

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



André Luis Casarin Rochelle

**“Heterogeneidade Ambiental, Diversidade e Estrutura da
Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila
Densa Atlântica”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
André Luis Casarin Rochelle
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fernando R. Martins
16/07/2008

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

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Co-orientador: Dr. Roque Cielo-Filho

Campinas, 2008

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

R585h

Rochelle, André Luis Casarin

Heterogeneidade ambiental: diversidade e estrutura da comunidade arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica / André Luis Casarin Rochelle. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.

Orientador: Fernando Roberto Martins.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Microtopografia. 2. Floresta ombrófila densa atlântica. 3. Filtro ambiental. I. Martins, Fernando Roberto. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Environmental heterogeneity, species diversity, and structure of the tree community in a stand of the Brazilian Atlantic Rain Forest.

Palavras-chave em inglês: Microtopography; Atlantic ombrophilous dense Forest; Environmental filter.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Fernando Roberto Martins, Marco Antônio Portugal Luttembarck Batalha, Rafael Silva Oliveira.

Data da defesa: 17/07/2008.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

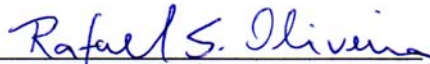
Campinas, 16 de julho de 2008

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. **Fernando Roberto Martins** (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. **Rafael Silva Oliveira**


Assinatura

Prof. Dr. **Marco Antônio Portugal Luttembarck Batalha**


Assinatura

Prof. Dr. **George John Shepherd**

Assinatura

Pesq. Dr. **Luis Carlos Bernacci**

Assinatura

**“Se pude enxergar mais longe,
foi porque estava
sobre os ombros de gigantes”**

Sir Isaac Newton (1643-1727)

Agradecimentos

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela concessão da bolsa de estudo (05/57870-0) e apoio ao desenvolvimento da pesquisa no país.

À Fundação de Desenvolvimento da Unicamp – FUNCAMP, pelo auxílio pesquisa concedido (processo 1478/06).

A Deus pela criação desta maravilhosa obra que tanto nos fascina e que é objeto de nossos estudos, e ao meu pai e minha mãe que sempre apoiaram, incentivaram e muitas vezes financiaram esta carreira, sem vocês nada disso existiria.

Ao professor Fernando Martins e Roque Cielo-Filho, excelentes orientadores e profissionais excepcionais; é um enorme prazer e honra poder trabalhar ao lado de pesquisadores como vocês.

Ao professor Carlos Joly e Luis Martinelli (Zebu – CENA/Esalq), pela excelente coordenação do projeto temático Biota-Gradiente Funcional, ao qual foi vinculado este trabalho e ao programa BIOTA-FAPESP, por todo o apoio logístico no desenvolvimento dos trabalhos de campo.

À Simone Vieira e Luciana Alves por toda a ajuda, dedicação e companhia no campo e pela parceria na elaboração do capítulo 2.

Ao professor Rafael Oliveira, Marco Batalha e Flavio Mães dos Santos, por comporem a banca de qualificação e de defesa e ajudarem no aprimoramento desta tese.

Ao grande amigo e colega de trabalho Marcos Sobral (UFMG), sem o qual este documento seria uma farsa.

Um agradecimento especial a Juliano (Pqno), Bruno, Ataliba, grandes amigos pessoais e companheiros de campo. À galera do Laboratório de Taxonomia, Léo Meireles, Cátia Urbanetz, Gustavo Shimizu, Thiago (Padre), Rosemary, André Simões, André Gil, João Aranha, Gastão,

Marcelinho, Rubinho, Marcelo (Pinus) e à Edilaine, pelos nomes corretos, e a minha eterna amiga Paulinha, que até em Ubatuba, consegue me ajudar no campo.

À galera do Laboratório de Ecologia, Carol Virillo, Rafael, Arildo, Vanessa, Vivi, Chris, Mariana Campos, Ligia, Carol Scultori, Larissão e Larissinha, Maíra, Roberta, Pri, Sandro, Yvonne, Eloisa, Pedro e Bruno, Érico, Antonio, Rubão, Guilherme, Marina, Caio e Ivan, e a minha grande amiga e companheira Eloisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e à Livia, Lucia e todos os funcionários do Departamento de Botânica, em especial à Maria Roseli, secretária eficientíssima que tanto ajuda a todos nós.

Aos professores João Semir, Jorge Tamashiro, George Shepherd, e à professora Sandra pelos conhecimentos botânicos e ajudas extracurriculares.

Aos taxonomistas João Aurélio Pastore (IF), J. Baitello (IF), Geraldinho (IF), Lucia Rossi, Rosangela Bianchini, Angela Cordeiro (IBt) e a galera do alojamento do IBt (Gisele, Daniela, Rafa, Sabrina, Berta). Luis Bernacci, Zigrid Jung Mendaçoli e Roseli Torres (IAC).

Aos meus dois excelentes mateiros e amigos de trabalho Sr. Osvaldo (Seu Nenê) e Sr. Salvador, pela ótima ajuda e companhia de campo.

E à Carlinha Reis, por todo o carinho, amizade, compreensão e amor, principalmente na reta final.

RESUMO GERAL

A Floresta Atlântica é um ecossistema complexo, exibindo áreas com mais de 200 espécies de árvores coexistindo em um único hectare. Variações topográficas, principalmente em pequenas escalas, parecem ter forte influência sobre a diversidade, porque estão relacionadas com o processo de formação do substrato e com a disponibilidade de água e nutrientes do solo. Este trabalho investigou a relação entre variáveis microtopográficas e a estrutura da comunidade arbórea em 1 hectare de Floresta Atlântica, no Parque Estadual Serra do Mar, Ubatuba, SP. No capítulo 1, testamos as hipóteses que microvariações topográficas aumentam a diversidade de espécies arbóreas e que microhábitats côncavos possuem maior diversidade que microhábitats convexos, e no capítulo 2, que microhábitats côncavos detêm mais biomassa que microhábitats convexos devido ao predomínio de processos de sedimentação neste tipo de microrrelevo. No capítulo 3, apresentamos uma descrição fitossociológica, discutindo sua diversidade em contextos regionais e continentais. Alocamos 100 parcelas contíguas de 10 x 10 metros (S23°21'59.8"–W45°05'02.8") e etiquetamos, medimos (PAP e altura) e identificamos todas as árvores (PAP $\geq$ 15 cm). Para cada parcela, medimos a inclinação do terreno e calculamos a biomassa acima do solo (BAS) e o índice de convexidade (IC), que é considerado indicador da disponibilidade de água e nutrientes no solo, pois processos erosivos predominam em áreas convexas, tornando-as ambientes mais secos, enquanto nas áreas côncavas predominam processos de sedimentação e acúmulo de água e nutrientes. 51 parcelas são convexas e 49 côncavas. O solo das parcelas côncavas foi significativamente mais úmido que das convexas. Encontramos 1881 indivíduos de 206 espécies, 102 gêneros e 48 famílias ($H' = 4,48 \text{ nats.ind}^{-1}$), sendo 1578 árvores (83,89%), 237 palmeiras (12,59%), 8 samambaias arborescentes (0,42 %) e 58 mortos (3,08 %). *Euterpe edulis* obteve o maior IVI. Myrtaceae (42), Rubiaceae (18) e Fabaceae (15) foram as famílias mais ricas. Ocorreram duas espécies novas. A diversidade ($H' = 4,48 \text{ nats.indiv}^{-1}$) está entre as maiores

do Brasil. A BAS estimada foi de 255,553 Mg.ha⁻¹. 804 árvores (104,703 Mg.ha⁻¹) nas côncavas e 1077 árvores (150,850 Mg.ha⁻¹) nas convexas. A BAS não mostrou correlação com o IC ou inclinação e apresentou distribuição aleatória, assim como as grandes arvores, que representam sua maior proporção. A diversidade não mostrou correlação com a inclinação e com heterogeneidade microtopográfica. As parcelas convexas apresentaram mais indivíduos e diversidade, contrariando nossas hipóteses e os resultados de outros autores que diversidade é negativamente correlacionada com posições mais altas da encosta. Argumentamos que em florestas com alta pluviosidade, a umidade do solo poderia atuar como fator restritivo ao estabelecimento dos indivíduos, atuando concomitantemente a várias contrastantes condições microclimáticas imposta pela microtopografia, tais como período de exposição à luz, temperatura e evaporação do solo e do ar e taxas de acúmulo e decomposição de serrapilheira e matéria orgânica, que poderiam atuar como filtros ambientais afetando a germinação e o estabelecimento. Nossos resultados mostraram que heterogeneidade ambiental nem sempre aumenta a diversidade de espécies arbóreas e que as espécies exibem diferentes tolerâncias por hábitat, evidenciando os processos de montagem por nichos em comunidades arbóreas tropicais.

palavras-chave: filtros ambientais, heterogeneidade microtopográfica, modelo de montagem por nichos, microrrelevo, fitossociologia, micro-hábitat.

ABSTRACT

Atlantic rainforests are complex ecosystems with areas harboring more than 200 species in a single hectare. Micro-topographic variations appear to be associated with tree species diversity because they are related with the process of soil origin and soil water and nutrient availability. We investigated the relationships between fine-scale micro-topographic variables and tree community structure in 1-ha of Atlantic rainforest at SE Brazil. In chapter 1 we tested the hypotheses that concave sites exhibit higher tree species diversity than convex sites and tree species diversity increase with small-scale microtopographic heterogeneity and in chapter 2, that concave micro-habitats harbor more biomass than convex micro-habitats due to the accumulation processes predominating in the concave microtopography. In chapter 3, we described the tree community structure and compared with other surveys. The sampling area (S23°21'59.8"–O45°05'02.8") was a grid of one hundred 10 x 10 m contiguous plots where all trees with DBH $\geq$ 4.8 cm were tagged, measured (DBH and height) and identified. In each plot, we measured slope inclination, estimated the above-ground biomass (AGB), and calculated the index of convexity (IC), which is considered to reflect the soil water and nutrient availability because erosive processes predominate in convex areas, implying in drier and less fertile micro-sites, whereas accumulation processes prevail in concave areas, producing moister and more fertile micro-sites. 51 plots are convex and 49 are concave. Soil in concave sites was significantly ($p=0.04$) moister than in convex. We sampled 1881 trees of 206 species, 102 genera and 48 families ($H' = 4.48$ nats.inds^{-1}). 1578 stems were trees (83,89%), 237 palms (12,59%), 8 ferns (0,42 %) and 58 standing dead trees (3,08 %). *Euterpe edulis* had the highest IVI. Myrtaceae (42), Rubiaceae (18) e Fabaceae (15) were the richest families. We found two new species. The diversity ($H' = 4.48$ $\text{nats.indivíduo}^{-1}$) is among the highest recorded in Brazil. The estimated AGB was 255.553 Mg C.ha⁻¹. 804 trees (104.703 Mg C.ha⁻¹) in concave plots and 1077 trees (150.850 Mg C.ha⁻¹) in

convex. AGB was not correlated with IC or inclination and had a random distribution because the greatest proportion of AGB was yielded by large trees, which also had a random pattern. Diversity had no correlation with inclination and micro-topographic heterogeneity. Convex plots harbored significantly more individuals and species than concave plots, which contradicted our hypotheses that expected a negative correlation between diversity (and AGB) and convexity and other author's findings that diversity is negatively correlated with higher positions on slope. We argue that in forests with abundant rainfall and without a dry season, the high soil water content could restrain the establishment of some individuals, together with several microclimatic conditions imposed by the microtopography, such as sunlight exposure, ground and air temperature and evaporation, and litter and organic matter accumulation and decomposition rates, that could act as environmental filters and affects species germination and performance. Our results show that environmental heterogeneity does not always increase tree species diversity and that species do have habitat preferences and tolerances evidencing niche assembly processes in tropical tree communities.

Keywords: environmental filters, microtopographic heterogeneity, niche-assembly model, micro-relief, phytosociology, micro-habitats, concave, convex.

ÍNDICE

Agradecimentos.....	iii
RESUMO GERAL.....	v
ABSTRACT.....	vii
ÍNDICE.....	ix
CONSIDERAÇÕES INICIAIS.....	1
Introdução.....	1
Heterogeneidade Ambiental.....	2
Heterogeneidade Ambiental e Biomassa.....	3
Heterogeneidade Ambiental e Diversidade de Espécies.....	4
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	9
CAPÍTULO 1 - Environmental heterogeneity, diversity, and tree community assembly in a stand of the Brazilian Atlantic Rainforest.....	19
CAPÍTULO 2 - Microtopography and Tree Biomass in a Stand of the Atlantic Forest in Southeastern Brazil.....	57
CAPÍTULO 3 - Estrutura e Diversidade da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica.....	83
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	125

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Introdução

Florestas tropicais se destacam pela grande diversidade de espécies e altas taxas de endemismo (Myers *et al.* 2000) e estudos de diversidade de árvores em florestas tropicais úmidas mostraram que algumas florestas neotropicais estão entre os ecossistemas mais ricos do mundo (Richards 1969; Parsons & Cameron 1974; Whitmore *et al.* 1985; Gentry 1988a,b).

O Brasil possui quase um terço das florestas tropicais remanescentes no mundo e reconhecidamente é um dos países de maior diversidade biológica (Prance 1987). A alta biodiversidade exibida pelas florestas tropicais levou os ecólogos a tentarem responder à seguinte questão: Como tantas espécies coexistem em escalas espaciais tão pequenas? Além de sua importância em função da elevada diversidade e endemismo, as florestas tropicais vêm sendo reconhecidas como importantes biomas pelo papel que exercem no ciclo global do carbono (Dixon *et al.* 1994), pois atuam modulando as trocas entre a atmosfera e os sistemas terrestres. Porém, mesmo considerado o país da megabiodiversidade, somente 2,78% do território brasileiro encontram-se protegidos por Unidades de Conservação de proteção integral (IBAMA 2005).

A Floresta Atlântica originalmente cobria uma área de aproximadamente 1.100.000 km² (Siqueira 1994), estendendo-se do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul. Atualmente, levantamentos mostram que restam apenas 7,6% de sua cobertura original (SOS Mata Atlântica 1993), sendo considerada um *hotspot* de biodiversidade (Myers *et al.* 2000), que em alguns locais é superior à observada em trechos da floresta amazônica (Silva & Leitão Filho 1982, Martins 1989, Brown Jr. & Brown 1992). O estado de São Paulo apresentava cerca de 82% de sua área coberta por florestas (Victor 1977), genericamente chamadas de Mata Atlântica *sensu lato* (Joly *et al.* 1999), mas dados recentes (Kronka *et al.* 2003) mostraram que restam apenas 12% dessa

cobertura florestal, sendo os fragmentos remanescentes de diversos tamanhos e apresentando diferentes situações de conservação.

Nos últimos anos, acumulou-se alguma informação sobre a composição florística e a estrutura do estrato arbóreo dos remanescentes florestais (Oliveira Filho & Fontes 2000). Essas informações, aliadas à dados sobre a riqueza, diversidade e distribuição das espécies em relação a variáveis ambientais, possibilitaram a formulação de teorias sobre os padrões envolvidos na organização dessas comunidades vegetais e suas relações com o hábitat. Entretanto o conhecimento atualmente disponível ainda não torna possível ultrapassar o nível de hipóteses e suposições sobre os mecanismos envolvidos na determinação e manutenção de sua altíssima biodiversidade e dos processos que regulam seu funcionamento. A perda da biodiversidade tornou-se uma grande preocupação ambiental, social e política e o conhecimento dos promotores e mantenedores dessa biodiversidade é de grande interesse prático na conservação e no manejo tanto de ecossistemas naturais quanto antropizados.

Heterogeneidade ambiental

Heterogeneidade ambiental se refere à distribuição não uniforme dos recursos ou condições ambientais bióticas e abióticas no ambiente natural que cerca um organismo (Stuefer 1996). Tem havido crescente interesse no significado da heterogeneidade ambiental em pequena escala para a ecologia das espécies vegetais. A ação conjunta de fatores abióticos (propriedades físicas e químicas do solo, microtopografia e microclima) e fatores bióticos (produtores, consumidores, decompositores, mutualistas, parasitas e patógenos) produz um meio ambiente heterogêneo, e as diferentes fontes da heterogeneidade interagem num processo dinâmico de formação do ambiente (Hutchings *et al.* 2000). Esta heterogeneidade ambiental pode ser representada de diversas maneiras, e as variações ocorrentes no relevo, por terem relação com a

disponibilidade de água e com o processo de origem e formação do solo, parecem exercer maior influência.

A importância da heterogeneidade ambiental no controle da biodiversidade é amplamente reconhecida na teoria ecológica (Huston 1999; Rosenzweig 1995), e seus efeitos têm sido demonstrado tanto em estudos de simulação (Palmer 1992) como em estudos empíricos (Vivian-Smith 1997; Williams *et al.* 2002; Lundholm & Larson 2003). A heterogeneidade ambiental fornece a base para a partilha de recursos e a coexistência de espécies competidoras (Ricklefs 1977). Rosenzweig (1995) e Hutchings *et al.* (2000) fizeram uma associação da heterogeneidade ambiental com uma maior probabilidade de nichos ecológicos. Wilson (2000) registrou que há uma significativa correspondência entre a heterogeneidade ambiental e a biodiversidade. A heterogeneidade geralmente incrementa as distintas formas de diversidade biológica, enquanto os organismos também produzem novas formas de heterogeneidades, criando novas possibilidades de interações positivas entre a heterogeneidade e a biodiversidade (Fowler 1990). Entretanto, esta heterogeneidade é notoriamente difícil de medir, e as hipóteses tratando das relações entre heterogeneidade ambiental e riqueza de espécies são oriundas de considerações teóricas ou de estudos de simulação e raramente são testadas com dados reais de campo, principalmente em escalas locais (Dufour *et al.* 2006).

Heterogeneidade ambiental e biomassa

O papel que as florestas tropicais exercem no ciclo global do carbono e suas respostas às mudanças climáticas se tornaram um dos tópicos centrais na ecologia (Lugo & Brown 1986; Phillips *et al.* 1998; Houghton *et al.* 2001; Chambers *et al.* 2001; Grace 2004), porém ainda há incerteza sobre sua contribuição para o ciclo global do carbono. Desde a publicação do trabalho de Grace *et al.* (1995), que sugeriu que a floresta amazônica poderia estar acumulando cerca de 1

tonelada de carbono por hectare por ano, iniciou-se um intenso debate na literatura científica para avaliar se as florestas tropicais atuam como fonte ou sumidouro do carbono da atmosfera. Publicações subseqüentes mostraram que, dependendo de região geográfica e da técnica de medição utilizada, parcelas da floresta poderiam ser tanto sumidouro quanto fonte do carbono da atmosfera (Saleska *et al.* 2003) e que a variabilidade espacial desses processos é de alta complexidade (Rocha *et al.* 2003; Goulden *et al.* 2004).

Vários trabalhos vêm sendo desenvolvidos na tentativa de ajustar equações e estimar corretamente os estoques de carbono mantidos pelas florestas tropicais, porém poucos tentam entender o papel que as variáveis ambientais físicas exercem sobre a estrutura e o funcionamento dessas florestas e sobre a configuração espacial desses estoques de carbono. Em escala continental, a dinâmica do ciclo do carbono varia com o regime climático e a geografia (Vetter & Botosso 1989; Clark & Clark 1994; Malhi *et al.* 2002). A variação de fatores ambientais, como topografia, hidrologia e características edáficas (e.g., disponibilidade de água e nutrientes do solo), podem também complicar as tentativas de generalizar conclusões sobre a distribuição da biomassa sobre o solo (AGB) em escalas locais ou regionais (Clark & Clark 2000).

Heterogeneidade ambiental e diversidade de espécies

Os padrões de riqueza de espécies podem ser consequência de diversos processos que atuam em diferentes escalas de espaço e tempo (Schluter & Ricklefs 1993). O papel da biodiversidade no funcionamento dos ecossistemas, apesar de ter recebido um crescente tratamento teórico (Tilman 1988, Grime 2001, Callaway *et al.* 2002, Naeem 2003), ainda não é claro em relação a outros componentes do ecossistema. A impressionante diversidade exibida por algumas comunidades arbóreas de florestas tropicais levantou a questão sobre os mecanismos de coexistência que atuam na organização e montagem desses ecossistemas megadiversos.

Algumas teorias atribuem a coexistência de espécies puramente ao acaso, e postulam que a composição da comunidade seria o resultado de combinações casuais geradas pela competição entre espécies ecologicamente equivalentes (Hubbel 1997; 2001). Por outro lado, a detecção de alguns padrões de diversidade associados a gradientes ambientais indica que a composição das comunidades arbóreas seria regulada por um grupo de fatores que desempenham diferentes papéis na sua organização. Daí surgiram teorias que postulam que as espécies exibem preferências por habitats e que cada espécie ocupa exclusivamente seu nicho específico no seu ambiente. Entre aqueles fatores estariam a heterogeneidade física apresentada pelo ambiente e as características intrínsecas das espécies envolvidas (Leigh 1999, Wright 2002, Leigh *et al.* 2004).

De acordo com o modelo de montagem por nichos, a coexistência de muitas espécies em finas escalas locais seria favorecida pela heterogeneidade ambiental, pois diferentes espécies exibiriam diferentes preferências por habitat (Leigh 1999, Wright 2002), e a ocorrência de cada espécie na comunidade estaria condicionada pelo seu nicho específico, de modo que ambientes heterogêneos permitiriam a co-ocorrência de um número maior de espécies que ambientes homogêneos. As variáveis relacionadas com a composição da comunidade, quando não relacionadas a distúrbios, são principalmente de ordem edáfica, como fertilidade, pH, conteúdo de fósforo e alumínio, textura e disponibilidade de água. Como elas variam entre áreas relativamente próximas, por exemplo, ao longo de uma encosta ou de um gradiente altitudinal (Furley 1976; Rodrigues *et al.* 1989; Sollins 1998; van den Berg & Oliveira Filho 1999; Martins *et al.* 2003), são influenciadas pela posição no relevo (Oliveira Filho 1994; Oliveira Filho *et al.* 1997).

O desenvolvimento de técnicas numéricas de análise multivariada tem ajudado a estabelecer a associação dos padrões descritos com as variáveis ambientais abióticas (Fischer & Bemerlein 1989). A aplicação dessas técnicas tem mostrado a importância das características

físicas e químicas do solo (Lescure & Boulet 1985; Rodrigues *et al.* 1989; Sabatier *et al.* 1997; Cardoso & Schiavini 2002; Martins *et al.* 2003; Valencia *et al.* 2004), além de outros fatores, na determinação dos padrões de distribuição das espécies (Silva & Shepherd 1986, Salis *et al.* 1995, Torres *et al.* 1997, van den Berg & Oliveira Filho 2000). A importância da disponibilidade de água para as espécies arbóreas pode ser demonstrada pelo número relativamente alto de árvores que perdem suas folhas na estação seca (Morellato 1995; Ortolani *et al.* 1995; Moraes & Prado 1998). Considera-se que essa estratégia aumente o desempenho da planta em ambientes com limitação de água (Taiz & Zeiger 2002; Munne-Bosch & Alegre 2004) e que seja regulada, entre outros fatores, pelo conteúdo de água no solo (Borchert *et al.* 2002, Lobo *et al.* 2003).

As variações microtopográficas apresentadas pelo relevo de uma área criam diferentes situações de umidade e fertilidade do solo nos diferentes micro-habitats presentes em uma floresta situada sobre terrenos montanhosos. Processos erosivos predominam em áreas mais altas ou convexas, ao passo que processos de sedimentação e acúmulo predominariam em áreas mais baixas ou côncavas, tornando-as mais úmidas e ricas em nutrientes. Pode-se considerar que essas variações em escala fina reflitam o gradiente de disponibilidade de água e nutrientes do solo (Aiba *et al.* 2004) e seriam suficientes para criar diferentes micro-habitats e permitir a coexistência de diferentes espécies, mantendo a diversidade da comunidade. Alguns trabalhos já relataram a existência de padrões florísticos e de diversidade com gradientes associados à topografia (Cielo-Filho *et al.* 2007; Oliveira-Filho 1994; Oliveira-Filho *et al.* 1997).

A divisão de nicho entre as espécies e suas diferentes preferências por habitat seriam uma indicação que o modelo de montagem por nichos atuaria sobre a organização dessas comunidades, mas a equivalência ecológica entre as espécies e sua distribuição ao acaso entre sítios com diferentes condições ambientais seriam umas indicações do modelo neutro (Hubbell & Foster 1986; Hubbel 1997; 2001).

