. D. (1988) *Statistical Inference for Spatial Processes*. Cambridge University Press, Cambridge. 148 p.

- Rogstad, S. H. (1990). The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. II. Comparative distributional ecology. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 387-408.
- Russo, S., Davies, S. J., KING, D. A., & TAN, S. (2005). Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 93, 879-889.
- Schulman, L. et al. 2004. Spatio-ecological niche segregation of two sympatric species of *Clidemia* (Melastomataceae) in western Amazonian non-flooded rainforests. *Folia Geobotanica*, 39, 143-160.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82, 399-409.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605-611.
- Sollins, P. (1998). Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79, 23-30.
- Svenning, J.-C., Engelbrecht, B. M. J., Kinner, D. a, Kursar, T. a, Stallard, R. F., & Wright, S. J. (2006). The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 575-586.
- Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58, 3-15.
- Tuomisto, H. (2006). Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation. *Ecography*, 29, 273-284.
- Tuomisto, H., Poulsen, A. D., & Moran, R. C. (1998). Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in Western Amazonia. *Biotropica*, 30, 392-399.
- Wang, G., Alo, C., Mei, R., & Sun, S. (2010). Droughts, hydraulic redistribution, and their impact on vegetation composition in the Amazon forest. *Plant Ecology*, 212, 663-673.
- Webb, C. O., & Peart, D. R. (2000). Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 88, 464-478.
- Wilson, J. B. (2010). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22, 184-195.
- Wright, S. J. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1-14.

- Yamada, T., Itoh, A., Kanzaki, M., Yamakura, T., Suzuki, E., & Ashton, P. S. (2000). Local and geographical distributions for a tropical tree genus *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology*, 148, 23-30.
- Yamada, T., Zuidema, P. A., Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Tan, S., & Ashton, P. S. (2007). Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology*, 95, 332-342.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo as expectativas relativas a divergências ecológicas entre *Coussarea accedens* Müll. Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes em aspectos de arquitetura aérea, padrão espacial e desempenho não foram completamente corroboradas. Aparentemente, no sistema estudado é possível a coexistência, em pequena escala, de espécies com parentesco próximo e grande similaridade ecológica.

Algumas hipóteses de coexistência por diferenciação de nicho pressupõem diferenças em vários aspectos de história de vida, como altura, dispersão e tamanho, taxas de crescimento e recrutamento ou idade de início do desenvolvimento de estruturas vegetativas e reprodutivas (Grubb 1977, Loehle 2000, Kohyama et al. 2003). Os resultados encontrados indicam que *C. accedens* e *C. meridionalis* não possuem diferenças marcantes em aspectos de história de vida. Os resultados do capítulo 1 indicam grande semelhança de história de vida entre espécies, já que os marcadores morfológicos observados foram semelhantes e indicam trajetórias ontogenéticas de tamanho, crescimento, sobrevivência e reprodução aparentemente semelhantes, com início da desta última em alturas próximas (3 m para *C. meridionalis* e 4 m para *C. accedens*). Isso também foi observado no capítulo 2, onde houveram grandes semelhanças entre as espécies na arquitetura aérea ao longo da ontogenia, principalmente em relação às dimensões de troncos e copas.

Se considerarmos que esses aspectos de arquitetura aérea estejam ligados a estratégias relacionadas ao aproveitamento de ambientes de luz e que esse seja um eixo de nicho importante, dadas as semelhanças observadas, não seria esperada divergência em ambientes verticais e horizontais ocupados por *C. accedens* e *C. meridionalis*. De fato, as relações entre altura e diâmetro indicam que as espécies ocupam estratos verticais semelhantes ao longo da ontogenia (Capítulo 2), enquanto que o predomínio de padrões agregados ou aleatórios dos indivíduos e do melhor desempenho ao longo da ontogenia (Capítulo 3) indicam que é muito mais possível que as espécies tenham microambientes horizontais preferenciais semelhantes do que o contrário. A ausência de segregação na maioria dos estádios ontogenéticos estudados também é uma evidência de que as espécies não divergem sensivelmente em eixos de nicho relacionados a microambientes edáficos preferenciais. A única exceção foi a segregação dos padrões espaciais interespecíficos de indivíduos em estádios muito iniciais, que poderia ser devida a diferenças de nicho de regeneração (Grubb 1977). No entanto, não foi possível descartar que esses padrões iniciais

seriam decorrentes de dispersão agregada em torno de plantas reprodutivas.

Diante desses resultados, a divergência de nicho só é uma explicação para a coexistência dessas espécies caso os eixos de diferenciação não pressuponham divergência espacial em dimensões verticais e horizontais. Uma possibilidade para isso seria a utilização diferencial dos períodos curtos de radiação solar direta imprevisível (“sunflecks”) que penetram no subdossel da floresta. Os “sunflecks” são um recurso vital para plantas que experimentam a limitação de luz típica do subdossel de florestas tropicais úmidas (Chazdon & Pearcy 1991), e espécies de florestas tropicais podem exibir respostas de crescimento e mortalidade diferentes mesmo sob pequenas variações nos já baixos níveis de luminosidade do subdossel (Montgomery & Chazdon 2002). O uso diferencial desses recursos poderia ter relação com diferenças de tamanho de folhas e ramificação (verificadas no capítulo 2) entre espécies, proporcionando um uso diferencial de “sunflecks” de diferentes intensidades e durações. Por exemplo, no capítulo 2 encontramos que *C. accedens* tem maior flexibilidade de posicionamento de suas folhas, que são menores, pois possui copas mais ramificadas, enquanto em *C. meridionalis* as copas são provavelmente mais eficientes em evitar o auto-sombreamento, pois possuem folhas grandes e são menos ramificadas. Se “sunflecks” de curta duração e menor área de incidência horizontal forem mais frequentes do que “sunflecks” longos e de maior área, é possível que as diferenças de ramificação e tamanho de folhas representem “trade-offs” relacionados à eficiência de interceptação de diferentes tipos de “sunflecks”. Esta seria uma hipótese que envolveria diferenças de nicho que possivelmente não requereria segregação espacial entre as espécies. Para apreciar essa possibilidade seriam necessários estudos empíricos descrevendo a distribuição espacial de “sunflecks” de diferentes durações e áreas de incidência, e estudos de modelagem para verificar o quanto arquiteturas diferentes em termos de preenchimento da copa, levariam à vantagens diferenciais de desempenho através da especialização no uso de tipos diferentes de “sunflecks”.