Neste sentido, quer seja por sua extraordinária complexidade biológica, quer seja pelo fato de restarem apenas cerca de 7% de sua cobertura original, a Mata Atlântica oferece uma possibilidade ímpar para a realização de pesquisas sobre o funcionamento das florestas tropicais. No caso da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, a alta diversidade de espécies vegetais e as características intrínsecas de cada uma delas, aliadas à grande heterogeneidade do ambiente, adicionam outro patamar de complexidade ao estudo. Desvendar essas interações representaria um salto qualitativo no entendimento do funcionamento desses complexos ecossistemas e do papel que desempenham no ciclo global do carbono (Malhi & Grace 2000).

Este estudo pretende investigar as correlações existentes entre as microvariações do relevo e a estrutura, riqueza e distribuição de espécies arbóreas de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana Atlântica, no Parque Estadual da Serra do Mar, no estado de São Paulo. Analisamos se variáveis bióticas da comunidade arbórea, como densidade, biomassa, riqueza e diversidade, teriam relação com variáveis ambientais microtopográficas, como inclinação, altitude e convexidade.

No capítulo 1, analisamos a relação entre heterogeneidade ambiental e diversidade, para testar as hipóteses: a) microvariações topográficas se correlacionam com a riqueza e diversidade local de espécies arbóreas; e b) sítios côncavos têm maior riqueza de espécies em relação a sítios convexos. Para isso, investigamos se padrões de diversidade estão associados com gradientes ambientais criados por diferentes condições de microrrelevo.

No capítulo 2, investigamos se há correlação entre diferentes microrrelevos (côncavo e convexo) e a distribuição da biomassa, na escala de 1 ha. Admitimos que a disponibilidade de água e nutrientes seria diferente entre estes dois tipos contrastantes de micro-topografia e influenciaria o estabelecimento e desenvolvimento dos indivíduos arbóreos. Propomos testar a hipótese que sítios côncavos possuem mais biomassa que sítios convexos.

No capítulo 3, apresentamos uma descrição fitossociológica da comunidade estudada e alguns comentários sobre a riqueza e diversidade de sua flora nos contextos regionais e continentais. Em anexo ao capítulo 3 segue a descrição de uma nova espécie (*Calyptranthes ubatubana* Sobral & Rochelle), coletada e descrita durante o desenvolvimento deste trabalho.

Referências Bibliográficas

- Aiba, S.; Kitayama, K. & Takyu, M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species of a montane Forest on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology** **174**: 147-161.
- Borchert R., Rivera G. and Hagnauer W. 2002. Modification of vegetation phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica** **34**: 27-39.
- Brown Jr., K.S. & Brown, G.G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: **Tropical deforestation and species extinction** (T.C. Whitmore & J.A. Sayer, eds.). Chapman & Hall, London, p.129-142.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature** **417**: 844-848.
- Cardoso E. and Schiavini I. 2002. Relationship between tree species distribution and topography in a forest gradient in the Panga Ecological Station (Uberlândia, MG). **Brazilian Journal of Botany** **25**: 277-289.
- Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Tribuzy, E.S.; Trumbore, S.E. 2001. Carbon sink for a century. **Nature** **410**: 429.
- Cielo-Filho, R.; Gneri, M.A. & Martins, F.R. 2007. Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. **Plant Ecology** **190**: 189-203.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in Costa Rica tropical rain forest. **Journal of Ecology** **82**: 865–872.

- Clark, D.B. & Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. **Forest Ecology and Management** **137**:185–198.
- Dixon, R.K.; Brown, S.; Houghton, R.A.; Solomon, A.M.; Trexler, M.C. & Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science** **263**: 185-190.
- Dufour, A.; Gadallah, F.; Wagner, H.H.; Guisan, A. & Buttler, A. 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. **Ecography** **29**:573-584.
- Fischer H.S. and Bemerle F.A. 1989. An outline for data analysis in phytosociology: past and present. **Vegetatio** **81**: 17-28.
- Fowler, N.L. 1990. Disordelines in plant communities: comparisons, causes, and consequences. *In*: J.B. Grace & D. Tilman. **Perspectives in Plant Competition**. Academic Press, San Diego. Pp. 291-306.
- Furley, P.A. 1976. Soil-slope-plant relationships in the northern Maya mountains, Belize, Central America. **Journal of Biogeography** **3**: 303-319.
- Gentry, A. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **75**: 1-34.
- Gentry, A. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forest. **Proceedings of the National Academy of Science USA** **85**: 156-159.
- Goulden, M.L., Miller, S.D., Rocha, H.R., Menton, M.C. & Freitas, H.C. 2004. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. **Ecological Applications** **14**: S42-S54.
- Grace, J. 2004. Understanding and managing the global carbon cycle. **Journal of Ecology** **92**:189-202.

- Grace, J; Lloyd, J; McIntyre, J; Miranda, AC; Meir, P; Miranda, HS; Nobre, C; Moncrieff, J; Massheder, J; Malhi, Y; Wright, I; Gash, J. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in Southwest Amazonia, 1992 to 1993. **Science** **270**:778-780.
- Grime, J.P. 2001. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. 2nd ed. John Wiley, New York.
- Houghton, R.A.; Lawrence, K.L.; Hackler, J.L.; Brown, S. 2001. The spatial distribution of Forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. **Global Change Biology** **7**:731–746.
- Hubbell, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. **Coral Reefs** **16**: (Suppl.), S9–S21.
- Hubbell, S.P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1986. Biology, chance, and history of tropical rain forest tree communities. *In*: J. Diamond & T.J. Case (Eds.) **Community Ecology**. Harper and Row Publishers, New York, pp. 314-329.
- Huston, M.A 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. **Oikos** **86**: 393-401.
- Hutchings, M.J.; John, E. & Stewart, A.J.A. 2000. **The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity**. Cambridge University Press. 433 p.
- IBAMA. 2005. <http://www.ibama.gov.br> accessed in 19/04/2005.
- Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Klink, C.A., McGrath, D.G., Moreira, A. G, Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A. A., Pott, A., Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura** **51**(5/6): 331-348.

- Kronka, F.J.N., Nalon, M.A., Matsukuma, C.K., Pavão, M., Ywane, M.S.S., Kanashiro, M.M., Lima, L.M.P.R., Pires, A.S., Shida, C.N., Fukuda, J.C., Guillaumon, J.R., Barbosa, O., Barradas, A.M.F., Borgo, S.C., Monteiro, C.H.B., Pontinhas, A.A.S., Andrade, G.G., Joly, C.A., Couto, H.T.Z. & Baitello, J.B. 2003. O verde em São Paulo. **Pesquisa FAPESP** **91**:48-53 + Mapa Suplemento.
- Leigh, E.G. Jr. 1999. **Tropical Forest Ecology**: A View from Barro Colorado Island. Oxford University Press, New York.
- Leigh E.G. Jr., Davidar P., Dick C.W., Puyravaud J-P., Terborgh J., Steege H. ter, and Wright S.J. 2004. Why do some Tropical Forests have so many species of trees? **Biotropica** **36**: 447-473.
- Lescure P.J. and Boulet R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. **Biotropica** **17**: 155-164.
- Lobo J.A., Quesada M., Stoner K.E., Fuchs E.J., Herrerías-Diego Y., Rojas J. and Saborío G. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. **American Journal of Botany** **90**: 1054-1063
- Lugo, A.E. & Brown, S. 1986. Steady state ecosystems and the global carbon cycle. **Vegetatio** **68**:83–90.
- Lundholm, J.T. & Larson, D.W. 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. **Ecography** **26**: 715-722.
- Malhi, Y. & Grace, J. 2000. Tropical forests and carbon dioxide. **Trends in Ecology and Evolution** **15**:332–337.
- Malhi, Y.; Phillips, O.L.; Lloyd, J.; Baker, T.; Wright, J.; Almeida S.; Arroyo, L.; Frederiksen, T.; Grace, J.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, W.F.; Leão, C.; Lewis, S.; Meir, P.; Monteagudo, A.; Neill, D.; Nuñez Vargas, P.; Panfil, S.N.; Patiño, S.; Pitman, N.; Quesada,

- C.A.; Rudas-Ll, A.; Salomão, R.; Saleska, S.; Silva, N.; Silveira, M.; Sombroek, W.G.; Valencia, R.; Vásquez Martinez, R.; Vieira, I.G.C. & Vinceti, B. 2002. An international network to monitor the structure, composition, and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). **Journal of Vegetation Science** **13**: 439–450.
- Martins, F.R. 1989. Fitossociologia de florestas do Brasil: um histórico bibliográfico. **Pesquisa série Botânica** **40**: 105-161.
- Martins S.V., Silva N.R.S., Souza A.P. de and Meira-Neto J.A.A. 2003. Distribuição de espécies arbóreas em um gradiente topográfico de floresta estacional semidecídua em Viçosa, MG. **Scientia Forestalis** **64**: 172-181.
- Moraes J.A.P.V. and Prado C.H.B.A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. *In*: Scarano, F.R. and Franco, A.C. (Eds). **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics**. Série Oecologia Brasiliensis 4, Rio de Janeiro. pp. 45-63.
- Morellato P.C., 1995. As estações do ano na floresta. *In*: Leitão-Filho H.F. and Morellato P.C. (eds), **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana**: Reserva de Santa Genebra. Editora da Universidade de Campinas, Campinas. pp. 37-41.
- Munné-Bosch S. and Alegre L. 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. **Functional Plant Biology** **31**: 203-216.
- Myers, N., Mittermeier, R.A, Mittermeier, C.G., Fonseca, G. A B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**: 852-858.
- Naeem, S. 2003. Models of ecosystem reliability and their implications for the question of expendability. *In*: Kareiva, P. & Levin, S. A. (eds.). **The importance of species: perspectives on expendability and triage**. Princeton: Princeton University Press, 109-139.

- Oliveira-Filho A.T. 1994. Effects of soil and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **10**: 483-508.
- Oliveira-Filho A.T., Curi N., Vilela E.A. and Carvalho D.A. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. **Flora** **192**: 47-64.
- Oliveira Filho, A T. & Fontes, M.A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica** **32**(4b): 793-810.
- Ortolani A.A., Camargo M.B.P. & Pedro-Junior M.J. 1995. Normais climatológicas dos postos meteorológicos do Instituto Agronômico: 1. Centro Experimental de Campinas. Instituto Agronômico de Campinas, Campinas.
- Palmer, M.W. 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. **The American Naturalist** **139**: 375-397.
- Parsons, R. & Cameron, D. 1974. Maximum plant species diversity in terrestrial communities. **Biotropica** **6**: 202-203.
- Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Higuchi, N.; Laurance, W.F.; Nunez, P.V.; Vásquez, R.M.; Laurance, S.G.; Ferreira, L.V.; Stern, M.; Brown, S. & Grace, J. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science** **282**:439–442.
- Prance, G.T. 1987. Biogeography of neotropical plants. *In*: Whitmore, T.C. & Prance, G.T. (eds.). **Biogeography and quaternary history in tropical America**. Claredon Press, Oxford, p.175-196.
- Richards, P.W. 1969. Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. **Biological Journal of the Linnean Society** **1**: 149-53.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species richness: a hypothesis. **The American Naturalist** **111**: 376-381.

- Rocha, H.R., Goulden, M.L., Miller, S.D, Menton, M.C., Pinto, L.D.V.O., Freitas, H.C. & Figueira, A.M.S. 2003. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. **Ecological Applications** **14**(4) Suppl.: S22-S32.
- Rodrigues R.R., Morellato L.P.C., Joly C.A. and Leitão Filho H.F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico de um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiaí, SP. **Brazilian Journal of Botany** **12**: 71-84.
- Rosenzweig, M.L. 1995. **Species diversity in space and time**. Cambridge University Press.
- Sabatier D.; Grimald, M.; Prévost, M.F.; Guillaume, J.; Godron, M.; Dosso, M. & Curmi, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. **Plant Ecology** **131**: 81-108.
- Saleska, S.R.; Miller, S.D.; Matross, D.M.; Goulden, M.L.; Wofsy, S.C.; da Rocha, H.R.; de Camargo, P.B.; Crill, P.; Daube, B.C.; de Freitas, H.C.; Huttyra, L.; Keller, M.; Kirchoff, V.; Menton, M.; Munger, W.; Pyle, E.H.; Ricee, A.H.; Silva, H. 2003. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science** **302**: 1554–1557.
- Salis, S.M., Shepherd, G.J. & Joly, C.A. 1995. Floristic comparison between mesophytic forests of the interior of the state of São Paulo, S.E. Brazil. **Vegetatio** **119**:155-164.
- Schluter, D. & Ricklefs, R.E. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. *In: Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (R.E. Ricklefs & D. Schluter, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.1-10.
- Silva, A. F. & Leitão Filho, H.F. 1982. Composição forística e estrutura de um trecho de Mata Atlântica de encosta no município de Ubatuba (São Paulo – Brasil). **Revista brasileira de Botânica** **5**: 43-52.

- Silva A.F. & Shepherd, G.J. 1986. Comparações florísticas entre algumas matas brasileiras utilizando análise de agrupamento. **Brazilian Journal of Botany** **9**: 81-86.
- Siqueira, M.F. 1994. **Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários**. (Tese de Mestrado). Instituto de Biologia – UNICAMP, Campinas.
- Sollins P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology** **79**: 23-30.
- SOS Mata Atlântica. 1993. **Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990**. São Paulo. Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- Stuefer, J.F.; de Kroon, H. & During, H.J. 1996. Exploitation of Environmental Heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. **Functional Ecology** **10(3)**: 328-334.
- Taiz L. and Zeiger E. 2002. **Plant Physiology**. 3rd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Tilman, D. 1988. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton University Press, Princeton.
- Torres R.B., Martins F.R. and Kinoshita L.S. 1997. Climate, soil and tree flora relationships in forests in the state of São Paulo, Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Botany** **20**: 41-49.
- Valencia, R.; Foster, R.B.; Villa, G.; Condit, R.; Svenning, J-C.; Hernández, C.; Romoleroux, K.; Losos, E.; Magård, E. & Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. **Journal of Ecology** **92**: 214-229.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within na área of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. **Flora** **194**: 249-266.

- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. **Brazilian Journal of Botany** **23**: 231-253.
- Vetter, R.E.; Botosso, P.C. 1989. El Niño may affect growth behavior of Amazonian tree. **GeoJournal** **19**: 419–421.
- Victor, M. A. M. 1977. **A Devastação Florestal**. São Paulo, UNIPRESS, Sociedade Brasileira de Silvicultura.
- Vivian-Smith, G. 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity un experimental wetland communities. **Journal of Ecology** **85**: 71-82.
- Whitmore, T.C., Peralta, R. & Brown, K. 1985. Total species count in a Costa Rican tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology** **1**: 375-378.
- Williams, S.E.; Marsh, H. & Winter, J. 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. **Ecology** **83**: 1317-1329.
- Wilson, S.D. 2000. Heterogeneity, diversity, and scale in plant communities. *In*: M.J. Hutchings; E. John & A.J.A. Stewart. **The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity**. Cambridge University Press. Pp. 53-69.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** **130**: 1-14.

CAPÍTULO 1

Environmental heterogeneity, diversity, and tree community assembly in a stand of the Brazilian Atlantic Rainforest

André Luis Casarin Rochelle ¹, Roque Cielo-Filho ², Fernando Roberto Martins ³

1. Plant Biology Graduate Program, Institute of Biology, P.O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.
2. Section of Timber and Forest Products, D. Bento Pickel Herbarium (SPSF), P.O. Box 1322, Forest Institute, 01059-970 São Paulo SP, Brazil
3. Department of Botany, Institute of Biology, P.O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

Summary

1 We investigated the relationship of fine-scale micro-topographic heterogeneity with tree species diversity in 1-ha of Atlantic rainforest at SE Brazil. We tested the hypotheses: (a) concave sites exhibit higher tree species diversity than convex sites and (b) tree species diversity increase with small-scale microtopographic heterogeneity.

2 We tagged, mapped and identified all the trees ($DBH \geq 4.8$ cm) in 100 contiguous 10 x 10 m plots. We measured the slope inclination and calculated the index of convexity (IC) that is considered to reflect the gradient of soil water and nutrient availability because erosive processes predominate in convex areas, implying in drier and less fertile micro-sites, whereas accumulation processes prevail in concave areas, producing moister and more fertile micro-sites. These fine-scale variations would create different micro-habitats and allow the coexistence of several species, thus yielding high diversity.

3 We sampled 1881 trees of 206 species ($H' = 4.48 \text{ nats.ind}^{-1}$) in the 51 convex and 49 concave plots. Soil in concave sites was significantly moister than in convex sites. The convex plots harbor significantly more individuals and species than the concave plots. Diversity had no correlation with slope angle or micro-topographic heterogeneity. The results contradicted our hypotheses and other author's findings that diversity is negatively correlated with higher positions on slope.

4 We argue that in forests with abundant rainfall and without a dry season, water would not act as a limiting factor because it is abundant all over the year and topographic situations. Actually, the greater soil water content found in the concave sites could restrain the establishment of some species. This pattern could also be the outcome of several microclimatic conditions imposed by the contrasting microtopography, such as sunlight exposure, ground and air temperature and evaporation, and litter and organic matter accumulation and decomposition rates. These factors could act as environmental filters and affects species germination and establishment.

5 Our results showed that environmental heterogeneity does not always increase tree species diversity and that species do have differential habitat tolerances. Floristic and diversity patterns associated with environmental gradients can be viewed as an evidence of niche assembly processes in tropical tree communities.

Keywords: diversity, environmental filters, environmental heterogeneity, neutral theory, niche-assembly model, micro-relief.

Resumo

1 Investigamos a relação entre heterogeneidade microtopográfica e diversidade de espécies arbóreas em escala fina em 1 ha de Floresta Atlântica no litoral norte do estado de São Paulo. Testamos as hipóteses: (a) micro-habitats côncavos exibem maior diversidade de árvores que micro-habitats convexos e (b) a diversidade de espécies arbóreas aumenta com o aumento da heterogeneidade micro-topográfica.

2 Nós etiquetamos, mapeamos e identificamos todas as árvores ($PAP \geq 15$ cm) em 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m. Nós medimos a inclinação e calculamos o índice de convexidade (IC) para cada parcela. O IC reflete o gradiente de disponibilidade de água e nutrientes no solo, porque processos erosivos predominam em áreas convexas, tornando-as ambientes mais secos enquanto nas áreas côncavas predominariam processos de sedimentação e acúmulo de água, nutrientes. Estas variações em pequena escala seriam suficientes para criar diferentes micro-habitats e permitir a coexistência de muitas espécies mantendo a diversidade da comunidade.

3 Encontramos 1881 árvores de 206 espécies, 102 gêneros e 48 famílias ($H' = 4,48 \text{ nats.ind}^{-1}$) em 51 parcelas convexas e 49 côncavas. O solo das parcelas côncavas se mostrou significativamente mais úmido do que nas convexas, validando nossa premissa. As parcelas convexas possuem mais indivíduos e espécies que as parcelas côncavas. A diversidade não mostrou nenhuma correlação com a inclinação do terreno e com heterogeneidade microtopográfica. Os resultados contrariaram nossa hipótese, que esperava uma correlação negativa entre riqueza e convexidade e os resultados de outros autores que diversidade é negativamente correlacionada com posições mais altas da encosta.

4 Argumentamos que para florestas localizadas em áreas de alta pluviosidade e sem estação seca, o teor de água no solo nunca atua como fator limitante para o estabelecimento das espécies porque é um recurso abundante ao longo de todo o ano e em todas as posições topográficas. Na verdade, o alto teor de água estaria atuando como fator limitante para o estabelecimento de algumas espécies. Este padrão também poderia ser o resultado de várias contrarrestantes condições microclimáticas imposta pelas diferentes microtopografias, tais como período de exposição à luz, temperatura e evaporação do solo e do ar e taxas de acúmulo e decomposição de serrapilheira e matéria orgânica. Estes fatores poderiam atuar como filtros ambientais e afetar a germinação e o estabelecimento de muitos indivíduos e espécies.

5 Nossos resultados mostram que heterogeneidade ambiental nem sempre aumenta a diversidade de espécies arbóreas e que as espécies exibem diferentes tolerâncias e preferências por habitat. Padrões de diversidade florística associados com gradientes ambientais podem ser vistos como evidência de processos de montagem por nichos em comunidades arbóreas tropicais.

palavras-chave: diversidade arbórea, filtros ambientais, heterogeneidade ambiental, teoria neutra, modelo de montagem por nichos, micro-relevo

Introduction

Neotropical forests are among the most species-rich ecosystems on earth (Richards, 1969; Parsons & Cameron, 1974; Whitmore *et al.*, 1985; Gentry 1988a,b; Myers *et al.* 2000). The Brazilian Atlantic Rainforests are a good example of this high diversity, some areas exhibiting more than 200 species in a single hectare (this study). The high diversity exhibited by tropical forests has led researchers to try to answer – how can so many species coexist on such fine-scales? Originally the Atlantic forests had an area of 1.100.000 km² covering a variable-width belt along almost the entire Brazilian coast and stretching variably westward to the hinterland, but presently they are reduced to 7,6% of their original area (SOS Mata Atlântica 1993) and are considered one of the world's hotspots for biodiversity conservation (Myers *et al.* 2000). These forests present two distinct blocks, a hygrophylous block close to the ocean, with yearly rainfall greater than 2000 mm and without dry season, and a mesophyllous block in the hinterlands, with yearly rainfall about 1400 mm and a variable dry season (Torres *et al.* 1997).

Over the last years, information on the structure and floristic composition of the Brazilian Atlantic forests have been accumulated (Oliveira Filho & Fontes 2000). These data have led to the development of some theories and hypotheses about the factors involved in the assembly, organization and functioning of Atlantic tree communities and their relationships with habitat. However, the present knowledge does not allow us to go beyond suppositions on the mechanisms underlying the generation and maintenance of the high biodiversity of Atlantic forests (Silva & Leitão Filho 1982, Martins 1989, Brown Jr. & Brown 1992).

In the attempts to explain species coexistence in mega-diverse ecosystems, a lack of conspicuous patterns was sometimes observed, thus giving rise to the neutral theory, which postulates that species coexistence and distribution are the result of nothing but chance, and that community composition would be the fortuitous result of ecologically equivalent species

competition (Hubbel 1997, 2001; Hubbel & Foster 1986). On the other hand, the detection of some diversity patterns associated with environmental gradients has indicated that community composition would be regulated by a set of factors that play different roles in the assembly of communities, thus giving rise to the niche assembly model. According to this model, different species exhibit different habitat preferences, so their coexistence would be favored by environmental heterogeneity (Leigh 1999; Wright 2002).

The patterns of species richness and the multi-species coexistence phenomenon, if not purely attributed to chance, are consequence of several factors and processes acting at different scales of space and time (Schluter & Ricklefs 1993). Among the factors involved in the community assembly, environmental heterogeneity and associated species trade-offs (Leigh 1999, Wright 2002, Leigh *et al.* 2004) seem to play important roles in the regulation of the species distribution in space. Environmental heterogeneity provides the basis for resource partitioning and coexistence of competing species (Ricklefs 1977), and increased environmental heterogeneity is often associated with increased species diversity (MacArthur & MacArthur 1961; Tilman 1982; Huston 1994). Wilson (2000) also reported the existence of a significant correspondence between environmental heterogeneity and biodiversity.

Facilitation of coexistence in heterogeneous environments is usually credited to a greater probability of ecological niches (Hutchings *et al.* 2000; Rosenzweig 1995), and it has been demonstrated in many two-species systems (Horn & MacArthur 1972; Kareiva 1987; Pacala *et al.* 1990), but rarely have these demonstrations been extended to more complex communities or studies in the field (Fitter 1982; Grime *et al.* 1987; Tilman 1994). Although difficult to measure, there are several ways to represent environmental heterogeneity. Micro-topographic variations of the relief appear to have strong influence on the environmental heterogeneity because they are related to the process of soil origin and soil water and nutrient availability. Variables associated

with the community composition and structure are mainly related to soil, such as fertility, pH, aluminum and phosphorous contents, texture and water availability (i.e., moisture). These attributes vary among relatively close areas, for example, in a slope (Furley 1976; Rodrigues *et al.* 1989; Sollins 1998; van den Berg & Oliveira Filho 1999; Martins *et al.* 2003), and they are influenced by their spatial position on the relief (Oliveira Filho 1994; Oliveira Filho *et al.* 1997).

The development of multivariate analysis tools represented a large step towards the assessment of the association between the described community patterns with abiotic environmental variables (Fischer & Bemberlein 1989). The application of these techniques has shown the importance of soil physical and chemical properties (Lescure & Boulet 1985; Rodrigues *et al.* 1989; Sabatier *et al.* 1997; Cardoso & Schiavini 2002; Martins *et al.* 2003; Valencia *et al.* 2004) to species distribution patterns (Silva & Shepherd 1986, Salis *et al.* 1995, Torres *et al.* 1997, van den Berg & Oliveira Filho 2000).

The importance of soil water availability to tree species ecology is demonstrated by the relatively great number of trees that lose their leaves during the dry season (Morellato 1995; Ortolani *et al.* 1995; Moraes & Prado 1998). This strategy is thought to enhance plant fitness in water-limiting environments (Taiz & Zeiger 2002; Munne-Bosch & Alegre 2004) and appears to be regulated by soil water availability (Borchert *et al.* 2002, Lobo *et al.* 2003). Fine-scale topographic variations induces differences of soil water and nutrient availability and create distinct micro-habitats because erosive processes prevail in higher and convex areas, whereas accumulation processes prevail in concave and lower areas, turning them into moister and more fertile micro-habitats. These fine-scale variations reflect the water and nutrient soil gradient (Aiba *et al.* 2004) and permit the coexistence of several species, thus maintaining the community diversity. Some papers have reported the existence of floristic and diversity patterns associated

with topographic position (Cielo-Filho *et al.* 2007; Oliveira-Filho 1994; Oliveira-Filho *et al.* 1997).

The existence of niche partitioning among species with preference to particular habitats is an indication of the niche assembly model of community, whereas their random distribution among different habitats would support the neutral model (Hubbell & Foster 1986; Hubbell 1997; 2001). Due to their amazing biological complexity, the Atlantic forests offer a possibility for a qualitative step on the knowledge of tropical forests functioning. In this study we investigated the relationship between fine-scale micro-topographic heterogeneity and tree species diversity as well as the diversity patterns associated with environmental gradients created by contrasting topographic positions within a 1-ha plot of Dense Ombrophillous forest in southeastern Brazilian coast. Our goal was to test the hypotheses that (a) concave micro-sites exhibit higher species richness than convex micro-sites and (b) tree species richness and density increase with small-scale micro-topographic heterogeneity.

Materials and methods

The study was conducted in an undisturbed Atlantic forest area at the State Park of Serra do Mar, the largest continuous fragment of Atlantic Forest in Brazil (315.000 ha), located in the north coast of São Paulo state, in the municipality of Ubatuba (Fig. 1). The regional climate is classified as Af according to Köppen (1948) classification: rainy tropical climate without dry season (lowest precipitation of 87 mm in June). The average temperature is 21.9°C and the average annual rainfall is 2624 mm. The forest is classified as Submontane Dense Ombrophilous Forest (Veloso *et al.* 1991), one of the many forest physiognomies of the Atlantic Forest.

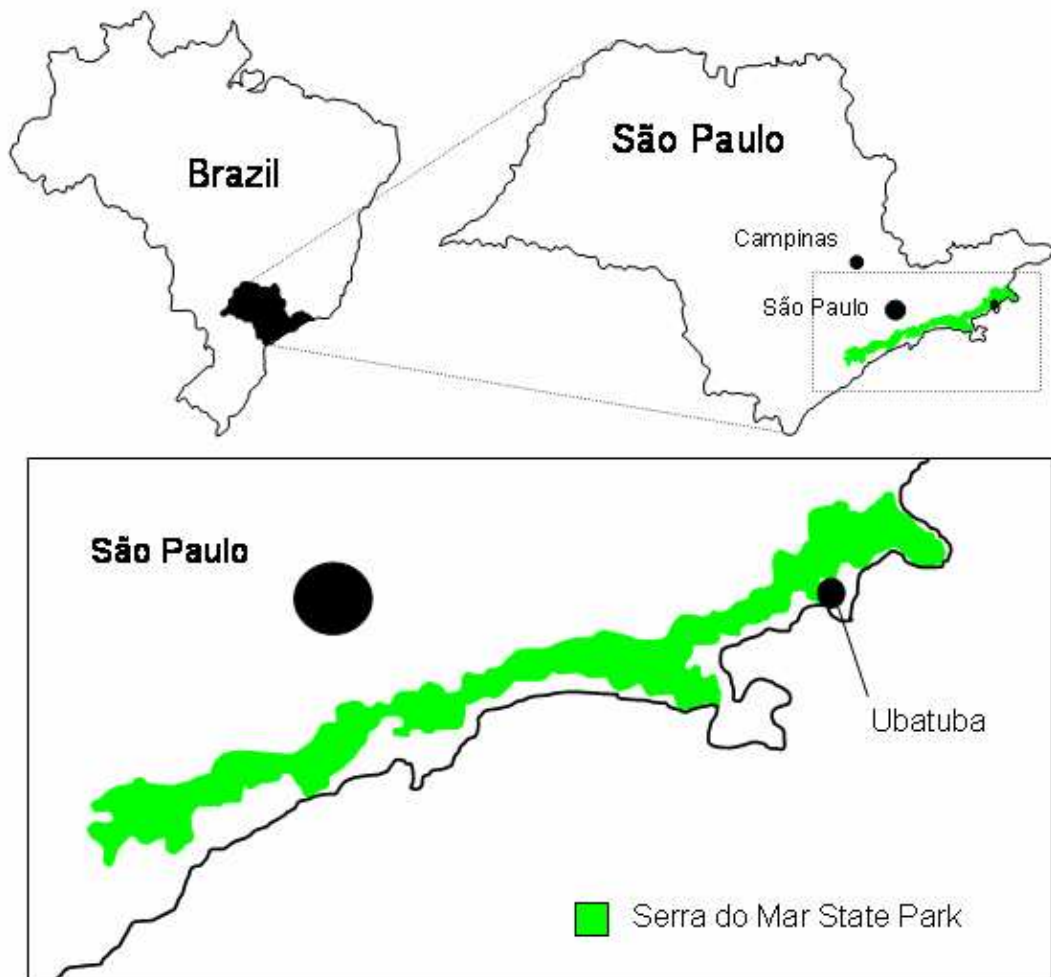


Fig. 1. Location of the State Park of Serra do Mar and Ubatuba municipality in São Paulo State, SE Brazil.

The sampling area (S 23° 21' 59.8"– W 45° 05' 02.8") was established on a slope between 348 e 394 m.a.s.l., and consisted of a grid of 100 contiguous 10 x 10 m plots (1 ha), surveyed with a geodesic theodolite (Fig. 2). We recorded all trees with trunk girth at breast height (DBH) equal to or larger than 15 cm and measured their DBH and height. We used an 18 m telescopic ruler to measure the heights.

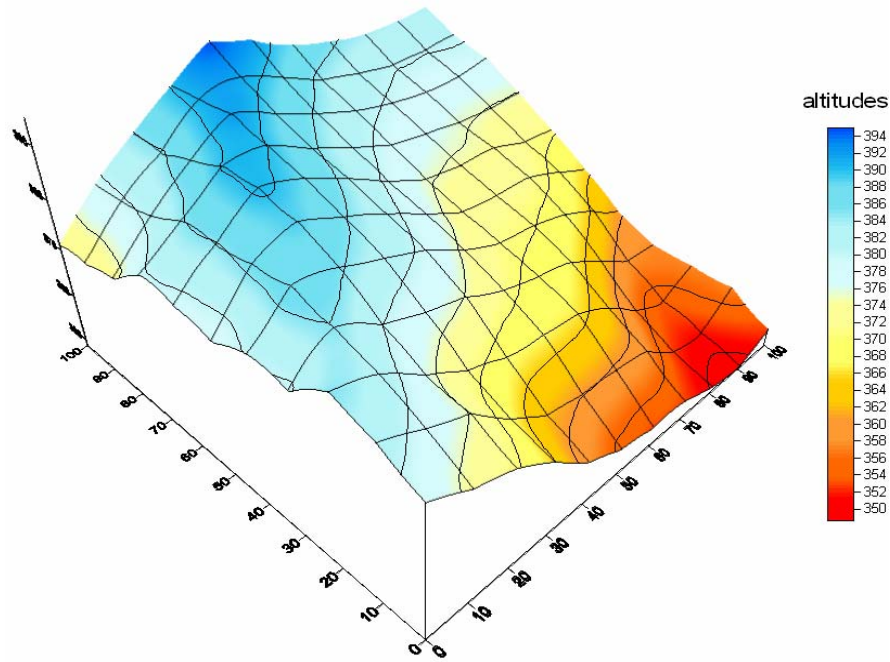


Fig. 2. Topographic digital model of the sampled area.

We represented microtopography by two variables: inclination (slope angle) and convexity. We measured the altitude of each plot corner with a geodesic theodolite and the inclination with a clinometer (Abney level). Convexity was measured with the Yamakura *et al.* (1995) Index of Convexity (IC), defined as the altitude of the focal plot minus the altitude of the outer quadrat (30 x 30 m) that include the focal plot at its centre. The mean altitude of the focal plot is defined as the mean of the altitudes measured at its four corners. The altitude of the outer quadrat is defined as the mean of the altitudes measured in the 12 corners of the eight neighbor plots excluding the four corners shared with the focal plot. We conducted an additional land survey of the surroundings of the sampling area to enable the calculation of IC for the bordering plots. A positive IC represents a convex plot, whereas a negative IC represents a concave plot, in relation to the neighbor plots. Expressed in this way, IC is considered to reflect the gradient of

soil water and nutrient availability (Aiba *et al.* 2004), because erosive processes predominate in convex sites, which are hence drier and less fertile, whereas accumulation processes prevail in concave sites, which are hence moister and more fertile. We assumed that these fine-scale variations would be enough to create different micro-habitats and permit the coexistence of several species, thus maintaining the community diversity.

In the attempt to validate this premise we assessed the soil water content in the two contrasting (concave and convex) types of micro-relief and performed gravimetric measurements (Brower *et al.* 1994). We collected soil between 0 and 10 cm depth from the five plots with the highest and the five plots with the lowest values of the convexity index. In the laboratory we weighted the soil samples, then let them dry for 48 hours at 105 °C and weighted them again. The difference between the first and the second weights reflects the evaporated soil water content.

Statistical analysis

To analyze the correlation between microtopography and diversity we used Fitopac v. 1.6 (Shepherd 1996), and Ecosim (Gotelli & Entsminger 2000) to calculate the Shannon-Wiener diversity index (H'). Then, we constructed Euclidean distance matrices for richness, diversity (H'), density, IC and inclination and tested their correlation performing simple and partial Mantel tests (Mantel 1967; Manly 1986) using Passage v.1.1 (Rosenberg 2001). We tested the significance of the correlations through randomly permuting rows and columns of the distance matrices (Legendre & Legendre 1998). We tested the correlation of richness (and diversity) with convexity and inclination both with (partial Mantel test) and without (simple Mantel test) the influence of density in order to evaluate whether there was relation between them (and in which direction) and whether tree density was important for this correlation. With the GS+ software (Gamma Design 2004) we used the krigging procedure to model the spatial distribution of the

variables within the study area and cross-semivariograms to assess the spatial dependence between them.

To assess the correlation between environmental heterogeneity and diversity, we hypothesized that, if environmental heterogeneity is reflected by the small-scale micro-topographic variations, then the set of including the two types of micro-relief would hold higher species richness and diversity than each set of micro-relief type considered separately. We tested this hypothesis by adopting two different procedures. In the first procedure, we grouped the one hundred 10 x 10 m plots in larger plots of 20 x 20 m by dividing the entire hectare in 25 plots of 400 m², and for each 20 x 20 m plot we calculated the number of trees and species. In addition, we calculated the IC standard deviation for the 20 x 20 m plots using SYSTAT v. 10.2. This way, we could construct distance matrices of the richness, diversity, tree density and standard deviation of IC in the 20 x 20 m plots. Then, we used simple and partial Mantel tests to evaluate the relation between environmental heterogeneity and species diversity with (partial Mantel test) and without (simple Mantel test) the influence of tree density. In the second procedure, we used EcoSim (Gotelli & Entsminger 2000) to produce rarefaction curves for each sub-community (one constituted by the convex plots, the other by concave plots) and for the total community and compared their species richness and diversity. We applied Hutcheson's test (Magurran 1988) followed by Bonferroni correction (Sokal & Rohlf 1995) to compare the diversity indices of the subcommunities and *t* tests to check if the mean values of species richness and tree density were statistically different between the subcommunities. We expected that the total community, including both micro-relief types (hence higher heterogeneity) would harbor higher species richness and diversity than each set of convex or concave plots considered alone. We also performed a nestedness analysis with Binmatnest software (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006) to assess if our community had nestedness pattern of diversity.

Results

Soil water content

Topsoil from concave plots had in average 2.9 g H₂O/10 g soil (s.d. = 0.68), whereas topsoil from convex plots had in average 2.1 g H₂O/10 g soil (s.d. = 0.26), which were significantly different ($p = 0.04$). These results fulfilled our expectation that concave plots represent moister micro-habitats and convex plots represent drier micro-habitats. The samples exhibited a striking difference in the color. The soil color in the concave plots was dark tending to black, whereas in the convex plots it had orange and light brown tonalities

Microtopography versus Diversity

Forty nine plots had negative IC values (concave) and 51 plots had positive IC values (convex). The IC varied between -3.74 and 4.65, and most of the plots (45) showed values between -1 and 1 (Fig. 3). In the 100 plots, we found 1881 trees of 49 families, 102 genera and 206 species, of which 44 species were represented by only one individual. The Shannon index of diversity for the total community was $H' = 4.48 \text{ nats.individual}^{-1}$, one of the highest values recorded for the region (A.L.C. Rochelle, unpublished). Each plot had mean numbers of 18.81 individuals and 14.49 species.

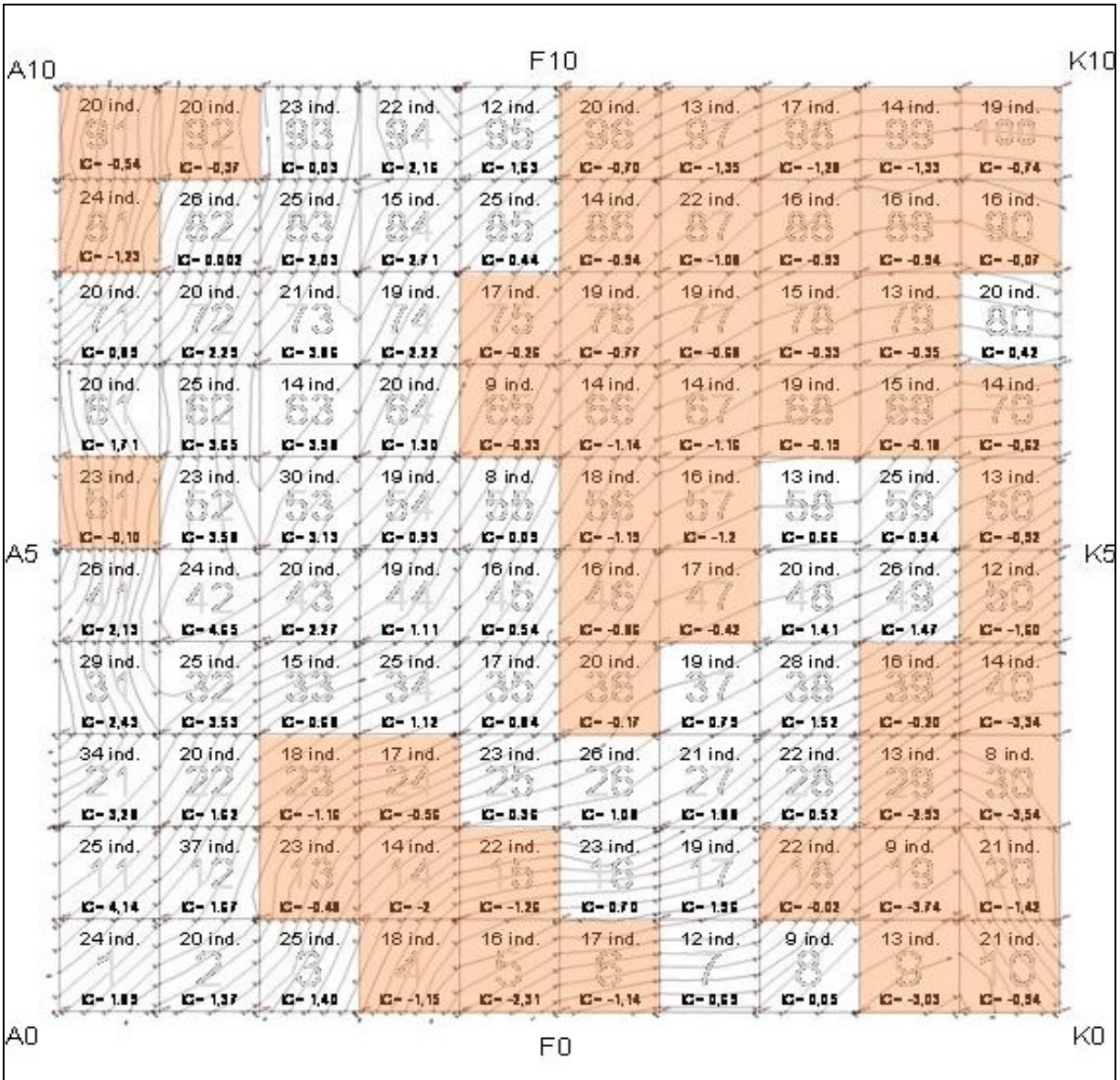


Fig. 3. Topographic map of the sampled area showing the spatial distribution of the two contrasting types of microrelief. The concave plots are red colored.

The subcommunity in the 49 concave plots held 804 trees of 157 species and 44 families. The index of diversity for this subcommunity was $4.21 \text{ nats.individual}^{-1}$ with mean numbers of 16.40 individuals and 12.30 species per plot. The sub-community in the 51 convex plots held 1077 trees of 178 species and 46 families, $H' = 4.48 \text{ nats.individual}^{-1}$ and mean numbers of 21.11 individuals and 16.58 species per plot. Tree density was significantly higher ($p < 0.0001$) in the convex subcommunity ($0.210 \text{ ind/m}^2 - \text{s.e.} = 5.6$) than in concave subcommunity ($0.164 \text{ ind/m}^2 -$

s.e.=3.72) or total community (0.188 ind/m² – s.e.=5.34) (p=0.01). The mean values of richness per plot were significantly higher (p<0.0001) in the convex than in the concave subcommunity or the total community (p=0.005). Hutcheson's test showed that the Shannon diversity index of the convex sub-community did not differ to the index obtained for the total community (H'= 4.48 nats.individual⁻¹), whereas the concave sub-community exhibited a significantly lower (p<0.001) index (H'= 4.21 nats.individual⁻¹) at the Bonferroni's corrected level of significance.

None of the variables showed correlation with inclination, but richness and diversity showed a positive and significant correlation with convexity even when the effect of distance between the sampling units was partialled out. When partialling out for the effect of density, the correlation coefficients were smaller, but still significant, meaning that these correlations were strong, although affected by tree density (Table 1).

Table 1. Results of simple and partial Mantel tests for correlation among variables (richness, diversity, density, altitude, inclination and convexity).

matrix 1	matrix 2	matrix 3 (constant)	correlation	p
richness	convexity	-	0.3117	0.001
richness	convexity	distance	0.2957	0.001
richness	convexity	density	0.1800	0.001
diversity	convexity	-	0.2287	0.001
diversity	convexity	distance	0.2175	0.001
diversity	convexity	density	0.1109	0.02
density	convexity	-	0.2602	0.001
density	convexity	distance	0.2416	0.001
density	convexity	richness	0.0279	0.551
richness	slope angle		0.0673	0.071
richness	slope angle	distance	0.0585	0.167
richness	slope angle	density	0.026	0.509
diversity	slope angle		0.0292	0.229
diversity	slope angle	distance	0.0244	0.573
diversity	slope angle	density	-0.0222	0.622
density	slope angle		0.075	0.083
density	slope angle	distance	0.0561	0.236

Density was positively and significantly correlated with convexity even after controlling for the distance effect. When we used richness as the constant third matrix, no correlation was detected among the variables, indicating that richness had a stronger correlation with convexity than with density (Table 1). These results contradicted our hypothesis of a negative correlation between richness and convexity, because we found that the convex plots held higher richness, diversity and density. Surface maps obtained through krigging provide an easier visualization of the variables spatial configuration within the sample area and they showed that tree density, species richness, and species diversity were higher in the convex plots (Fig. 4), although they were spatially interdependent, as shown by the cross-variogram of the variables (Fig. 5).

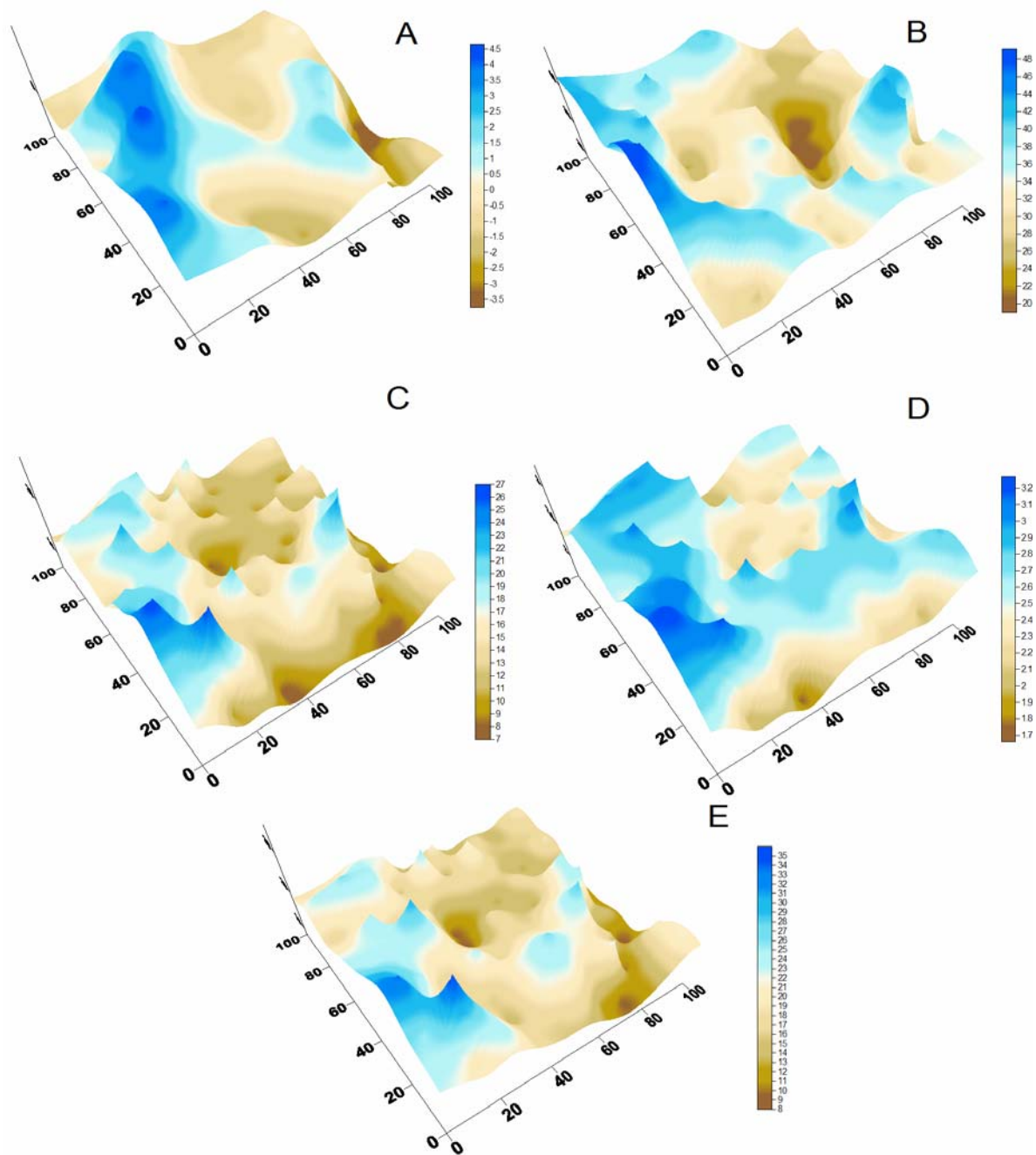


Fig. 4. Spatial distribution of the variables through kriging. (A) Index of Convexity, (B) slope angle, (C) species richness, (D) species diversity, (E) tree density.