Por outro lado, os resultados deste estudo podem ser interpretados como evidência de que a diferenciação de nicho não é um pressuposto fundamental para a coexistência entre espécies arbóreas de florestas tropicais, como tem sido proposto na literatura (Chesson 2000, Hubbell 2001, Wright 2002, Silvertown 2004, Wilson 2010). Ao escolher como sistema de estudos um par de espécies congênicas simpátricas, abordamos a questão da coexistência justamente onde ela deve ser mais sensível, e mesmo assim nossos resultados não mostram padrões de divergência ecológica marcantes nos aspectos estudados. Assim,

fica a questão: se as espécies são parecidas (Capítulos 1 e 2) e co-ocorrem tão intimamente (Capítulo 3), porque não ocorre exclusão competitiva?

Um possibilidade apontada por Wright (2002) sugere que a competição infrequente entre plantas de subdossel seria um mecanismo que contribuiria para a coexistência. Segundo essa hipótese, a competição entre plantas dos estratos verticais inferiores da floresta seria menos intensa do que com as plantas de estratos superiores, que dominam o dossel e o ambiente edáfico. Desse modo, plantas de subdossel não necessariamente deveriam divergir para poder coexistir. Na mesma linha, está a idéia de que, devido à agregação intraespecífica de dispersão de sementes e indivíduos de diferentes tamanhos frequentemente observada em florestas tropicais (Condit et al. 2000, Dalling et al. 2002, Hubbell et al. 1999), a competição intraespecífica seja comumente mais intensa do que a interespecífica (Murrell et al. 2001, Stoll & Prati 2001), o que implica que a competição com outras espécies, mesmo que sejam parentes próximas, não representa o principal limitante competitivo de populações de espécies simpátricas. Nos dois casos, a principal implicação é que a permanência de uma espécie num determinado ambiente depende somente dela ser bem sucedida nas condições ambientais e bióticas predominantes, independentemente da forma como as outras espécies o estejam fazendo.

Essa independência do desempenho individual em relação à identidade dos vizinhos foi denominada por Hubbell (2005) como equivalência funcional e é uma das bases da teoria neutra que estabelece que os níveis de diversidade vegetal em florestas tropicais podem ser mantidos sem que hajam mecanismos de diferenciação de nicho (Hubbell 2001). As semelhanças de história de vida (Capítulo 1) e arquitetura aérea (Capítulo 2), e a agregação espacial de indivíduos e do desempenho de *C. accedens* e *C. meridionalis* (Capítulo 3) seriam resultados esperados sob a expectativa de que espécies de um mesmo grupo funcional (neste estudo espécies de subdossel tolerantes à sombra) devam ter conjuntos de características que as permitam ter desempenho adequado à permanência nas condições ambientais predominantes, independente da forma que as outras espécies o estejam fazendo (Hubbell 2005). No entanto, para afirmar que há equivalência funcional entre as espécies estudadas, consideramos que mais informações são necessárias. Assim, em estudos futuros seria necessário verificar a hipótese elaborada acima, de que seria possível divergência em eixos de nicho sem que haja divergência espacial, e além disso, seria importante verificar a ocorrência e a importância da competição entre vizinhos de diferentes identidades. Além disso, nossos dados de crescimento e sobrevivência baseiam-se num

intervalo de dois anos, que pode ser curto para revelar eventuais divergências espaciais nos locais de melhor desempenho entre espécies. Estudos mais extensos seriam necessários para confirmar os resultados obtidos nesse estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Chazdon, R. L., & Pearcy, R. W. (1991). The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, *41*, 760–766.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *31*, 343–366.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., & Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, *288*, 1414–1418.
- Dalling, J. W., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., & Hubbell, S. P. (2002). Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, *90*, 714–727.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, *52*, 107–145.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 390 p.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, *19*, 166–172.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S., Harms, K. E., Condit, R. S., Wechsler, B., Wright, S. J., & Lao, S. L. de. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, *283*, 554–557.
- Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T., & Kubo, T. (2003). Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, *91*, 797–806.
- Loehle, C. (2000). Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *The American Naturalist*, *156*, 14–33.
- Montgomery, R., & Chazdon, R. L. (2002). Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, *131*, 165–174.
- Murrell, D. J., Purves, D. W., & Law, R. (2001). Uniting pattern and process in plant ecology.

Trends in Ecology & Evolution, 16, 529–530.

Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605-611.

Stoll, P., & Prati, D. (2001). Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, 82, 319–327.

Wilson, J. B. (2010). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22, 184-195.

Wright, S. J. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.