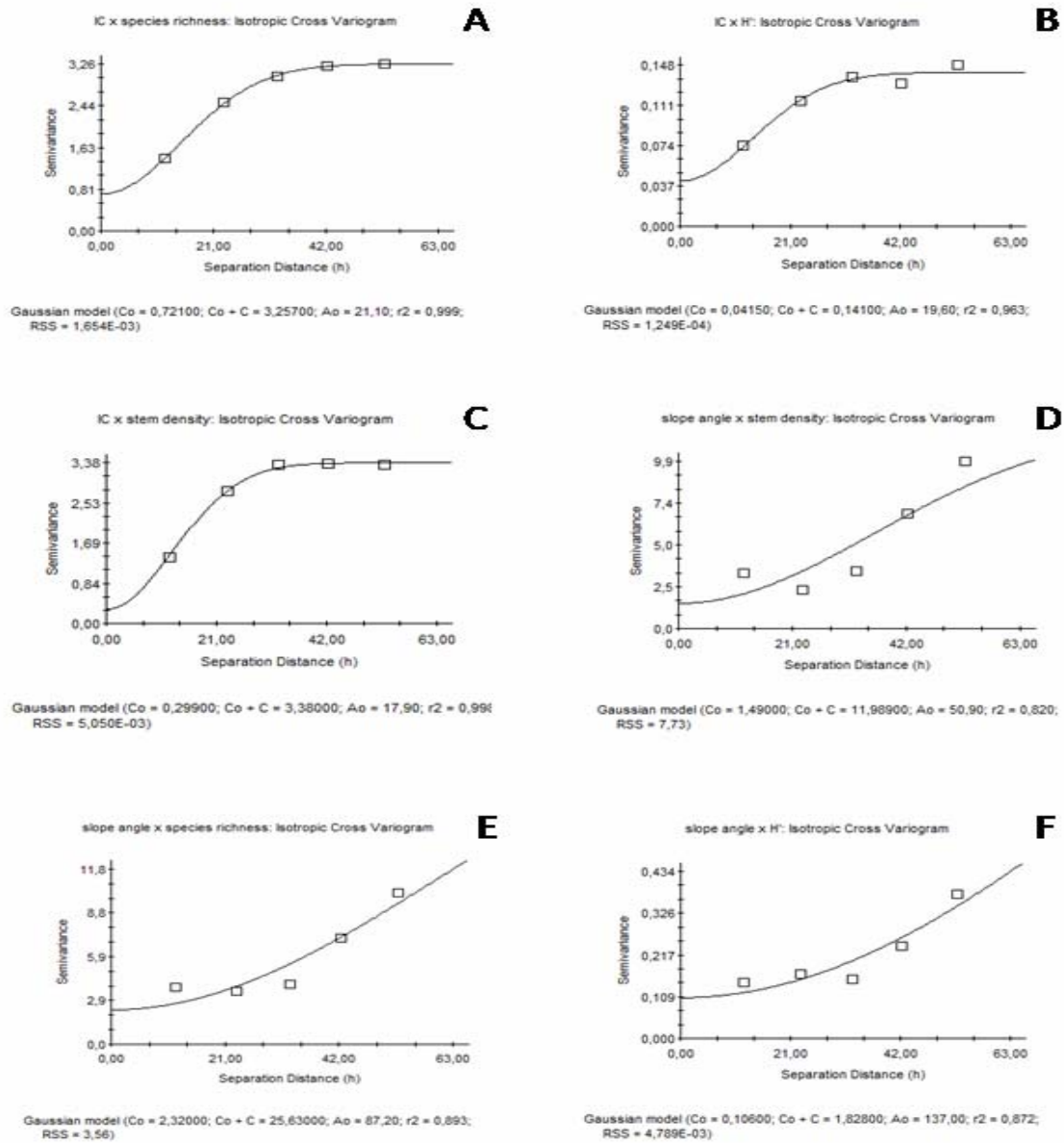


Fig. 5. Cross-variogram of the variables. **A.** IC x species richness. **B.** IC x H' . **C.** IC x stem density. **D.** slope angle x stem density. **E.** slope angle x species richness. **F.** slope angle x H' .

Environmental Heterogeneity versus Diversity

We hypothesized that if environmental heterogeneity is reflected by the small-scale micro-topographic variations, then the ensemble composed by the two micro-relief types would hold higher species richness and diversity than each set of micro-relief type considered alone. The analysis grouping the one hundred 100 m² plots into twenty five 400 m² plots showed no significant correlation between environmental heterogeneity (IC standard deviation) and tree species richness, diversity or stem density (Table 2).

Table 2. Results of simple and partial Mantel tests for correlation among variables (ICsd= IC standard deviation for the 400 m² plots).

matrix 1	matrix 2	matrix 3 (constant)	correlation	p
ICsd	richness	-	0.091	0.137
ICsd	richness	distance	0.065	0.494
ICsd	diversity	-	0.0838	0.151
ICsd	diversity	distance	0.0697	0.446
ICsd	density	-	0.0498	0.243
ICsd	density	distance	0.0102	0.915

In the analysis using rarefaction curves, we expected that the total community, composed by the two micro-relief types (higher environmental heterogeneity), would hold higher species richness and diversity than each set of micro-relief type considered alone (less environmental heterogeneity).

The concave sub-community had an area of 4900 m² with 804 individuals (0.1636 ind/m²). The convex sub-community had an area of 5100 m² with 1077 individuals (0.2105 ind/m²). The total community area was 10000 m² with 1881 individuals (0.188 ind/m²). The rarefaction curves showed that the convex sub-community was very similar to the total

community in richness and diversity (Fig. 6A). The concave sub-community had lower species richness and diversity in relation to the convex sub-community and the total community (Fig. 6B).

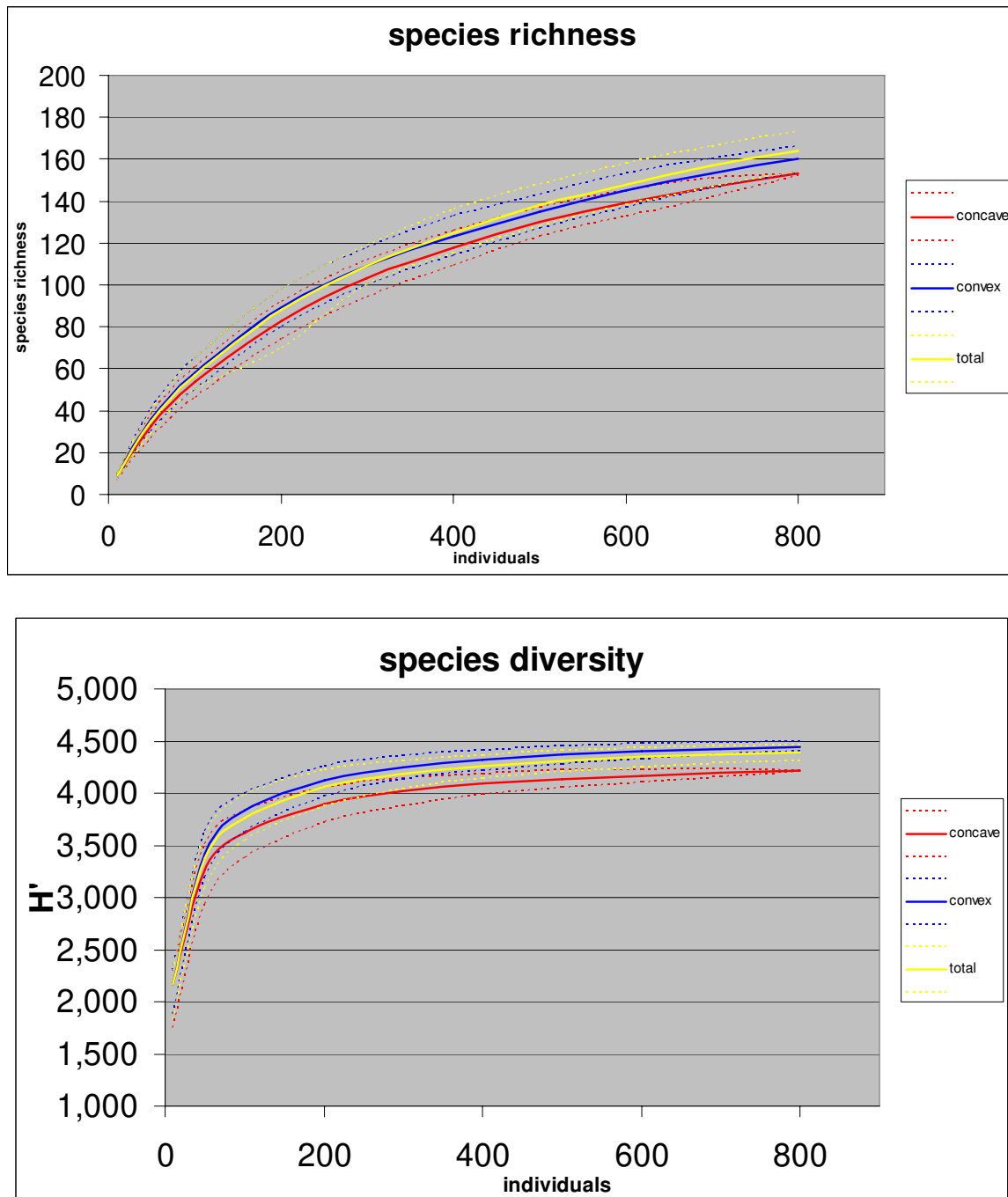


Fig. 6. Rarefaction curves of the concave, convex and total community. **A.** rarefied for species richness. **B.** rarefied for species diversity (Shannon-Wiener).

The nestedness analysis calculated a temperature of 15.7 degrees ($p=0.001$) for the matrix of our community, which denotes a high nestedness pattern of diversity.

Discussion

The topsoil moisture gravimetric measurements validated our premise that the concave plots are significantly moister than the convex plots but our results contradicted both our hypotheses. The finding that the convex plots harbored more individuals and species than the concave plots contradicted our first hypothesis that concave micro-habitats would be species-rich than convex micro-habitats because they would provide more water and nutrients availability. The absolute and the mean values of species richness, the diversity indices and the results yielded from the partial Mantel tests contradict that hypothesis. Our second hypothesis that tree species richness and density would increase with small-scale micro-topographic heterogeneity was also confirmed by neither of our two test procedures. We expected that the ensemble composed by both micro-relief types would have higher tree density and species richness than each of the two sub-communities (convex or concave) considered alone, but the absolute and the mean values of species richness, the partial Mantel tests and the rarefaction results obtained from the two sub-communities contradicted this hypothesis.

All the considered parameters indicate that the convex sub-community harbor more individuals and species than the concave subcommunity. The absolute values for species richness and tree density were higher in the convex subcommunity. The mean values of species richness and density were significantly higher in the convex subcommunity than in the concave subcommunity or the total community. The convex plots and the total community had similar diversity indices and the Hutcheson's test showed that they did not statistically differ, whereas the concave subcommunity had a significantly lower diversity index. The partial Mantel test

showed a significantly positive correlation between convexity and tree species richness and diversity and stem density. The rarefaction results also showed that the convex subcommunity and the total community harbor similar species richness and diversity because their rarefied richness and diversity values were included in each other confidence interval, indicating that the species pool, represented by the total community, is also found when considering only the convex sub-community and that only a subset of the total species pool is able to thrive in concave sites. Therefore, concave sites may be species restrictive, whereas convex sites harbor most of the total community or local species pool. The concave plots restricted species so strongly that their inclusion in the analysis dropped the diversity of the total community. The highly nestedness pattern of diversity exhibited by our community also is indicating that the concave plots harbor only a subset of the total community or local species pool. This nested pattern can be generated by differential habitat quality (Hylander *et al.* 2005).

Several plant characteristics and environmental variables underlie the hypotheses that explain tropical forests alpha diversity, especially at fine spatial scales (Wright 2002). They often include reproduction and dispersion efficiency, survival to environmental variations and pest attacks, and neighboring competition for water, mineral nutrients and light. Besides these processes, the floristic and physiognomic heterogeneity of these forests find explanations linked to sylvigenesis (Halle *et al.* 1978; Oldeman 1983) and patterns of gap colonizing (Denslow 1980; Hubbell 1979). However, the influence of soil (Hase & Folster 1982; Lescure & Boulet 1985; Richards 1952) and microtopographic features (Aiba *et al* 2004; Kubota *et al* 2004; Schwarz *et al.* 2003) on the composition and structure of these forests has been well documented more recently.

According to Wright (2002), low resource levels often limit plants and it is common in tropical forests that the ecological dominance is more evident at the high and low extremes of soil

resources availability, thus resulting in higher species diversity in intermediate conditions (Ashton 1990). We believe that all of above-mentioned conditions or at least the most part of them can be severely affected by soil water status. We argue that, induced by some spatial physical attributes, such as microtopographic conditions, high resource levels may also limit plant performance, especially in water-stressed environments (Menges & Waller 1983). Current studies with herbaceous plant communities in wetland zones (Kandus & Malvárez 1993) or herbaceous population distribution in riverside forests (Budke *et al.* 2004a) have proposed that flood level dynamics and the resulting permanence of water on topsoil are the principal factors regulating structure and physiognomy. The same pattern has been described for tree species, where tolerant species would be favored and have increased density or growth rates, whereas others would just be distributed where flooding is not a limiting factor (Schiavini 1997). As a result, periodically flooded sites are dominated by a few tolerant species, which are rare or absent in well-drained sites (Damasceno-Junior *et al.* 2005; Oliveira-Filho *et al.* 1994). Flood regimes with long-lasting ground water excess may cause restrictions to the establishment of plants, therefore maintaining floodplains with low species richness and diversity (Whittaker 1972). The different ways species respond to water saturation and related events have been the focus of different studies, where variations reflect the complex interactions between species and environmental features. According to Pélissier *et al.* (2001), soil conditions imposed by surface water saturation are more prevalent than water shortage for niche breadth limitation of many tree species.

We believe that in a forest with abundant rainfall throughout the year and without a dry season, water would seldom act as a limiting factor because it would be an abundant resource all over the year and across all topographic positions. Actually, when in excess the higher water content we found in the concave micro-habitats could act as a restraining factor for the

establishment of some species. Together with water accumulation, concave microtopography can induce changes in the rates of several other processes, such as litter and organic matter accumulation (Silvertown & Wilkin 1983), decomposition and accumulation of nutrients (Vivian-Smith 1997; Ehrenfeld 1995). Some authors see the structural variations in each forest sector as a consequence of environmental features connected to sedimentation rates, anoxia and nutritional soils status (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Lytle & Poff 2004). We think that all these features interacting with the microrelief create different conditions occurring in the concave microsites. These many attributes that covary with the excessive soil moisture could act as environmental filters for plant establishment and survival, thus restraining stem density and species richness and diversity in these areas.

Other author's studies have shown that in water-saturated environments, the soil water patterns determined by topography can produce microsites with lower capacity of harboring many different species due to its naturally environmental restrictive conditions (Budke *et al.* 2004b; Budke *et al.* 2007). The forest structure was found to be strongly influenced by land form position in the large scale forest inventory and type mapping conducted by Hartshorn & Peralta (1988) on two 1 km² plots (1000 and 2000 m) on Volcan Barva, Costa Rica and according to Vivian-Smith (1997), hummocks are the more generally preferred micro-habitat by plant species in wetland communities, with the hollows being occupied only by few dominant species. Kubota *et al.* (2004) report the species richness and diversity increasing from the valley via slope to the ridges. This work was also conducted in an extremely rainy region (2745 mm.year⁻¹) where water would hardly act as a limited resource. According to these authors, this pattern reflects a shade/drought tolerance rather than soil fertility and that may be the primary cause of differences in species richness between topographic types.

The growth and survival of a variety of species with different functional traits are thought to be diversified by environmental conditions along topographic position (Kubota *et al.* 2004). However, we did not detect any influence of altitude or inclination upon the community structure and we believe that it is due to the local environmental restriction presented by the concave sites. We think that soil moisture gradients associated with topographic position could be positively related to tree abundance and diversity patterns in seasonal forests under climates with a dry season, where concave sites do not have excessive water contents that restrict species establishment.

Several studies of species compositional changes along altitudinal or topographical gradients (Botrel *et al.* 2002; Furley 1974; Oliveira-Filho *et al.* 1994; Lieberman *et al.* 1996; Vivian-Smith 1997; Lacerda 2001; Kubota *et al.* 2004; Cielo-Filho *et al.* 2007) relate parallel changes in the richness and diversity patterns. Most of these works credit these changes to the soil water status conferred by each topographic position. But our findings did not match the diversity patterns found in those works, usually reporting higher diversity in the lower (and more humid) areas and lower diversity in the higher (and drier) areas of the topographic gradient. These works usually were conducted in regions described as having a seasonal climate marked by the presence of a dry season (in the mesophyllous block), in other words, where water is limited at least for a part of the year. In the Dense Ombrophillous forest (hygrophyllous block), especially in Southeastern Brazilian Atlantic forest, where there is no dry season and no water soil deficit (IAC 2007), the excessive soil water content in concave sites could act as an environmental filter restraining species germination and establishment.

Dynamics of excessive ground water can produce hydromorphic, poorly drained and acid soils, which present chemical and textural features that change with topography (Budke *et al.* 2007). We could observe some of these differences as indicated by the different soil color when

we extracted the samples for gravimetric water content analysis: the soil color in the concave plots was dark tending to black, whereas in the convex plots it had orange and light brown tonalities. In tropical soils, dark to black colors indicate a high content of organic matter, which influence many soil properties (Furley 1974, 1976). In a subtropical forest at Belize, Furley (1976) found a similar pattern of soil coloration in a topographic gradient, but he found higher richness, diversity, density, and biomass in the valleys than on the slopes or ridges. However, although the climate had a great mean annual precipitation, it had a dry season from January to May (P.A. Furley, pers. comm.).

The competition for light could be another factor explaining the lower density we found in the concave plots. In a mountainous landscape, higher areas are exposed to sunlight for longer periods of time than lower areas, thus having a different topoclimates. Climatic factors that affect soil conditions, such as soil and air temperature and moisture and ground evaporation (Ricklefs 1977) vary in a predictable manner with altitude and biotic factors such as rates of microbial decomposition are likely to reflect these features (Lieberman et al. 1996). These conditions could affect seed germination, establishment, and survival.

Spatial floristic and diversity patterns that are associated with environmental gradients can be viewed as an evidence of niche assembly organizing processes. Some studies reported a variety of species that were positively or negatively correlated with valleys or ridges (Aiba *et al.* 2004; Kubota *et al.* 2004) and these results provide circumstantial evidence for differences in regeneration niches produced by the direct or indirect effects of topography (Grubb 1977). According to Kubota *et al.* (2004), indirect effects of topography are made through impacts on ground flora and soil properties. Our results added with data yielded from several other studies conducted at different parts of the globe and embracing a variety of topographic and climatic

conditions reinforce the topography effects over the structure and composition of the forest cover and the heterogeneous behavior of this complex ecosystem functioning.

The results also prove that the assertion that environmental heterogeneity enhances biodiversity does not have a universal validity. Heterogeneity enhances diversity if the different habitat patches exhibit different favorableness or habitat quality. If there are restrictive patches, such is the case of the concave plots in Ubatuba, heterogeneity decrease diversity because it includes restrictive areas. The concave habitat does not have a different composition, only a subset of species that are tolerant to the restrictive conditions of the concave plots. The results also demonstrated the central role of climate on the species x microtopography inter-relationships based on the opposite results of studies conducted on semideciduous forests located on seasonal climate regions.

We concluded that the diversity pattern found in our study is the result of the micro-habitat differences caused by the distinct water availability created by the contrasting topographic conditions. The lower diversity and density we found in the concave plots result from local restrictions for plant establishment caused, in most part, by water saturation throughout the year.

The elucidation of the Atlantic Forest species distribution patterns associated with altitudinal and topographic gradients is very important if we consider that the larger remnants of this biome are located on mountainous landscapes. Understanding the relationships between plant species and landscape is the best way to provide useful information for sustainable use and conservation (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Metzger *et al.* 1997; Bianchini *et al.* 2003; Budke *et al.* 2004b; Damasceno-Junior *et al.* 2005).

Acknowledgments

We thank to the Fundação de Amparo a Pesquisa no Estado de São Paulo-FAPESP for the grants for the first author; to all the teachers at UNICAMP and to all the researchers' team of Biota-Gradiente Funcional. This research was supported by the State of São Paulo Research Foundation (FAPESP) as part of the Thematic Project Functional Gradient (Process Number 03/12595-7), within the BIOTA/FAPESP Program - The Biodiversity Virtual Institute (www.biota.org.br). COTEC/IF 41.065/2005 and IBAMA/CGEN 093/2005.permits.

References

- Aiba, S.; Kitayama, K. & Takyu, M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species of a montane Forest on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology** **174**: 147-161.
- Ashton, P.S. 1990. Species richness in tropical forests. *In*: L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (Eds.) **Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity**. Academic Press, London. Pp.239-251.
- Bianchini, E.; Popolo, R.S.; Dias, M.C. & Pimenta, J.A. .2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em uma área alagável no município de Londrina, Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **17(3)**: 405-419.
- Borchert R., Rivera G. and Hagnauer W. 2002. Modification of vegetation phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica** **34**: 27-39.
- Botrel, R.; Oliveira-Filho, A.T.; Rodrigues, L.A. & Curi, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **25(2)**: 195-213.

- Brower, J.E.; Zar, J.H. & von Ende, C.N. 1998. **Fields and Laboratory Methods for General Ecology** (4th Edition). MacGrow-Hill.
- Brown Jr., K.S. & Brown, G.G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: **Tropical deforestation and species extinction** (T.C. Whitmore & J.A. Sayer, eds.). Chapman & Hall, London, p.129-142.
- Budke, J.C.; Giehl, E.L.H.; Athayde, E.A. & Záchia, R.A. 2004a. Distribuição espacial de *Mesadenella cuspidata* (Lindl.) Garay (Orchidaceae) em uma floresta ribeirinha em Santa Maria, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **18**(1): 31-35.
- Budke, J.C.; Giehl, E.L.H.; Athayde, E.A.; Eisinger, S.M. & Záchia, R.A. 2004b. Florística e estrutura de uma floresta ribeirinha no arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **18**(3): 581-589.
- Budke, J.C.; Jarenkow, J.A. & Oliveira-Filho, A.T. 2007. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil. **Plant Ecology** **189**: 187-200.
- Cardoso E. and Schiavini I. 2002. Relationship between tree species distribution and topography in a forest gradient in the Panga Ecological Station (Uberlândia, MG). **Brazilian Journal of Botany** **25**: 277-289.
- Cielo-Filho, R.; Gneri, M.A. & Martins, F.R. 2007. Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. **Plant Ecology** **190**: 189-203.
- Damasceno-Junior, G.A.; Semir, J.; Santos, F.A.M. & Leitão-Filho, H.F. 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. **Flora** **200**: 119—135.

- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12** (Suppl.): 47-55.
- Ehrenfeld, J.G. 1995. Microsite differences in surface substrate characteristics in *Chamaecyparis* swamps of the New Jersey Pinelands. **Wetlands** **15**: 183-189.
- Fischer H.S. and Bemerlein F.A. 1989. An outline for data analysis in phytosociology: past and present. **Vegetatio** **81**: 17-28.
- Fitter, A.H. 1982. Influence of soil heterogeneity on the coexistence of grassland species. **Journal of Ecology** **70**: 139-148.
- Furley, P.A. 1974. Soil-slope-plant relationships in the northern Maya Mountains Belize, Central America. I. The sequence over metamorphic sandstones and shales. **Journal of Biogeography** **1**: 171-186.
- Furley P.A. 1976. Soil-slope-plant relationships in the northern Maya mountains, Belize, Central America. III. Variations in the properties of soil profiles. **Journal of Biogeography** **3**: 303-319.
- Gamma Design 2004. GS+: Geostatistics for the Environmental Sciences. Gamma Design Software. Plainwell, Michigan, USA.
- Gentry, A.H. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **75**: 1-34.
- Gentry, A. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forest. **Proceedings of the National Academy of Science USA** **85**: 156-159.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. 2000. EcoSim: Null models software for ecology. URL: <http://www.uvm.edu/~biology/Facult/Gotelli/Gotelli.html>

- Grime, J.P.; Mackey, J.M.L.; Hiller, S.H. & Read, D.J. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosmos. **Nature** **328**: 420-422.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review** **52**: 107-145.
- Halle, F.; Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. 1978. **Tropical trees and forest**: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- Hartshorn, G. & Peralta, R. 1988. Preliminary description of primary forests along the La Selva-Volcan Barva altitudinal transect, Costa Rica. *In*: F. Almeda & C.M. Pringle (eds.) **Tropical Rainforests: Diversity and Conservation**. California Academy of Science, San Francisco, CA.
- Hase, H. & Folster, H. 1982. Bioelement inventory of a tropical (semi-) evergreen seasonal forest on eutrophic alluvial soils, Western Llanos, Venezuela. **Acta Oecologica** **3**: 331-346.
- Horn, H.S. & MacArthur, R.H. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. **Ecology** **53**: 749-752.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. **Science** **203**: 1299-1309.
- Hubbell, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. **Coral Reefs** **16**: (Suppl.), S9–S21.
- Hubbell, S.P. 2001. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1986. Biology, chance, and history of tropical rain forest tree communities. *In*: J. Diamond & T.J. Case (Eds.) **Community Ecology**. Harper and Row Publishers, New York, pp. 314-329.

- Huston, M.A. 1994. **Biological Diversity: The Coexistence of Species in Changing Landscapes**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchings, M.J.; John, E. & Stewart, A.J.A. 2000. **The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity**. Cambridge University Press. 433 p.
- Hylander, K.; Nilsson, C.; Jonsson, B.G.; Gothner, T. 2005. Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. **Oikos** **108**: 351-361.
- IAC. 2007. Instituto Agronômico de Campinas. Dados climáticos do município de Ubatuba, São Paulo. URL <HTTP://www.ciiagro.sp.gov.br> acessado em 12 de dezembro 2007.
- Kandus, P. & Malvárez, A.I. 1993. Vegetation patterns and change analysis in the lower delta islands of the Parana River (Argentina). **Wetlands** **24(3)**: 620-632.
- Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. **Nature** **321**: 388-391.
- Köppen, W. 1948. **Climatología**. Fondo de Cultura Económica. México.
- Kubota, Y.; Murata, H. & Kikuzawa, K. 2004. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. **Journal of Ecology** **92**: 230-240.
- Lacerda, M.S. 2001. Composição Florística e Estrutura da Comunidade Arbórea num Gradiente Altitudinal da Mata Atlântica. (Ph.D. Thesis). Instituto de Biologia – UNICAMP, Campinas.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. **Numerical ecology**. Elsevier Science B.V., New York.
- Leigh E.G. Jr. 1999. **Tropical Forest Ecology: A View from Barro Colorado Island**. Oxford University Press, New York.
- Leigh E.G. Jr., Davidar P., Dick C.W., Puyravaud J-P., Terborgh J., Steege H. ter, and Wright S.J. 2004. Why do some Tropical Forests have so many species of trees? **Biotropica** **36**: 447-473.

- Lescure P.J. and Boulet R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. **Biotropica** **17**: 155-164.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R. & Hartshorn, G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology** **84**: 137-152.
- Lobo J.A., Quesada M., Stoner K.E., Fuchs E.J., Herrerías-Diego Y., Rojas J. and Saborío G. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. **American Journal of Botany** **90**: 1054-1063.
- Lytle, D.A. & Poff, N.L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. **Trends in Ecology and Evolution** **19**(2): 94-100.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J. 1961. On bird species diversity. **Ecology** **42**: 594-598.
- Magurran, A. E. 1988. **Ecological Diversity and Its Measurement**. Chapman & Hall. New York.
- Manly, B.J.F. 1986. Randomization and regression methods for testing for associations with geographical, environmental and biological distances between populations. **Researches in Population Ecology** **28**: 201-218.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Cancer Research** **27**: 209-220.
- Martins, F.R. 1989. Fitossociologia de florestas do Brasil: um histórico bibliográfico. **Pesquisa série Botânica** **40**: 105-161.
- Martins S.V., Silva N.R.S., Souza A.P. de and Meira-Neto J.A.A. 2003. Distribuição de espécies arbóreas em um gradiente topográfico de floresta estacional semidecídua em Viçosa, MG. **Scientia Forestalis** **64**: 172-181.

- Menges, E.S. & Waller, D.M. 1983. Plant strategies in relation to elevation and light in floodplain herbs. **The American Naturalist** **122**(4): 454-473.
- Metzger, J.P.; Bernacci, L.C. & Goldenberg, R. 1997. Pattern of tree species diversity in riparian forest fragments of different widths (SE Brazil.). **Plant Ecology** **133**: 135-152.
- Moraes J.A.P.V. & Prado C.H.B.A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. *In*: Scarano, F.R. and Franco, A.C. (eds). **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics**. Série Oecologia Brasiliensis 4, Rio de Janeiro. pp. 45-63.
- Morellato P.C., 1995. As estações do ano na floresta. *In*: Leitão-Filho H.F. and Morellato P.C. (eds), **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora da Universidade de Campinas, Campinas. pp. 37-41.
- Munné-Bosch S. and Alegre L. 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. **Functional Plant Biology** **31**: 203-216.
- Myers, N., Mittermeier, R.A, Mittermeier, C.G., Fonseca, G. A B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**: 852-858.
- Oldeman, R.A.A. 1983. Tropical rain forest architecture, silvigenesis and diversity. *In*: T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). **Tropical rain forest: ecology and management**. n. 2. BlackwellScientific Publications, Oxford. Pp. 139-150.
- Oliveira-Filho A.T.; Vilela, E.A.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1994. Effects of soil and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **10**: 483-508.
- Oliveira-Filho A.T., Curi N., Vilela E.A. and Carvalho D.A. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. **Flora** **192**: 47-64.

- Oliveira Filho, A T. & Fontes, M.A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica** **32**(4b): 793-810.
- Ortolani A.A., Camargo M.B.P. & Pedro-Junior M.J. 1995. Normais climatológicas dos postos meteorológicos do Instituto Agrônomo: 1. Centro Experimental de Campinas. Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas.
- Pacala, S.W.; Hassall, M.P. & May, R.M. 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. **Nature** **344**: 150-153.
- Parsons, R.F. & Cameron, D.G. 1974. Maximum Plant Species Diversity in Terrestrial communities. **Biotropica** **6**(3): 202-203.
- Pélissier, R.; Dray, S. & Sabatier, D. 2001. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. **Plant Ecology** **162**: 143-156.
- Richards, P.W. 1952. **The Tropical Rain Forest**. Cambridge University Press, London.
- Richards, P.W. 1969. Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. **Biological Journal of the Linnaean Society** **1**: 149-153.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species richness: a hypothesis. **The American Naturalist** **111**: 376-381.
- Rodrigues R.R., Morellato L.P.C., Joly C.A. and Leitão Filho H.F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico de um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiaí, SP. **Brazilian Journal of Botany** **12**: 71-84.
- Rodríguez-Gironés, M.A. & Santamaría, L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. **Journal of Biogeography** **33**: 924-935.
- Rosenberg, M.S. 2001. PASSaGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.

- Rosenzweig, M.L. 1995. **Species Diversity in Space and Time**. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sabatier D., Grimald M., Prévost M.F., Guillaume J., Godron M., Dosso M. and Curmi P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. **Plant Ecology** **131**: 81-108.
- Salis, S.M., Shepherd, G.J. & Joly, C.A. 1995. Floristic comparison between mesophytic forests of the interior of the state of São Paulo, S.E. Brazil. **Vegetatio** **119**:155-164.
- Schiavini, I. 1997. Environmental characterization and groups of species in gallery forests. *In*: Proceedings of the International Symposium on Assessment and Monitoring of Forests in Tropical Dry Regions with Special Reference to Gallery Forests, UNB, Brasília. Pp. 107–113.
- Schluter, D. & Ricklefs, R.E. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. *In*: **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives** (R.E. Ricklefs & D. Schluter, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.1-10.
- Schwarz, P.A.; Fahey, T.J. & McCulloch, C.E. 2003. Factors Controlling Spatial Variation of Tree Species Abundance in a Forested Landscape. **Ecology** **84**(7): 1862-1878.
- Shepherd G.J. 1996. Fitopac 1: manual do usuário. Departamento de Botânica/UNICAMP, Campinas.
- Silva, A. F. & Leitão Filho, H.F. 1982. Composição forística e estrutura de um trecho de Mata Atlântica de encosta no município de Ubatuba (São Paulo – Brasil). **Revista brasileira de Botânica** **5**: 43-52.
- Silva A.F. & Shepherd, G.J. 1986. Comparações florísticas entre algumas matas brasileiras utilizando análise de agrupamento. **Brazilian Journal of Botany** **9**: 81-86.

- Silvertown, J.W. & Wilkin, F.R. 1983. An experimental test of the role of micro-spatial heterogeneity in the coexistence of congeneric plants. **Biological Journal of the Linnaean Society** **19**: 1-8.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. **Biometry**. 3rd. ed. Freeman & Company. New York.
- Sollins P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology** **79**: 23-30.
- SOS Mata Atlântica. 1993. **Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990**. São Paulo. Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- Taiz L. and Zeiger E. 2002. **Plant Physiology**. 3rd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Tilman, D. 1982. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. **Ecology** **75**: 2-16.
- Torres R.B., Martins F.R. and Kinoshita L.S. 1997. Climate, soil and tree flora relationships in forests in the state of São Paulo, Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Botany** **20**: 41-49.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard E. & Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. **Journal of Ecology** **92**: 214-229.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. **Flora** **194**: 249-266.

- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. **Brazilian Journal of Botany** **23**: 231-253.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. **Classificação de Vegetação Brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- Vivian-Smith, G. 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. **Journal of Ecology** **85**: 71-82.
- Whitmore, T.C., Peralta, R. & Brown, K. 1985. Total species count in a Costa Rican tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology** **1**: 375-378.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon** **21(2/3)**: 213-251.
- Wilson, S.D. 2000. Heterogeneity, diversity, and scale in plant communities. *In*: M.J. Hutchings; E. John & A.J.A. Stewart. **The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity**. Cambridge University Press. Pp. 53-69.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** **130**: 1-14.
- Yamakura, T.; Kanzaki, M. Itoh, A.; Ohkubo, T.; Ogino, K.; Chai, E.O.K.; Lee, H.S. & Ashton, P.S. 1995. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. **Tropics** **5**: 41-56.

CAPÍTULO 2

Microtopography and Tree Biomass in a Stand of the Atlantic Forest in Southeastern Brazil

André Luis Casarin Rochelle ¹, Luciana Ferreira Alves ^{2,3}, Simone Aparecida Vieira ⁴, Fernando
Roberto Martins ⁵

1. Plant Biology Graduate Program, Institute of Biology, P.O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

2. Institute of Arctic and Alpine Research, University of Colorado, Campus Box 450, Boulder, Colorado 80309, U.S.A.

3. Seção de Ecologia, P.O. Box 3005, Instituto de Botânica/Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo 01061-970, SP, Brazil.

4. Isotopic Ecology Laboratory, Center of Nuclear Energy in Agriculture - CENA, P.O. Box 96, University of São Paulo - USP, 13400-970 Piracicaba, SP, Brazil.

5. Department of Botany, Institute of Biology, P.O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

Artigo científico redigido segundo as normas do **Journal of Tropical Ecology**

Abstract

Several authors developed equations to correctly estimate carbon stocks or their increment along time in tropical forests, but few studied how abiotic variables influence the spatial configuration of the carbon stocks, especially at fine scales. This paper investigated the influence of fine-scale microtopographic variables on the biomass distribution within a 1-hectare area in the southeastern Brazilian Atlantic Rainforest. Based on the favorableness theory (habitats differ in intrinsic qualities), we aimed to test the hypothesis that concave micro-habitats harbor more biomass than convex micro-habitats due to the accumulation processes predominating in the concave microtopography, which would promote greater availability of water and nutrients, thus affecting the establishment and growth of trees and therefore favoring biomass accumulation. The area was a grid of one hundred 10 x 10 m contiguous plots where all trees with DBH ≥ 4.8 cm were recorded and measured (DBH and height). In each plot we measured slope inclination and calculated the index of convexity (IC) and the above-ground biomass (AGB). We found 1881 trees in the 51 convex and 49 concave plots. The estimated AGB was 255.553 Mg C.ha⁻¹. Concave soil had significantly higher water content than the convex soil ($t = 2.43$, $p = 0.04$). The subcommunity of concave plots held 804 trees and 104.703 Mg C.ha⁻¹, the subcommunity of convex plots held 1077 trees and 150.850 Mg C.ha⁻¹. AGB was not significantly correlated with IC or slope angle. Semivariograms showed significant spatial autocorrelation for convexity and inclination, but not for AGB, which had a random distribution. Tree density showed a significant correlation with convexity and biomass. The greatest proportion of AGB was yielded by large trees, which also had a random pattern and thus could account for the random distribution of AGB. We argue that the distinct conditions created by the concave microtopography influence several processes that could restrain the establishment and growth of the individuals in these micro-habitats. The knowledge of biomass structure in tropical forests represents a worthy step towards the understanding of these complex ecosystem's functioning and their position in the global carbon cycle, thus highlighting a new conservation value of threatened ecosystems.

Keywords: micro-habitats, concave, convex, favorableness theory.

Resumo

Vários autores desenvolveram equações para se estimar corretamente os estoques de carbono de florestas tropicais ou seu incremento temporal, porém poucos investigaram como variáveis abióticas influenciam a configuração espacial desses estoques, principalmente em escalas finas. Este trabalho investigou, em escala fina, a influência de variáveis microtopográficas sobre a distribuição da biomassa em uma área de 1 ha localizada na Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Baseados na teoria da favorabilidade (habitats diferem em qualidade), nós testamos a hipótese que micro-habitats côncavos detêm mais biomassa em relação à micro-habitats convexos devido aos processos de sedimentação e acúmulo que predominam neste tipo de microtopografia, que promove uma maior disponibilidade de água e nutrientes que por sua vez influenciaria o estabelecimento e desenvolvimento dos indivíduos arbóreos e, portanto maior biomassa. Em um grid de 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m, mapeamos e medimos (PAP e altura) todos os indivíduos arbóreos ($PAP \geq 4.8$ cm). Em cada parcela medimos a inclinação e calculamos o índice de convexidade (IC) e a biomassa acima do solo (BAS). Registramos 1881 indivíduos e $255.553 \text{ MgC.ha}^{-1}$ em 51 parcelas convexas e 49 concavas. O solo das parcelas côncavas se mostrou significativamente mais úmido que das parcelas convexas ($t = 2.43$, $p = 0.04$). As 49 parcelas côncavas possuem 804 árvores e um total de $104.703 \text{ MgC.ha}^{-1}$ enquanto as 51 parcelas convexas possuem 1077 árvores e um total de $150.850 \text{ MgC.ha}^{-1}$. A BAS não mostrou correlação significativa com IC ou inclinação. Semivariogramas mostraram presença de significativa autocorrelação espacial para convexidade e inclinação, mas não para a biomassa que apresenta distribuição aleatória. Densidade de árvores mostrou correlação significativa com convexidade e biomassa. A maior parte da biomassa é representada pelas árvores de grande porte, que também possuem distribuição aleatória e, portanto contribuíram para a distribuição aleatória da BAS. Argumentamos que as distintas condições criadas pela microtopografia côncava influenciam vários processos locais que poderiam restringir o estabelecimento e crescimento dos indivíduos nestes micro-habitats. O conhecimento sobre a estrutura da biomassa em florestas tropicais representa um valioso passo para o entendimento do funcionamento destes complexos ecossistemas e sua real contribuição no ciclo global do carbono, portanto agregando um novo valor para a conservação destes ecossistemas ameaçados.

Palavras-chave: microhabitat, côncavo, convexo, teoria da favorabilidade.

Introduction

The study of biomass in tropical forests has emerged as a new conservation perspective as it offers the possibility to aggregate economic value to these threatened ecosystems, especially in the presence of the alarming rates of extinction and habitat loss observed nowadays. Besides their high biological diversity and endemism, tropical rainforests play an important role in the global terrestrial carbon cycle (Dixon *et al.* 1994), modulating the gas exchange between the atmosphere and the terrestrial systems. The role of tropical forest ecosystems in the global carbon cycle and their response to environmental changes is one of the central topics in ecology (Lugo & Brown 1986; Phillips *et al.* 1998; Houghton *et al.* 2001; Chambers *et al.* 2001; Grace 2004), yet uncertainty remains concerning their real contribution to the global carbon cycle.

Since Grace *et al.* (1995) suggested that the Amazonian rainforest could be accumulating about 1 ton of carbon per hectare per year, an intense debate started in the scientific literature to evaluate whether tropical forests act as a source or a sink of carbon to the atmosphere. Further studies showed that, depending on the geographic region and on the measurement technique used, different parts of the forest could act either as a source or as a sink of carbon to the atmosphere (Saleska *et al.* 2003) and that the spatial variability of these processes was highly complex (Rocha *et al.* 2003; Goulden *et al.* 2004). The Amazonian forest is one of the two largest forest biomes in the Neotropics, the other being the Atlantic forest (Hueck 1966). However, whereas there have been estimates of biomass and carbon stocks in the Amazonian forest (Grace *et al.* 1995; Houghton *et al.* 2001; Keller *et al.* 2004; Malhi *et al.* 2002; Nascimento & Laurance 2002), no information is available for the Atlantic forest.

Several authors have sought to develop equations to correctly estimate the carbon stocks in tropical forests, but few of them tried to understand how abiotic variables influence the configuration of these stocks across the space. At large-scale, carbon cycle dynamics varies with

geographic position, hidrology, and water regime (Vetter & Botosso 1989; Clark & Clark 1994; Malhi *et al.* 2002). At fine scales, there is little information on the biomass structure, and the fine-scale variation of environmental factors – such as topography and edaphic conditions (e.g., soil water and nutrient availability) – may complicate the attempts to generalize conclusions on biomass distribution (Clark & Clark 2000).

The effect of environmental gradients on forest structure remains unclear because different studies have found conflicting results. For example, Laurance *et al.* (1999) found that above-ground biomass (AGB) increased with soil fertility in Central Amazonia, whereas Clark & Clark (2000) found no difference in AGB among dominant soil types at La Selva, Costa Rica. In addition, Proctor *et al.* (1983) observed no relationship between soil nutrient concentrations and AGB in four lowland forests in Sarawak. Chave *et al.* (2003) found significantly higher AGB in forests on slopes, but they made no attempt to assess the drivers of the AGB distribution within the plot.

The theory that habitats differ in intrinsic qualities, referred to as favorableness theory (Richards 1952; Whittaker 1965; Monk 1967), have been long time evoked in plant community ecology to explain the species richness and diversity of forests (Terborgh 1973). According to this theory different sites would differ in intrinsic features that would determine their habitat quality. As a consequence, the community composition would differ among sites with differing favorableness, and environments with unusual or extreme conditions would be impoverished in species (Terborgh 1973).

We used these assumptions to hypothesize that micro-sites with concave microtopography would harbor more biomass than micro-sites with convex microtopography. Concave microtopography is associated with accumulation processes (e.g., Bedford & Small 2008), which could promote a higher soil water and nutrient status, thus providing better conditions for

individual establishment and growth. In other words, concave micro-sites would have higher favorableness, which would be reflected in greater biomass in relation to convex micro-sites.

A better understanding of how tropical rainforest (TRF) structure varies is important to quantify the global above-ground biomass (Clark & Clark 2000). Elucidating these variations would represent a large step towards the understanding of the functioning of the complex tropical forests ecosystems and of their real place in the global carbon cycle (Malhi & Grace 2000). Our objective was to test the hypothesis that concave micro-habitats harbor more biomass than convex micro-habitats through investigating whether and how fine-scale microtopographic variations influence tree biomass distribution within a 1 hectare area in the southeastern Brazilian Atlantic Forest.

Material and methods

The Serra do Mar State Park is the largest continuous fragment of Atlantic Forest in Brazil (315.000 ha), located near the coast of São Paulo State (Fig. 1). The sampling area is located in an undisturbed Atlantic forest area in the municipality of Ubatuba, north coast of São Paulo State. The regional climate is Af, according to Köppen (1948) classification: rainy tropical climate without dry season. The average annual rainfall is 2624 mm (with the lowest precipitation in June: 87 mm) and the yearly average temperature is 21.9°C. The forest is classified as Dense Ombrophilous Forest (Veloso *et al.* 1991) or Dense Rainforest, one of the forest physiognomies of the Atlantic Forest biome.

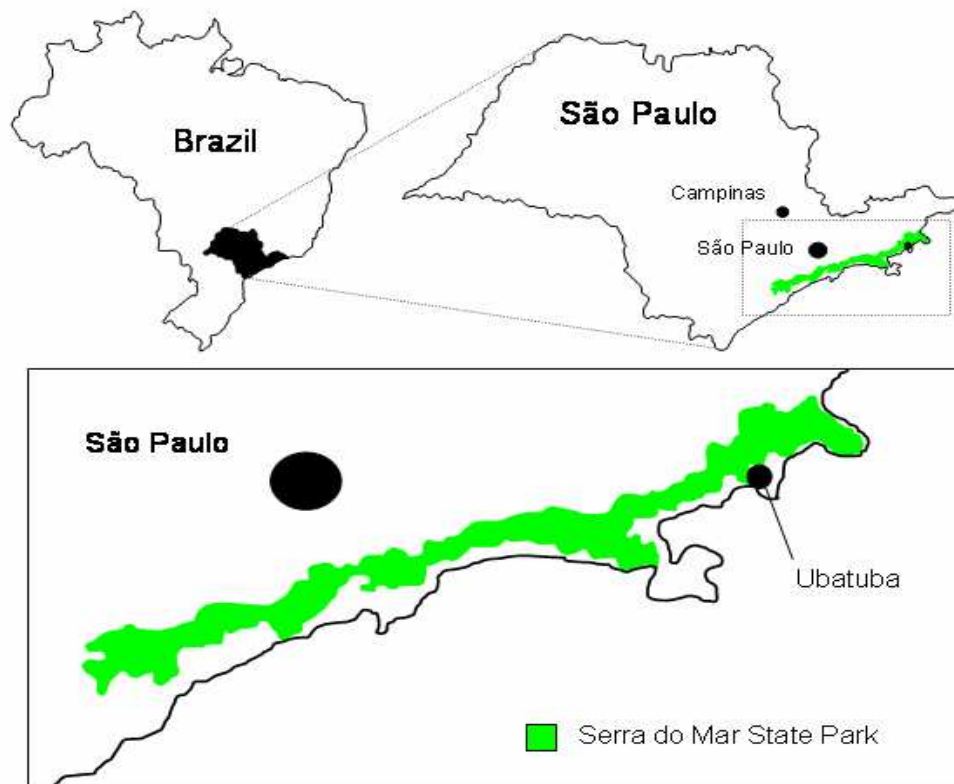


Fig. 1. Location of State Park of Serra do Mar in São Paulo State.

The sampling area ($23^{\circ} 21' 59.8''$ S – $45^{\circ} 05' 02.8''$ W) consisted of a grid of 100 contiguous 10 x 10 m plots (1 ha) established on a slope between 348 e 395 m a.s.l. A topographic land survey was conducted using a geodesic theodolite (Fig. 2). All the individuals with trunk girth at breast height (1.3 m above ground) equal to or larger than 15 cm were recorded and measured (DBH and height). An 18 m telescopic ruler was used to measure the heights.

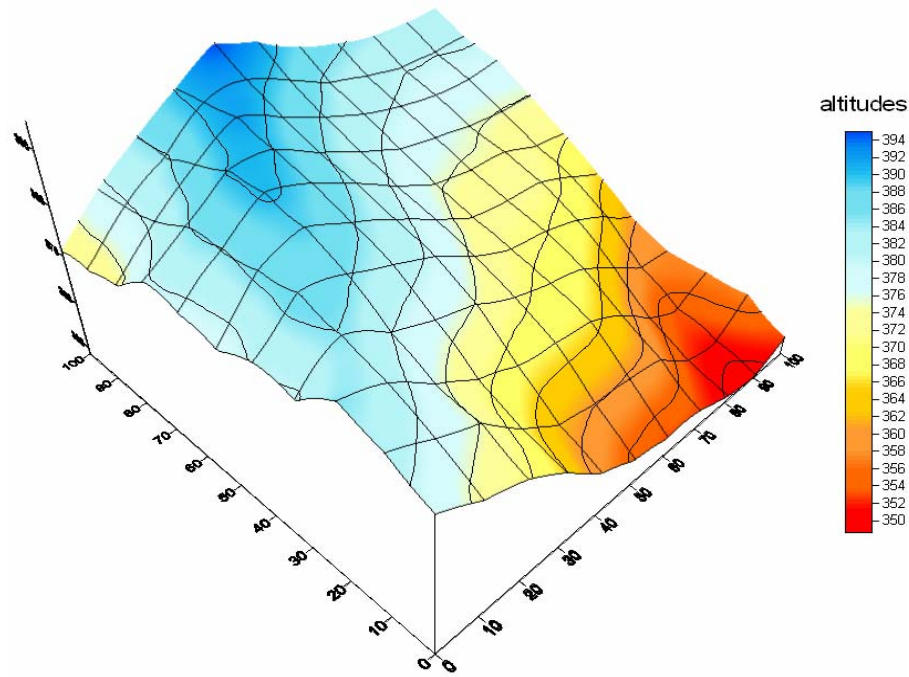


Fig. 2. Topographic digital model of the sampled area.

We used the Index of Convexity (IC) of Yamakura *et al.* (1995) to represent the surface microtopography. IC is defined as the altitude of the focal plot minus the altitude of the outer quadrat (30 x 30 m in this case) that includes the focal plot at its centre. The mean altitude of the focal plot is the mean of the altitudes measured at the four plot corners and the altitude of the outer quadrat is the mean of the altitudes measured in the 12 corners of the eight plots consisting of the outer quadrat, excluding the four corners shared with the focal plot. To enable the calculation of IC for the bordering plots we had to conduct an additional land survey of the surroundings of the sampling area. A convex plot is represented by a positive IC, whereas a negative IC represents a concave plot.

If erosive processes predominate in convex sites, they would be drier and less fertile, whereas if accumulation processes prevail in concave sites, they would be moister and more

fertile. This way, IC is considered to reflect the gradient of soil water and nutrient availability (Aiba *et al.* 2004). We assumed that these fine-scale variations would be enough to create micro-habitat differing in favorableness, which would be reflected in the above ground biomass because the growth and development of the individuals would be affected by the resource status and habitat quality.

To check the validity of our premise we assessed the soil water content in the plots by performing gravimetric measurements (Brower *et al.* 1998). We choose the five plots with the highest and the five plots with the lowest values of IC and collected soil samples between 0-10 cm depth. We weighted the soil samples then let them dry for 48 hours at 105 °C and weighted them again to calculate the difference between the first and the second weights that represents the evaporated soil water content.

We used the allometric model of Chave *et al.* (2005) to estimate tree aboveground biomass (AGB). This model uses DBH, height and wood density as predictors. To calculate biomass for palms and pteridophytes we used Nascimento & Laurence (2002) and Tiepolo *et al.* (2002) models, respectively. The AGB of the standing dead trees was estimated from their volume (Chambers *et al.* 2000, Palace *et al.* 2007) and decomposition stage (Keller *et al.* 2004).

Statistical Analysis

As the presence of spatial patterning within the data violates the assumption of many standard statistical tests (Legendre & Fortin 1989, Legendre & Legendre 1998, Dale et al. 2002), we first tested whether there was any significant spatial autocorrelation for tree density, biomass, and IC by calculating semivariograms for spatial autocorrelation detection.

The semivariogram assesses the magnitude of spatial dependence among the samples. A variable is considered to be spatially autocorrelated when it is possible to predict its values at

some points of space considering the values that this same variable takes at another point of known position (Legendre & Fortin 1989). We calculated semivariograms for tree density, total biomass and IC at the plot scale (100m²) by performing autocorrelation analyses with GS+ software (Gamma Design 2004).

To investigate whether tree density, biomass, and IC were correlated, we calculated distance matrices for biomass, density, and IC, and tested correlation by performing simple and partial Mantel tests between biomass and tree density against IC using the software Passage v.1.1 (Rosenberg 2001). We chose these tests because they provide a versatile way to take into account the effects of distance and the influence of other variables while correlating two distance matrices. We tested for the significance of the correlation through randomly permuting rows and columns of the distance matrices (Legendre & Legendre 1998). We tested the correlation between richness and convexity with and without the influence of density in order to evaluate whether there was relation (and in which direction) between richness and convexity and whether tree density was important for this relation. We used krigging and cross-semivariograms in the GS+ software to model the spatial distribution of the variables within the study area and to assess the spatial dependence between them, respectively. We applied a Mann-Whitney test to compare the AGB difference between the sub-communities.

Results

Soil water content

The soil samples collected in the concave plots showed a significant ($t = 2.43$, $p = 0.04$) higher water content (2.9 g H₂O/10 g soil, standard deviation = 0.68) than the samples collected in the convex plots (2.1 g H₂O/10 g soil, s.d. = 0.26).

Microtopography versus biomass

We classified 49 plots as concave (negative values of IC) and 51 as convex (positive IC values). The IC varied between -3.74 and 4.65 and most part of the plots had values between -1 and 1 (Fig. 3).

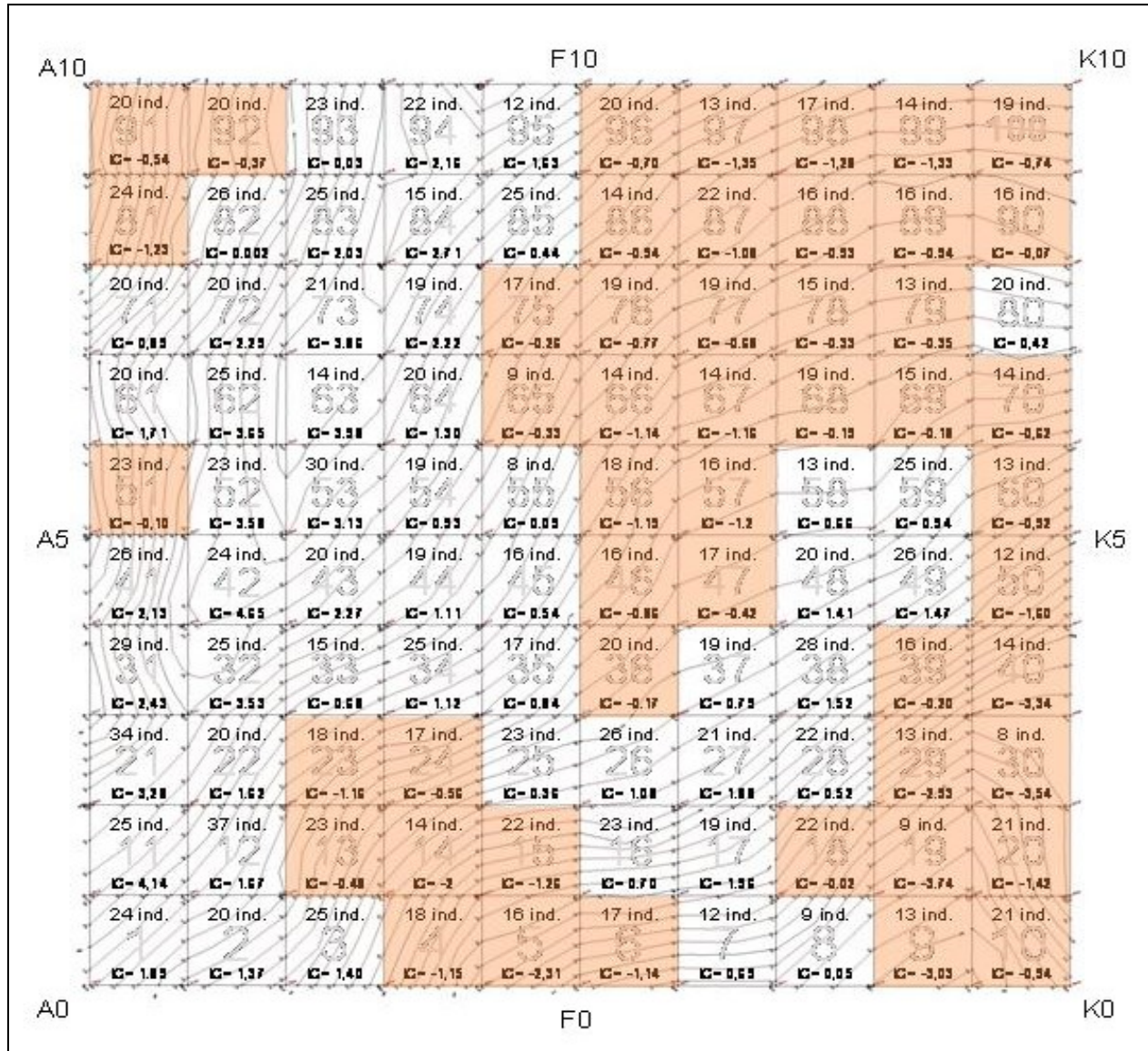


Fig. 3. Topographic map of the sampled area showing the spatial distribution of the concave (colored) and the convex (white) plots.

In the 100 plots we found 1881 trees of 206 species, with means of 18.81 individuals and 14.49 species per plot. We estimated an overall biomass of 255.553 Mg C.ha⁻¹, considering live and dead trees, palms and pteridophytes. The sub-community of the 49 concave plots harbored 804 trees, a mean of 16.40 individuals per plot and a total of 104.703 Mg C.ha⁻¹. The sub-community of the 51 convex plots harbored 1077 trees, a mean number of 21.11 individuals per plot and a total of 150.850 Mg C.ha⁻¹. The Mann-Whitney test showed a statistically difference (p= 0.0179) between the AGB of the two sub-communities.

Biomass and tree density showed no correlation with inclination, but tree density showed a significant correlation with convexity even after controlling for the effects of distance and biomass (Table 1).

Table 1. Results of simple and partial Mantel tests of correlation among variables (biomass, convexity, density).

matrix 1	matrix 2	matrix 3 (constant)	correlation	p
biomass	convexity	-	0,1189	0,014
biomass	convexity	distance	0,1173	0,019
biomass	convexity	density	0,0604	0,191
density	convexity	-	0,2602	0,001
density	convexity	distance	0,2416	0,001
density	convexity	biomass	0,2403	0,001
biomass	inclination	-	-0,0107	0,556
biomass	inclination	distance	-0,0122	0,776
biomass	inclination	density	-0,0272	0,524
density	inclination	-	0,075	0,083
density	inclination	distance	0,0561	0,236
density	inclination	biomass	0,07	0,099

Biomass and convexity showed a significant correlation even after controlling for the effects of distance, but when we controlled for the effect of density, the correlation disappeared and lose its significance, meaning that this correlation was affected by the tree density in the plots (Table 1).

These relationships became visually more evident when we used kriging to model the spatial distribution of the variables (Fig. 5).

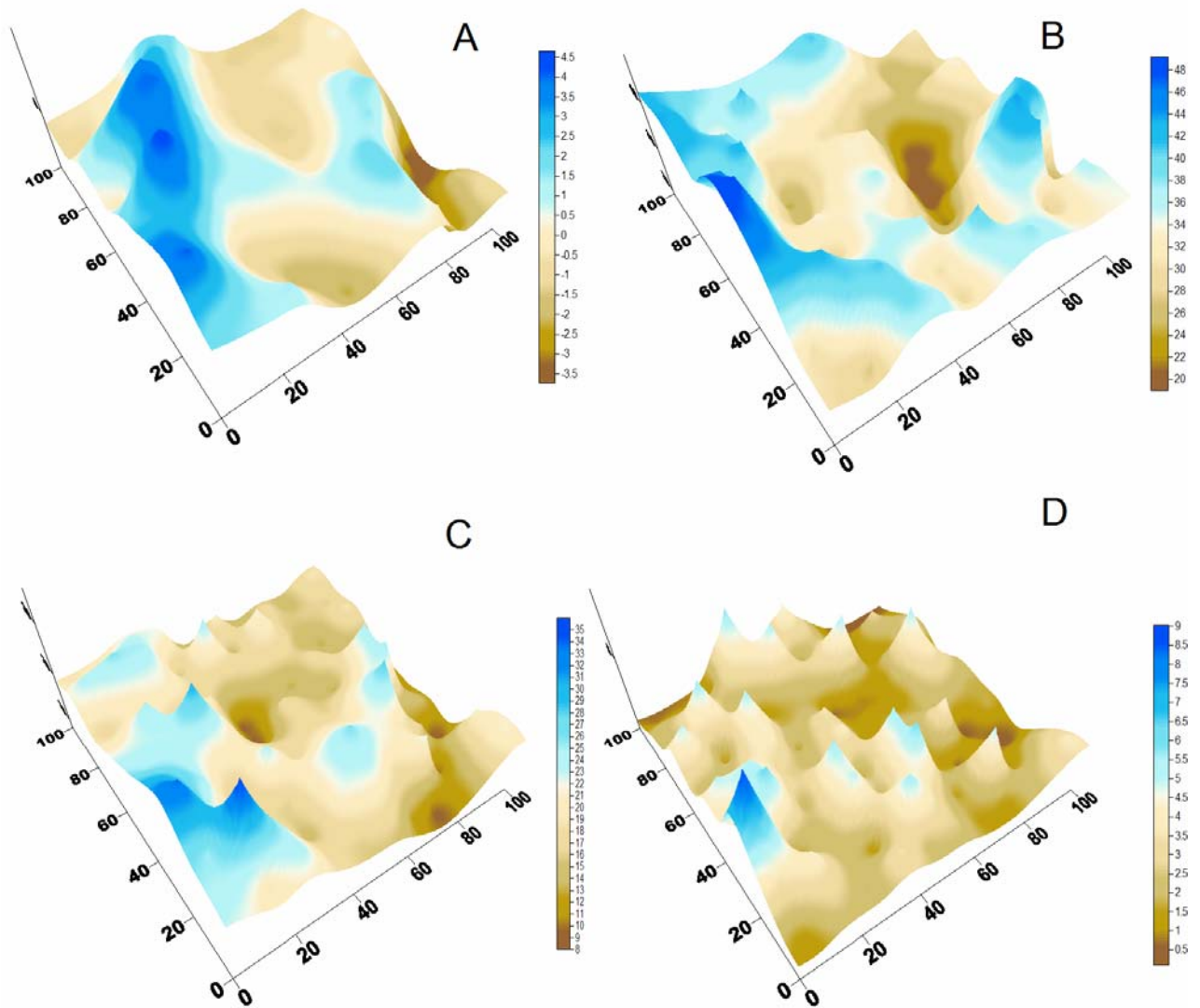


Fig. 5. Spatial distribution of the variables through kriging. (A) Index of Convexity. (B) slope angle. (C) stem density. (D) biomass.

Semivariograms showed the spatial structure assumed by the variables (Fig. 6). Biomass was randomly distributed in space, that is, it showed no spatial aggregation even at short distances.

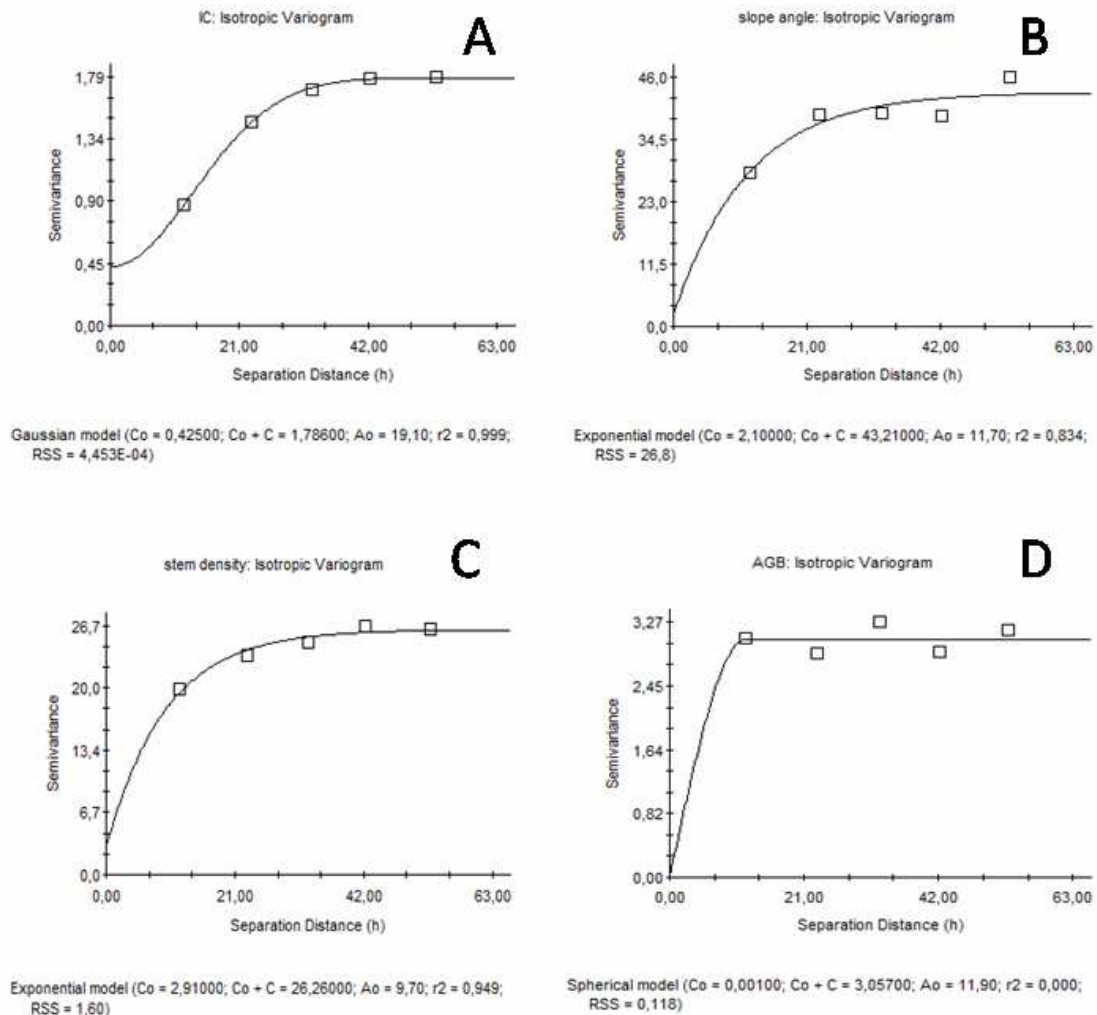


Fig. 6. Semivariograms showing the spatial structure assumed by the variables. (A) IC. (B) slope angle. (C) stem density. (D) aboveground biomass.

Discussion

The overall value of AGB we found was similar to the median AGB value of 241 Mg/ha obtained by Brown (1997 in Clark & Clark 2000) in 12 inventories in neotropical moist and wet dense forest on upland sites. Methodological differences impose difficulties in the comparisons between the AGB stored in Atlantic *versus* Amazonian forests. The surveys vary in total area and Amazonian surveys usually record trees with $DBH \geq 10$ cm whereas Atlantic forest surveys record trees with $DBH \geq 4.8$ cm.

As we expected, soil water content was higher in concave plots, a result meaning that different processes prevail in the soil of concave and convex sites, with accumulation prevailing in concave sites and withdrawing predominating in convex sites, thus constituting two contrasting micro-habitats. We initially presumed that biomass would be greater in concave micro-habitats because of the water and nutrient stress gradient between concave and convex sites observed by other authors (Aiba *et al.* 2004) and the different influence that they exert on plant establishment and growth (Laurance *et al.* 1999). Although AGB did not correlate with the IC at the plot scale (10 m), the overall AGB values showed difference when we considered all the convex plots pooled together as a subcommunity (henceforth called convex subcommunity) and all the concave plots as another subcommunity (henceforth called concave subcommunity). The difference we found was contrary to our expectation: the concave subcommunity had a smaller AGB than the convex subcommunity. Differently from AGB, tree density significantly correlated with IC. However, also contrarily to our expectancies, we observed a significantly larger number of individuals in the convex than in the concave plots.

Structure and biomass of tropical rainforests are reported to vary with soil type (Pires & Prance 1985; Tuomisto *et al.* 1995), soil nutrients (Laurance *et al.* 1999), climate (Holdridge 1979), disturbance regime (Lugo & Scatena 1996), successional status (Saldarriaga *et al.* 1988),

topographic position (Austin *et al.* 1996), and human impacts (Brown *et al.* 1994; Laurance *et al.* 1997; Gaston *et al.* 1998).

Plant distribution and performance have been strongly correlated with microtopographic variation in several studies of a variety of life forms (herbs, shrubs, trees) across different habitats, such as grasslands, swamps, and forests (Collins *et al.* 1982; Hardin & Wistendahl 1983; Huenneke & Sharitz 1986; Titus 1990; Ehrenfeld 1995a; Beatty 1984; Sterling *et al.* 1984). Yamakura *et al.* (1986) reported that plant biomass changed from plot to plot due to the mosaic of patches at different stages of maturity and the variability of micro-habitats exhibited by tropical forests.

Explanations for the pattern we found may be related to the different habitat conditions between the two contrasting types of micro-relief considered here, as already evoked by the favorableness theory. The microtopographic condition, expressed in terms of concave or convex micro-relief, induces to differential rates of several processes, like seed, litter, and organic matter accumulation (Huenneke & Sharitz 1986) and disturbance regimes (Kubota *et al.* 2004). We suppose that site characteristics interacting with species attributes, such as variation in species germination requirements and differences in growth and mortality at different microtopographic positions, underlie the pattern we found.

We believe that the higher soil water content of the concave micro-habitats could act as an environmental filter, thus restraining the establishment of some species by creating an excessively humid soil. The abundant rainfall throughout the year and the absence of a biologically dry season in the area we studied indicate that water shortage would seldom act as a limitation for individual establishment and growth. However, excessive water accumulation in a concave, relatively shallow soil lying on impermeable bedrock (granite and gneiss) can limit germination and plant life.

Clark & Clark (2000) found clear effects of both soil type and topographic position on forest structure and also detected lower stem densities in the lower slope positions and no correlation between AGB and inclination. They did not credit their results to the nutrient status of the soil, but to frequent flooding of the micro-sites at the inferior slope.

Besides water accumulation, concave microtopography induces differences in light exposure in relation to convex microtopography due to its very geometry: the border walls can cast shadow towards the center, depending on the Sun position along the day or the year. In the area we studied, the concave plots were located at the lower part (~350 m.a.s.l.), whereas the convex plots were located at the higher part (~400 m.a.s.l.).

In mountainous landscapes, higher areas are exposed to sunlight for longer periods of time than lower areas, and the nearly overhead trajectory of the sun in tropical sky makes its light strike the soil in different angles and for different periods. The drying and heating effect of the sun in the forest soil changes the surface microclimate creating contrasting types of micro-habitats (Ricklefs 1977) and exert influence on several other microclimatic variables, such as soil and air temperature and ground evaporation (Körner 2007), which could directly affect species germination and growth. In an environment where water is never limited, competition for light seems to be a good explanation for differences on forest structure.

The distinct soil water content and light environment between concave and convex micro-relief could influence other variables, which are likely to vary between hummocks and hollows and affect habitat quality, thus modifying the rates of several other processes related to forest structure, such as redox potentials and compaction levels (Ehrenfeld 1995b). Contrarily to intuition, we think that these factors (different water, litter, and light conditions) act as environmental filters for plant establishment and growth and could explain the lower biomass values we found in the concave plots.

Our results agree with McConaughay & Coleman (1998), who adopted predictions from the optimal partitioning theory to investigate biomass allocation patterns across different gradients of light, nutrients, and water. They reported that growth rates were substantially altered by water stress, but water availability did not influence biomass allocation. McConaughay & Coleman (1998) concluded that the optimal partitioning model did not apply to the broad gradient of water availability. Apparently, our findings also contradict the predictions from the optimal partitioning theory, which states that plants growing in water-abundant environments, as is the case of the concave plots in our survey, would allocate more biomass to the above-ground structures and less to the root system than plants growing in water-limiting environments, as is the case of the convex plots in our survey. Although more studies are necessary, the application of the optimal partitioning theory as concerned to water availability in the Atlantic Dense Rainforest seems not hold in face of our results.

Microtopographic variations influence tree above-ground biomass distribution in the Atlantic Rainforest by limiting biomass in concave micro-sites. Our results support the theory of favorableness even at a fine spatial scales as adopted in this study. Realizing how biomass responds to environmental variables can greatly enhance the understanding of plant community responses to novel environmental conditions and the predictions of the ecological outcome of anthropogenically induced environmental changes.

Acknowledgements

We thank to the Fundação de Amparo a Pesquisa no Estado de São Paulo-FAPESP for the grants for the first author; and to all the researchers team of Biota-Gradiente Funcional. This research was supported by the State of São Paulo Research Foundation (FAPESP) as part of the Thematic Project Functional Gradient (Process Number 03/12595-7), within the BIOTA/FAPESP Program

- The Biodiversity Virtual Institute (www.biota.org.br). COTEC/IF 41.065/2005 and IBAMA/CGEN 093/2005.permits.

Literature cited

- Aiba, S.; Kitayama, K. & Takyu, M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species of a montane Forest on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology** **174**: 147-161.
- Austin, M.P.; Pausas, J.G. & Nicholls, A.O. 1996. Patterns of tree species richness in relation to environment in southeastern New South Wales, Australia. **Austral Journal of Ecology** **21**: 154-164.
- Beatty, S.W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. **Ecology** **65(5)**: 1406-1419.
- Bedford, D.R. & Small, E.E. 2008. Spatial patterns of ecohydrological properties on a hillslope-alluvial fan transect, central New Mexico. **Catena** **73**: 34-48.
- Brower, J.E.; Zar, J.H. & von Ende, C.N. 1998. **Fields and Laboratory Methods for General Ecology** (4th Edition). MacGrow-Hill.
- Brown, S.; Iverson, L.R. & Lugo, A.E. 1994. Land-use and biomass changes of forests in peninsular Malaysia from 1972 to 1982: a GIS approach. Pp. 117-143. *In*: V.H. Dale (Ed.), Effects of land-use change of atmospheric CO₂ concentrations: South and Southeast Asia as a case study. Springer, New York.
- Chambers, J. Q.; Higuchi, N.; Schimel, J. P.; Ferreira, L. V.; Melack, J. M. 2000. Decomposition and carbon cycling of dead wood in tropical forests on the central Amazon. **Oecologia** **122**:380-388.

- Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Tribuzy, E.S.; Trumbore, S.E. 2001. Carbon sink for a century. **Nature** **410**: 429.
- Chave, J.; Condit, R.; Lao, S.; Caspersen, J.P.; Foster, R.B. & Hubbell, S.P. 2003. Spatial and Temporal Variation of Biomass in a Tropical Forest: Results from a Large Census Plot in Panama. *Journal of Ecology* 91(2): 240-252.
- Chave, J; Andalo, C; Brown, S; Cairns, MA; Chambers, JQ; Eamus, D; Fölster, H; Fromard, F; Higuchi, N; Kira, T; Lescure, JP; Nelson, BW; Ogawa, H; Puig, H; Riéra, B; Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Oecologia** **145**:87-99.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in Costa Rica tropical rain forest. **Journal of Ecology** **82**: 865–872.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. **Forest Ecology and Management** **137**:185–198.
- Collins, S.L.; Perini, J.V. & Vankat, J.L. 1982. Woody vegetation and microtopography in the bog meadow association of Cedar bog, a west central Ohio USA fen. **American Midland Naturalist** **108**: 245-249.
- Dale, M. R. T.; Dixon, P.; Fortin, M.-J.; Legendre, P.; Myers, D. E. & Rosenberg, M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. **Ecography** **25**: 558–577.
- Dixon, R.K.; Brown, S.; Houghton, R.A.; Solomon, A.M.; Trexler, M.C.; Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science** **263**: 185-190.
- Ehrenfeld, J.G. 1995a. Microtopography and vegetation in Atlantic white cedar swamps: the effect of natural disturbances. **Canadian Journal of Botany** **73**: 474-484.

- Ehrenfeld, J.G. 1995b. Microsite differences in surface substrate characteristics in *Chamaecyparis* swamps of the New Jersey Pinelands. **Wetlands** **15**: 183-189.
- Gamma Design 2004. GS+: Geostatistics for the Environmental Sciences. Gamma Design Software. Plainwell, Michigan, USA.
- Gaston, G.; Brown, S.; Lorenzini, M. & Singh, K.D. 1998. State and change in carbon pools in the forests of tropical Africa. **Global Change Biology** **4**: 97-114.
- Goulden, M.L., Miller, S.D., Rocha, H.R., Menton, M.C. & Freitas, H.C. 2004. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. **Ecological Applications** **14**: S42-S54.
- Grace, J. 2004. Understanding and managing the global carbon cycle. **Journal of Ecology** **92**:189-202.
- Grace, J; Lloyd, J; McIntyre, J; Miranda, AC; Meir, P; Miranda, HS; Nobre, C; Moncrieff, J; Massheder, J; Malhi, Y; Wright, I; Gash, J. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in Southwest Amazonia, 1992 to 1993. **Science** **270**:778-780.
- Hardin, E.D. & Wistendahl, W.A. 1983. The Effects of Floodplain Trees on Herbaceous Vegetation Patterns, Microtopography and Litter. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **110(1)**: 23-30.
- Holdridge, L.R. 1979. **Ecologia Basada en Zonas de Vida**. Editorial IICA, San Jose, Costa Rica.
- Houghton, R.A.; Lawrence, K.L.; Hackler, J.L.; Brown, S. 2001. The spatial distribution of Forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. **Global Change Biology** **7**:731-746.
- Hueck, K. 1966. **Die Wälder Südamerikas: Oekologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung**. Fisher Verlag, Stuttgart.
- Keller, M.; Alencar, A.; Asner, G.P.; Braswell, B.; Bustamante, M.; Davidson, E.; Feldpausch, T.; Fernandes, E.; Goulden, M.; Kabat, P.; Kruijt, B.; Luizão, F.; Miller, S.; Markewitz, D.;

- Nobre, A.D.; Nobre, C.A.; Filho, N.P.; Rocha, H.R.; Dias, P.S.; Vonrandow, C.; Vourlitis, G.L. 2004. **Ecological Research in the Large Scale Biosphere Atmosphere Experiment in Amazonia (LBA): Early Results**. Ecological Research in LBA.
- Köppen, W. 1948. **Climatología**. Fondo de Cultura Económica. México.
- Körner, C. 2007. The use of altitude in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution** **22(11)**: 569-574.
- Kubota, Y.; Murata, H. & Kikuzawa, K. 2004. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. **Journal of Ecology** **92**: 230-240.
- Laurance, W.F.; Laurance, S.G.; Ferreira, L.V.; Rankin-de-Merona, J.M.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. **Science** **278**: 1117-1118.
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management** **118**: 127-138.
- Legendre, P & Fortín, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio** **80**: 107-138.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. **Numerical ecology**. Elsevier Science B.V., New York.
- Lugo, A.E. & Brown, S. 1986. Steady state ecosystems and the global carbon cycle. **Vegetatio** **68**:83–90.
- Lugo, A.E. & Scatena, F.N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. **Biotropica** **28**: 585-599.
- Malhi, Y. & Grace, J. 2000. Tropical forests and carbon dioxide. **Trends in Ecology and Evolution** **15**:332–337.
- Malhi, Y.; Phillips, O.L.; Lloyd, J.; Baker, T.; Wright, J.; Almeida S.; Arroyo, L.; Frederiksen, T.; Grace, J.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, W.F.; Leão, C.; Lewis, S.; Meir, P.;

- Monteagudo, A.; Neill, D.; Nuñez Vargas, P.; Panfil, S.N.; Patiño, S.; Pitman, N.; Quesada, C.A.; Rudas-Ll, A.; Salomão, R.; Saleska, S.; Silva, N.; Silveira, M.; Sombroek, W.G.; Valencia, R.; Vásquez Martinez, R.; Vieira, I.G.C. & Vinceti, B. 2002. An international network to monitor the structure, composition, and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). **Journal of Vegetation Science** **13**: 439–450.
- McConnaughay, K.D.M. & Coleman, J.S. 1998. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. **Ecology** **80**(8): 2581–2593.
- Monk, C.D. 1967. Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida. **The American Naturalist** **101**: 173-187.
- Nascimento, H.E.M. & Laurance, W.F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforest: a landscapescale study. **Forest Ecology and Management** **168**: 311-321.
- Palace, M.; Keller, M.; Asner, G.P.; Silva, J.N.M. & Passos, C. 2007. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management** **238**: 309-318.
- Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Higuchi, N.; Laurance, W.F.; Nunez, P.V.; Vásquez, R.M.; Laurance, S.G.; Ferreira, L.V.; Stern, M.; Brown, S. & Grace, J. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science** **282**:439–442.
- Pires, J.M. & Prance, G.T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. Pp. 109-145. *In*: G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press, New York.
- Proctor, J.; Anderson, J.M.; Chai, P. & Vallack, H.W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak I. Forest environment, structure, and floristics. **Journal of Ecology** **71**: 237–260.
- Richards, P.W. 1952. **The tropical rainforest**. Cambridge University Press. Cambridge.

- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species richness: a hypothesis. **The American Naturalist** **111**: 376-381.
- Rocha, H.R., Goulden, M.L., Miller, S.D, Menton, M.C., Pinto, L.D.V.O., Freitas, H.C. & Figueira, A.M.S. 2003. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. **Ecological Applications** **14**(4) Suppl.: S22-S32.
- Rosenberg, M.S. 2001. PASSaGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.
- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L. & Uhl, C. 1988. Longterm chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology** **76**: 938-958.
- Saleska, S.R.; Miller, S.D.; Matross, D.M.; Goulden, M.L.; Wofsy, S.C.; da Rocha, H.R.; de Camargo, P.B.; Crill, P.; Daube, B.C.; de Freitas, H.C.; Huttyra, L.; Keller, M.; Kirchoff, V.; Menton, M.; Munger, W.; Pyle, E.H.; Ricee, A.H.; Silva, H. 2003. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science** **302**: 1554–1557.
- Sterling, A.; Peco, B.; Casado, M.A.; Galiano, E.F. & Pineda, F.D. 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. **Oikos** **42**: 334-342.
- Terborgh, J. 1973. On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. **The American Naturalist** **107**(956): 481-501.
- Tiepolo, G.; Calmon, M. & Feretti, A.R. 2002. Measuring and Monitoring Carbon Stocks at the Guaraqueçaba Climate Action Project, Paraná, Brazil. *In*: **International Symposium on Forest Carbon Sequestration and Monitoring**. Extension Serie No. 153: 98-115.
- Titus, J.H. 1990. Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **117**: 429-437.

- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. & Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science** **269**: 63-66.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. **Classificação de Vegetação Brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- Vetter, R.E.; Botosso, P.C. 1989. El Niño may affect growth behavior of Amazonian tree. **GeoJournal** **19**: 419–421.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. **Science** **147**: 250-260.
- Yamakura, T.; Hagihara, A.; Sukardjo, S. & Ogawa, H. 1986. Aboveground biomass of tropical rain forest stands in Indonesian Borneo. **Vegetatio** **68**: 71-82.
- Yamakura, T.; Kanzaki, M. Itoh, A.; Ohkubo, T.; Ogino, K.; Chai, E.O.K.; Lee, H.S. & Ashton, P.S. 1995. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. **Tropics** **5**: 41-56.

CAPÍTULO 3

Estrutura e Diversidade da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica

André Luis Casarin Rochelle ¹, Roque Cielo-Filho ² e Fernando Roberto Martins ³

1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.
2. Seção de Dasonomia, Instituto Florestal, Caixa Postal 1322, São Paulo 01059-970, SP, Brasil.
3. Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

RESUMO

(Estrutura e Diversidade da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica). Descrevemos a estrutura da comunidade arbórea em 1 hectare de floresta primária (S 23° 21' 59.8" – O 45° 05' 02.8") e comparamos sua riqueza e diversidade com vários outros levantamentos para investigar quais florestas brasileiras abrigam a maior riqueza e diversidade de espécies arbóreas. Amostramos os indivíduos arbóreos ($PAP \geq 15$ cm) em 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m. Encontramos 1881 indivíduos de 206 espécies, 102 gêneros e 48 famílias, sendo 1578 árvores (83,89%), 237 palmeiras (12,59%), 8 samambaias arborescentes (0,42 %) e 58 mortos (3,08 %). *Euterpe edulis* obteve o maior IVI e a maior densidade. Rubiaceae, Myrtaceae e Arecaceae foram as famílias de maior densidade, somando 839 indivíduos (44,60%) e Myrtaceae (42), Rubiaceae (18) e Fabaceae (15) foram as mais ricas. Ocorreram duas espécies novas e duas espécies tiveram seu primeiro registro para o estado de São Paulo. A diversidade ($H' = 4,48 \text{ nats.indivíduo}^{-1}$) e a riqueza da área estão entre as maiores registradas em levantamentos de florestas brasileiras. Concluimos que as florestas atlânticas do Espírito Santo são as mais ricas e diversas do país, seguidas por trechos de floresta amazônica e da floresta atlântica do estado de São Paulo.

Palavras-chave: floresta Atlântica, florestas brasileiras, fitossociologia.

ABSTRACT

(Tree community structure and diversity of a stand of the Dense Ombrophilous Forest). We described the tree community structure in a 1-ha plot (S 23° 21' 59.8" – O 45° 05' 02.8") and compared with other surveys to assess which Brazilian forests harbor the greater tree species richness and diversity. We sampled all stems (dbh $\geq$ 4,8 cm) in a 100 contiguous 10 x 10 m plots. We found 1881 stems of 206 species, 102 genera and 48 families. 1578 stems were trees (83,89%), 237 palms (12,59%), 8 ferns (0,42 %) and 58 standing dead trees (3,08 %). *Euterpe edulis* had the highest IV and stem density (179 individuals). Rubiaceae, Myrtaceae and Arecaceae had the highest stem density, summing 839 individuals (44,60%). Myrtaceae (42), Rubiaceae (18) e Fabaceae (15) were the richest families. We found two new species and two other species had their first record in São Paulo state. The species richness and diversity ($H' = 4.48 \text{ nats.indivíduo}^{-1}$) are among the highest ever recorded in Brazilian forests. We concluded that the Atlantic forest in the Espírito Santo state is the most tree rich and diverse forest in Brazil followed by some stands in Amazonia and São Paulo state.

Keywords: Atlantic forest, Brazilian forests, phytosociology.

Introdução

O bioma da Floresta Atlântica originalmente cobria uma área de aproximadamente 1.100.000 km² (Siqueira 1994) e estendia-se do estado do Rio Grande do Norte ao estado do Rio Grande do Sul. Atualmente restam apenas 7,6% de sua cobertura original (SOS Mata Atlântica 1993), e seus remanescentes são considerados um *hotspot* da diversidade mundial (Myers *et al.* 2000). O bioma da Floresta Atlântica é constituído por várias Regiões Fito-Ecológicas, nas quais ocorrem várias formações florestais (IBGE 1992) e ecossistemas associados (Scarano 2002). Localizado no sudeste do Brasil, o estado de São Paulo apresentava cerca de 82% de sua área coberta pelas florestas atlânticas (Victor 1977), mas dados recentes (Kronka *et al.* 2003) mostraram que restam apenas 12% da cobertura florestal original. Os remanescentes das florestas atlânticas ocorrem espalhados em fragmentos, a maioria com área menor que 100 ha (Tabanez & Viana 2000) em diferentes situações de conservação.

Estudos quantitativos da vegetação natural são importantes porque permitem conhecer a composição e a estrutura comunitária dos remanescentes vegetacionais, assim como os principais impactos sofridos pelas espécies em decorrência de variáveis naturais ou atividades antrópicas. A Fitossociologia é um ramo da Ecologia Vegetal que surgiu da necessidade de avaliar quantitativamente os padrões de associação das espécies componentes das diferentes comunidades vegetais (Braun-Blanquet 1966). Mediante seus descritores, calculados matematicamente, é possível descrever a estrutura da comunidade, determinando quais são as espécies dominantes, de maior frequência e densidade, ponderadas em termos de sua importância sociológica. Estudos fitossociológicos são essenciais para qualquer projeto de preservação ou recuperação em qualquer ambiente, principalmente nas florestas atlânticas. Espalhados por uma vasta região ao sul da Floresta Amazônica e ao leste da Cordilheira dos Andes, os remanescentes das florestas atlânticas abrangem ambientes regulados por uma complexa interação de variados

fatores que atuam com diferentes intensidades no tempo e variam em qualidade no espaço. Localizados nas regiões mais populosas do Brasil, tais remanescentes se encontram sob forte pressão antrópica, e estudos fitossociológicos desses remanescentes podem fornecer informações valiosas para seu manejo. Além disso, a publicação de estudos fitossociológicos permite a compilação e a elaboração de um grande conjunto de metadados, que abrangem áreas geográficas maiores, possibilitando a análise de padrões de riqueza e distribuição de espécies em escalas maiores, regionais e até continentais.

Os mecanismos de geração e manutenção da biodiversidade em florestas tropicais são uma das questões centrais em Ecologia de Comunidades, e a pergunta: “Quantas espécies são capazes de coexistir em um único hectare?”, é recorrente na literatura científica atual (Wright 2002), especialmente diante das alarmantes taxas de extinção de espécies e destruição de habitats. Alguns autores referem-se às florestas úmidas do sudeste da Ásia como sendo as mais ricas em espécies arbóreas do mundo (Ashton 1977, Whitmore 1984). Essa afirmação decorre do fato de ocorrerem entre 120 e 200 espécies de árvores com $DAP \geq 10$ cm por hectare em alguns trechos daquelas florestas (Gentry 1988a). Porém, Gentry (1988b) evocou o título de maior diversidade mundial para as florestas amazônicas. Por outro lado, outros autores (por exemplo, Silva & Leitão Filho 1982, Martins 1989, Mantovani 1990, Joly *et al.* 1991, Leitão Filho 1994, Siqueira 1994) referiram-se à floresta atlântica de encosta como possuidora de elevada diversidade florística, em alguns locais maior que as observadas em trechos da floresta amazônica de terra firme (Silva & Leitão Filho 1982, Martins 1989, Brown Jr. & Brown 1992, Caiafa & Martins 2007). Tabarelli & Mantovani (1999) discordaram dessa afirmação e consideraram a floresta atlântica de encosta do estado de São Paulo como possuidora de reduzida riqueza de espécies arbóreas nos níveis local e regional.

As declarações desses autores foram fundamentadas em estudos locais ou na comparação de poucos levantamentos, e persiste a questão de saber se a diversidade dos biomas da Floresta Amazônica e da Floresta Atlântica se equivale. Não basta aceitar tacitamente que o Brasil é o país da megabiiodiversidade; é necessário qualificar essa diversidade (Quais são as espécies? Qual é a riqueza?), quantificá-la (Qual é a abundância de cada espécie? Como a abundância varia? Qual é o valor numérico da diversidade?) e modelá-la (Onde está a diversidade? Como varia no espaço? A diversidade responde a variáveis ambientais?) mediante a consecução e a publicação de estudos fitossociológicos (Caiafa & Martins 2007). Nosso objetivo foi responder a questão: Quais florestas brasileiras apresentam as maiores riquezas e diversidade de espécies arbóreas? Para responder a essa questão, descrevemos a estrutura da comunidade arbórea de um hectare da Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual da Serra do Mar, em Ubatuba, estado de São Paulo, e comparamos a riqueza e a diversidade da área estudada com outros levantamentos realizados em florestas brasileiras.

Material e métodos

O estudo foi conduzido na Fazenda Capricórnio, na parte pertencente ao Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), localizado no município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo (Figura 1). O PESM foi criado em 1977 e representa a maior porção contínua preservada de Mata Atlântica do Brasil, com uma área total de aproximadamente 380.000 ha.

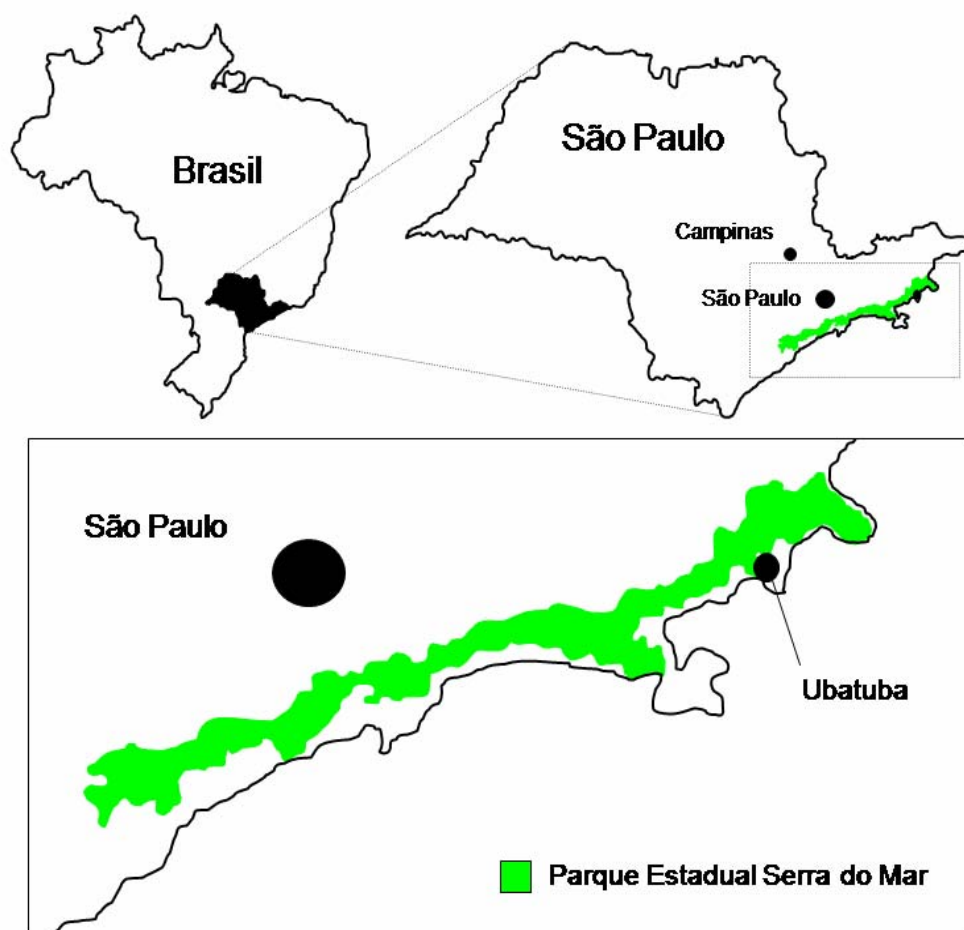


Figura 1. Localização da área de estudo no Estado de São Paulo.

As altitudes no Núcleo Picinguaba variam do nível do mar a 1.340 metros. O mosaico vegetacional que recobre a área inclui Formações Pioneiras com Influência Marinha (Dunas), Fluvial (Caxetal) e Flúvio-Marinha (Mangue) e Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Mata de Restinga), Submontana e Montana (Assis 1999). O clima regional é tropical úmido, sem estação seca (Setzer 1966), com uma precipitação média anual superior a 2.200 mm. Mesmo nos meses mais secos, junho a agosto, a precipitação média mensal nunca é inferior a 80 mm. O relevo regional é representado pela Província Costeira, que se limita a leste com o Oceano Atlântico e a oeste com o Planalto Cristalino Atlântico, representado nesse limite pelas escarpas

festonadas e espigões digitados da Serrania Costeira (Ponçano *et al.* 1981). A área amostral (23° 21'59.8"S – 45° 05'02.8"W) encontra-se localizada numa das escarpas da Serrania Costeira, num trecho de floresta primária entre 348 e 395 m de altitude e constitui uma das áreas 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** (processo FAPESP 03/12595-7), realizado no âmbito do programa Biota-Fapesp e coordenado por Carlos Alfredo Joly, do Instituto de Biologia/UNICAMP e Luiz Antonio Martinelli, do Centro de Energia Nuclear na Agricultura/USP.

Realizamos a amostragem num gradil de 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m, dispostas em um quadrado de 100 x 100 m, totalizando um hectare. Uma equipe especializada realizou o levantamento topográfico da área (Figura 2) utilizando instrumentos de agrimensura e teodolito de precisão. As parcelas foram delimitadas com estacas de PVC e fita plástica zebrada, e em seu interior foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com perímetro do tronco (PAP) mínimo de 15 cm à altura do peito (130 cm a partir do chão).

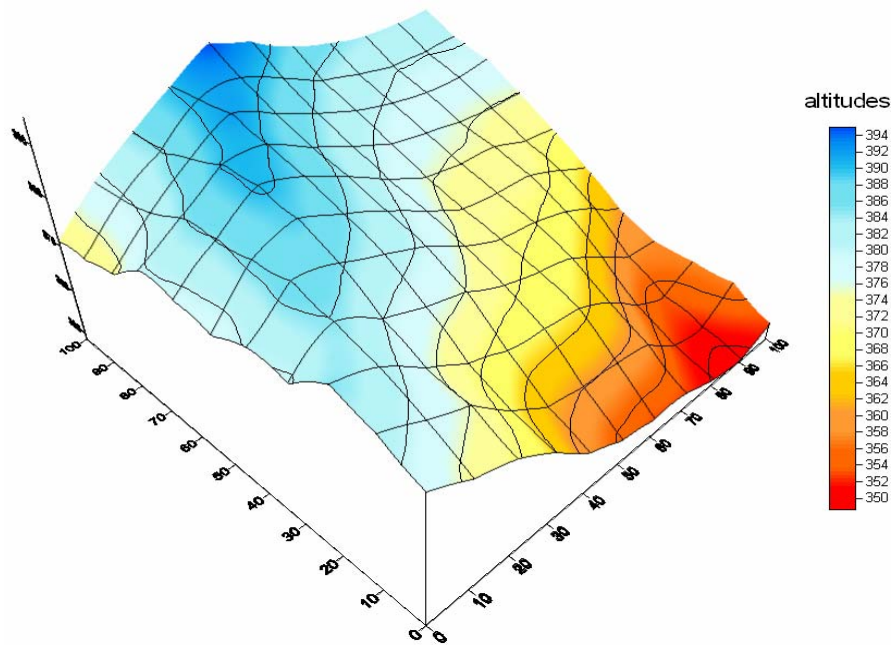


Figura 2. Modelo topográfico digital da área de estudo com espaçamento entre as curvas de nível de 5 metros.

Etiquetamos os indivíduos arbóreos, determinamos sua localização por coordenadas XY dentro da parcela e medimos sua altura e o perímetro de seus caules (130 cm a partir do chão). Posteriormente, coletamos material botânico para identificação taxonômica. Herborizamos o material, seguindo as técnicas convencionais (Mori *et al.* 1989) e fizemos sua identificação no Laboratório de Sistemática do Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas, com auxílio de literatura especializada, comparação com o material incluído no acervo do Herbário UEC e consulta a taxonomistas especialistas. Calculamos os descritores fitossociológicos no software Fitopac 1.6. (Shepherd 1996).

Realizamos um levantamento bibliográfico sobre publicações de listagem de espécies e tabelas fitossociológicas em diferentes formações florestais brasileiras. Seleccionamos os trabalhos que apresentassem os maiores valores de riqueza e diversidade de espécies arbóreas tentando abranger o maior número de unidades federativas possíveis e montamos dois bancos de

dados para compararmos os levantamentos em relação à riqueza e a diversidade de espécies. Em uma primeira análise incluímos 42 levantamentos realizados em diferentes formações florestais brasileiras, sob diferentes métodos (parcelas ou quadrantes), com diferentes áreas amostrais (0,3 a 40 hectares) e critérios de amostragem ($PAP \geq 7,85$ a $PAP \leq 31,4$ cm). Em uma segunda análise refinamos este banco de dados e incluímos apenas levantamentos com 1 ha de área amostral e que amostraram árvores com $DAP \geq 10$ cm. Nosso banco de dados incluiu os levantamentos utilizados por Tabarelli & Mantovani (1999), excluindo apenas os trabalhos realizados fora do Brasil e o trabalho de Peixoto & Gentry (1990) que inclui lianas na amostragem.

Resultados

Amostramos 1881 indivíduos arbóreos com $PAP \geq 15$ cm, sendo 1578 árvores (83,89%), 237 palmeiras (12,59%), 8 samambaias arborescentes (0,43 %) e 58 indivíduos mortos (3,09 %), pertencentes a 206 espécies, 98 gêneros e 48 famílias (Tabela 1).

Tabela 1. Levantamento fitossociológico de 1 ha de Floresta Ombrófila Densa Submontana, no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP, segundo a classificação do APG II (2003). (**n.i.**= número de indivíduos; **n.a.**= número de amostras; **De.R.**= Densidade Relativa; **Do.R.**= Dominância Relativa; **Fr.R.**= Frequência Relativa; **IVI**= Índice de Valor de Importância).

Espécie	Família	n.i.	n.a.	De.R.	Do.R.	Fr.R.	IVI
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Arecaceae	179	78	9.54	2.19	5.24	16.97
<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.	Rubiaceae	147	65	7.84	3.74	4.37	15.94
Morta	Mortas	60	41	3.20	6.16	2.75	12.11
<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A. Robyns	Malvaceae	61	43	3.25	3.89	2.89	10.03
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	Sapotaceae	49	38	2.61	4.33	2.55	9.49
<i>Faramea pachyantha</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	47	36	2.51	2.85	2.42	7.78
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	29	27	1.55	4.05	1.81	7.41
<i>Calyptranthes grandifolia</i> O. Berg	Myrtaceae	46	32	2.45	2.16	2.15	6.76
<i>Pouteria psammophila</i> (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	30	27	1.60	3.06	1.81	6.47
<i>Coussarea meridionalis</i> var. <i>porophylla</i> (Vell.) Müll. Arg.	Rubiaceae	56	38	2.99	0.71	2.55	6.25
<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltdl. ex DC.) Klotzsch	Rubiaceae	31	26	1.65	2.11	1.75	5.51
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	Phyllanthaceae	19	16	1.01	3.05	1.07	5.13
<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman	Arecaceae	35	27	1.87	1.17	1.81	4.85

<i>Virola gardneri</i> (A. DC.) Warb.	Myristicaceae	15	11	0.80	2.84	0.74	4.37
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	Meliaceae	21	18	1.12	2.04	1.21	4.37
<i>Licania hoehnei</i> Pilg.	Chrysobalanaceae	12	11	0.64	2.95	0.74	4.33
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Clusiaceae	30	28	1.60	0.82	1.88	4.30
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	Myristicaceae	20	14	1.07	2.15	0.94	4.16
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	27	23	1.44	1.17	1.54	4.15
<i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn.	Lauraceae	16	15	0.85	1.79	1.01	3.65
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	Moraceae	31	22	1.65	0.35	1.48	3.48
<i>Mollinedia triflora</i> (Spreng.) Tul.	Monimiaceae	19	17	1.01	1.32	1.14	3.47
<i>Marlierea suaveolens</i> Cambess.	Myrtaceae	22	21	1.17	0.23	1.41	2.81
Indeterminada 1	Indeterminada	14	12	0.75	1.05	0.81	2.60
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	Chrysobalanaceae	18	15	0.96	0.62	1.01	2.59
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	Monimiaceae	19	18	1.01	0.35	1.21	2.57
<i>Guapira hirsuta</i> (Choisy) Lundell	Nyctaginaceae	15	13	0.80	0.76	0.87	2.43
<i>Cryptocaria saligna</i> Mez	Lauraceae	11	11	0.59	1.04	0.74	2.36
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	Sapindaceae	9	8	0.48	1.33	0.54	2.34
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Proteaceae	14	14	0.75	0.65	0.94	2.33
<i>Maytenus robusta</i> Reissek	Celastraceae	7	7	0.37	1.49	0.47	2.33
<i>Meriania calyptata</i> (Naudin) Triana	Melastomataceae	22	15	1.17	0.15	1.01	2.33
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne	Fabaceae	7	6	0.37	1.53	0.40	2.31
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	Arecaceae	17	15	0.91	0.36	1.01	2.27
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl) G. Nicholson	Bignoniaceae	8	8	0.43	1.26	0.54	2.22
<i>Malouetia arborea</i> (Vell.) Miers	Apocynaceae	14	11	0.75	0.67	0.74	2.16
<i>Calyptanthus strigipes</i> O. Berg	Myrtaceae	13	13	0.69	0.50	0.87	2.07
<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C.Berg	Moraceae	10	9	0.53	0.85	0.60	1.99
<i>Guapira cf. venosa</i> (Choisy) Lundell	Nyctaginaceae	6	5	0.32	1.33	0.34	1.98
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	11	11	0.59	0.64	0.74	1.96
<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	Myrtaceae	11	11	0.59	0.59	0.74	1.92
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae	12	11	0.64	0.51	0.74	1.89
<i>Eugenia batingabranca</i> Sobral	Myrtaceae	10	9	0.53	0.62	0.60	1.76
<i>Plinia aff. rivularis</i> (Cambess.) A.D.Rotman	Myrtaceae	10	9	0.53	0.60	0.60	1.74
<i>Licania kunthiana</i> Hook. f.	Chrysobalanaceae	7	7	0.37	0.87	0.47	1.72
<i>Buchenavia kleinii</i> Exell	Combretaceae	4	4	0.21	1.20	0.27	1.68
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	Lamiaceae	12	9	0.64	0.40	0.60	1.65
<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	Monimiaceae	12	12	0.64	0.16	0.81	1.61
<i>Mollinedia uleana</i> Perkins	Monimiaceae	12	12	0.64	0.15	0.81	1.59
<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	Urticaceae	10	7	0.53	0.53	0.47	1.53
<i>Tetrastylidium engleri</i> Schwacke	Olacaceae	7	7	0.37	0.67	0.47	1.52
<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.	Euphorbiaceae	11	10	0.59	0.25	0.67	1.51
<i>Marlierea silvatica</i> (Gardner) Kiaersk.	Myrtaceae	12	8	0.64	0.30	0.54	1.47
<i>Rudgea recurva</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	12	10	0.64	0.16	0.67	1.47
<i>Miconia</i> sp. 1	Melastomataceae	11	11	0.59	0.14	0.74	1.46
<i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret	Arecaceae	4	4	0.21	0.97	0.27	1.45
<i>Eugenia excelsa</i> O. Berg	Myrtaceae	11	10	0.59	0.17	0.67	1.43
<i>Ardisia martiana</i> Miq.	Myrsinaceae	11	11	0.59	0.07	0.74	1.40
<i>Eugenia cf. neoaustralis</i> Sobral	Myrtaceae	10	10	0.53	0.16	0.67	1.37
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Sapotaceae	9	9	0.48	0.27	0.60	1.36
<i>Myrtaceae</i> sp. 1	Myrtaceae	5	5	0.27	0.72	0.34	1.32
<i>Ormosia cf. arborea</i> (Vell.) Harms	Fabaceae	1	1	0.05	1.17	0.07	1.29
<i>Faramea</i> sp. 1	Rubiaceae	5	5	0.27	0.64	0.34	1.24
<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.	Sapotaceae	9	9	0.48	0.15	0.60	1.23

<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müell.-Arg.	Rubiaceae	10	9	0.53	0.08	0.60	1.22
<i>Cordia taguahyensis</i> Vell.	Boraginaceae	9	9	0.48	0.13	0.60	1.21
<i>Euplassa cantareirae</i> Sleumer	Proteaceae	4	4	0.21	0.73	0.27	1.21
<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg	Myrtaceae	9	9	0.48	0.11	0.60	1.20
<i>Brosimum</i> sp. 1	Moraceae	8	7	0.43	0.29	0.47	1.19
<i>Coussarea accedens</i> Mull. Arg.	Rubiaceae	9	8	0.48	0.11	0.54	1.13
<i>Inga tenuis</i> (Vell.) Mart.	Fabaceae	7	7	0.37	0.26	0.47	1.10
<i>Gomidesia spectabilis</i> (DC.) O. Berg	Myrtaceae	7	7	0.37	0.24	0.47	1.08
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae	7	7	0.37	0.23	0.47	1.08
<i>Erythroxylum speciosum</i> O.E. Schulz	Erythroxilaceae	4	4	0.21	0.59	0.27	1.07
<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill.	Euphorbiaceae	4	4	0.21	0.59	0.27	1.07
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	Myrtaceae	6	6	0.32	0.35	0.40	1.07
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Fabaceae	3	3	0.16	0.68	0.20	1.04
<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	Monimiaceae	8	7	0.43	0.15	0.47	1.04
<i>Aniba viridis</i> Mez	Lauraceae	8	7	0.43	0.15	0.47	1.04
<i>Pseudopiptadenia warmingii</i> (Benth.) G.P. Lewis	Fabaceae	2	2	0.11	0.80	0.13	1.04
<i>Fabaceae</i> sp.	Fabaceae	4	4	0.21	0.51	0.27	1.00
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	5	5	0.27	0.38	0.34	0.99
<i>Couepia venosa</i> Prance	Chrysobalanaceae	5	5	0.27	0.37	0.34	0.98
<i>Eugenia prasina</i> O. Berg	Myrtaceae	8	7	0.43	0.08	0.47	0.97
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	Moraceae	2	2	0.11	0.71	0.13	0.95
<i>Ilex theazans</i> Mart.	Aquifoliaceae	6	6	0.32	0.23	0.40	0.95
<i>Marlierea glazioviana</i> Kiareskou	Myrtaceae	7	7	0.37	0.08	0.47	0.93
<i>Miconia dodecandra</i> (Desr.) Cogn.	Melastomataceae	10	4	0.53	0.12	0.27	0.92
<i>Mabea brasiliensis</i> Mull. Arg.	Euphorbiaceae	2	2	0.11	0.66	0.13	0.90
<i>Leandra acutiflora</i> (Naudin) Cogn.	Melastomataceae	7	7	0.37	0.04	0.47	0.88
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Lecythidaceae	5	5	0.27	0.27	0.34	0.87
<i>Alseis floribunda</i> Schott	Rubiaceae	6	6	0.32	0.14	0.40	0.86
<i>Micropholis compta</i> Pierre	Sapotaceae	5	5	0.27	0.25	0.34	0.86
Indeterminada 9	Indeterminada	5	5	0.27	0.25	0.34	0.85
<i>Schefflera calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi	Araliaceae	6	6	0.32	0.12	0.40	0.84
<i>Jacaranda cf. puberula</i> Cham.	Bignoniaceae	2	2	0.11	0.58	0.13	0.82
<i>Ocotea paranapiacabensis</i> Coe-Teixeira	Lauraceae	5	5	0.27	0.19	0.34	0.79
<i>Eugenia melanogyna</i> (D. Legrand) Sobral	Myrtaceae	5	5	0.27	0.15	0.34	0.76
<i>Cyathea atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin	Cyatheaceae	6	6	0.32	0.03	0.40	0.75
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	Caricaceae	4	3	0.21	0.32	0.20	0.74
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	Erythroxilaceae	5	5	0.27	0.13	0.34	0.74
<i>Mollinedia lamprophylla</i> Perkins	Monimiaceae	5	5	0.27	0.13	0.34	0.73
<i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral	Myrtaceae	3	3	0.16	0.36	0.20	0.72
<i>Ocotea elegans</i> Mez	Lauraceae	5	5	0.27	0.12	0.34	0.72
<i>Pouteria cf. venosa</i> (Mart.) Baehni	Sapotaceae	3	3	0.16	0.35	0.20	0.71
<i>Eugenia cuprea</i> (O. Berg) Mattos	Myrtaceae	6	5	0.32	0.05	0.34	0.70
<i>Myrcia richardiana</i> (O. Berg) Kiaersk.	Myrtaceae	5	5	0.27	0.10	0.34	0.70
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand	Myrtaceae	5	5	0.27	0.06	0.34	0.66
<i>Mouriri</i> sp.	Memecylaceae	4	4	0.21	0.18	0.27	0.66
<i>Terminalia cf. januarensis</i> DC.	Combretaceae	2	2	0.11	0.39	0.13	0.63
<i>Daphnopsis schwackeana</i> Taub.	Thymelaeaceae	5	5	0.27	0.03	0.34	0.63
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	Olacaceae	3	3	0.16	0.27	0.20	0.63
<i>Inga capitata</i> Desv.	Fabaceae	4	4	0.21	0.15	0.27	0.63
<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	5	4	0.27	0.07	0.27	0.61

<i>Eugenia</i> sp. 4	Myrtaceae	3	3	0.16	0.22	0.20	0.58
<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	Myrtaceae	4	4	0.21	0.08	0.27	0.57
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult	Rubiaceae	3	3	0.16	0.20	0.20	0.56
<i>Alsophila sternbergii</i> (Sternb.) Conant	Cyatheaceae	3	3	0.16	0.19	0.20	0.55
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	3	3	0.16	0.17	0.20	0.53
<i>Eugenia schuchiana</i> O. Berg.	Myrtaceae	4	4	0.21	0.04	0.27	0.52
<i>Campomanesia cf. phaea</i> (O.Berg) Landrum	Myrtaceae	4	4	0.21	0.03	0.27	0.51
<i>Eugenia kleinii</i> D. Legrand	Myrtaceae	2	2	0.11	0.25	0.13	0.50
<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	Rubiaceae	3	3	0.16	0.13	0.20	0.49
Indeterminada 8	Indeterminadas	2	2	0.11	0.24	0.13	0.48
<i>Aspidosperma olivaceum</i> Müll. Arg.	Apocynaceae	2	2	0.11	0.24	0.13	0.48
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	Cardiopteridaceae	4	3	0.21	0.06	0.20	0.48
<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Baitello	Lauraceae	3	3	0.16	0.11	0.20	0.47
<i>Ocotea odorifera</i> (Vellozo) Rohwer	Lauraceae	3	3	0.16	0.11	0.20	0.47
<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	Fabaceae	2	2	0.11	0.21	0.13	0.45
<i>Licania</i> sp. 1	Chrysobalanaceae	3	2	0.16	0.14	0.13	0.43
<i>Miconia petropolitana</i> Cogn.	Melastomataceae	3	3	0.16	0.06	0.20	0.42
Indeterminada 2	Indeterminadas	2	2	0.11	0.18	0.13	0.42
<i>Matayba intermedia</i> Radlk.	Sapindaceae	3	3	0.16	0.05	0.20	0.41
<i>Chomelia</i> sp.	Rubiaceae	3	3	0.16	0.05	0.20	0.41
<i>Miconia tristis</i> Spring.	Melastomataceae	3	3	0.16	0.04	0.20	0.40
Indeterminada 7	Indeterminadas	3	3	0.16	0.03	0.20	0.39
<i>Alibertia</i> sp. 1	Rubiaceae	3	3	0.16	0.02	0.20	0.38
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	3	3	0.16	0.02	0.20	0.38
<i>Licaria armeniaca</i> (Nees) Kosterm.	Lauraceae	3	3	0.16	0.02	0.20	0.38
<i>Calycorectes acutatus</i> (Miq.) Toledo	Myrtaceae	3	3	0.16	0.02	0.20	0.38
<i>Calypttranthes lucida</i> Mart. ex DC.	Myrtaceae	3	3	0.16	0.02	0.20	0.38
<i>Faramea picinguabae</i> M. Gomes	Rubiaceae	3	3	0.16	0.02	0.20	0.38
<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	Sapotaceae	1	1	0.05	0.26	0.07	0.38
<i>Marlierea</i> sp. 3	Myrtaceae	2	2	0.11	0.13	0.13	0.37
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	Lauraceae	2	2	0.11	0.13	0.13	0.37
<i>Terminalia cf. argentea</i> Mart.	Combretaceae	1	1	0.05	0.24	0.07	0.36
<i>Guatteria</i> sp. 3	Annonaceae	2	2	0.11	0.11	0.13	0.35
<i>Pseudopiptadenia leptostachya</i> (Benth.) Rauschert	Fabaceae	2	2	0.11	0.09	0.13	0.33
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltld.	Solanaceae	3	2	0.16	0.02	0.13	0.31
<i>Nectandra grandiflora</i> Nees	Lauraceae	2	2	0.11	0.06	0.13	0.30
<i>Guatteria</i> sp. 1	Annonaceae	2	2	0.11	0.05	0.13	0.29
<i>Urbanodendron bahiensis</i> (Meisn.) Rohwer	Lauraceae	2	2	0.11	0.05	0.13	0.29
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	2	2	0.11	0.05	0.13	0.29
<i>Rollinia dolabripetala</i> (Raddi) R.E.Fr.	Annonaceae	2	2	0.11	0.04	0.13	0.28
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	2	2	0.11	0.03	0.13	0.27
<i>Matayba cf. inelegans</i> Spruce ex Radlk.	Sapindaceae	2	2	0.11	0.03	0.13	0.27
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> Saint-Hilaire	Malpighiaceae	2	2	0.11	0.02	0.13	0.26
<i>Marlierea excoriata</i> Mart.	Myrtaceae	2	2	0.11	0.02	0.13	0.26
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax	Euphorbiaceae	2	2	0.11	0.02	0.13	0.26
<i>Eugenia fusca</i> O. Berg	Myrtaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.26
<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	Fabaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.26
<i>Eugenia</i> sp. 1	Myrtaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.25
Indeterminada 10	Indeterminadas	1	1	0.05	0.13	0.07	0.25
<i>Guatteria</i> sp. 2	Annonaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.25
<i>Bactris setosa</i> Mart.	Arecaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.25

<i>Inga striata</i> Benth.	Fabaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.25
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	2	2	0.11	0.01	0.13	0.25
<i>Calyptranthes pileata</i> D. Legrand	Myrtaceae	1	1	0.05	0.12	0.07	0.24
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	1	1	0.05	0.10	0.07	0.22
<i>Rapanea hermogenesii</i> Jung. Mend. & Bernacci	Myrsinaceae	1	1	0.05	0.08	0.07	0.20
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae	1	1	0.05	0.07	0.07	0.19
<i>Inga marginata</i> Willd.	Lauraceae	1	1	0.05	0.06	0.07	0.18
<i>Eugenia ternatifolia</i> Cambess.	Myrtaceae	1	1	0.05	0.05	0.07	0.17
<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	Sapotaceae	1	1	0.05	0.05	0.07	0.17
<i>Aniba firmula</i> (Nees & C. Mart.) Mez	Lauraceae	1	1	0.05	0.05	0.07	0.17
<i>Andira cf. ormosioides</i> Benth.	Lauraceae	1	1	0.05	0.04	0.07	0.16
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	1	1	0.05	0.03	0.07	0.15
<i>Ficus obtusiuscula</i> (Miq.) Miq.	Moraceae	1	1	0.05	0.03	0.07	0.15
<i>Eugenia cf. plicata</i> Nied.	Myrtaceae	1	1	0.05	0.03	0.07	0.15
<i>Trigynaea oblongifolia</i> Schldtl.	Annonaceae	1	1	0.05	0.03	0.07	0.15
<i>Cyathea phalerata</i> Mart.	Cyatheaceae	1	1	0.05	0.03	0.07	0.15
<i>Ficus insipida</i> Willd.	Moraceae	1	1	0.05	0.02	0.07	0.14
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	Rubiaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.14
<i>Inga sp. 2</i>	Fabaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Quiina glazovii</i> Engl.	Quiinaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Calyptranthes lanceolata</i> O. Berg	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Guarea macrophylla subsp. tuberculata</i> (Vell.) T.D. Penn.	Meliaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	Melastomataceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Picramnia ciliata</i> Mart.	Picramniaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Siparuna brasiliensis</i> (Spreng.) A. DC.	Siparunaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Psychotria patentinervia</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Bathysa australis</i> (A. St.-Hil.) Benth. & Hook. f.	Rubiaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Eugenia sp. 2</i>	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Stephanopodium organense</i> (Rizzini) Prance	Dichapetalaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Eugenia linguaeformis</i> O. Berg	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Calyptranthes ubatubana</i> Sobral & Rochelle (sp. nova)	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Cordia cf. sellowiana</i> Cham.	Boraginaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Quiina aff. magalanogomesii</i> Schwacke (sp. nova)	Quiinaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Eugenia sp. 3</i>	Myrtaceae	1	1	0.05	0.01	0.07	0.13
<i>Piper xylostoides</i> (Kunth.) Steudel	Piperaceae	1	1	0.05	0.00	0.07	0.13
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	Euphorbiaceae	1	1	0.05	0.00	0.07	0.12
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	Melastomataceae	1	1	0.05	0.00	0.07	0.12
<i>Aspidosperma sp.</i>	Apocynaceae	1	1	0.05	0.00	0.07	0.12
<i>Solanum sp. 1</i>	Solanaceae	1	1	0.05	0.00	0.07	0.12

A comunidade amostrada apresentou um alto índice de diversidade de Shannon ($H' = 4,48 \text{ nats.indivíduo}^{-1}$). *Euterpe edulis* Mart. foi a espécie de maior IVI e a mais abundante, com 179 indivíduos (9,51%) em 79 parcelas, seguida por *Bathysa mendoncae* K. Schum. com 147 indivíduos (7,81%) em 65 parcelas. As 19 espécies de maior densidade somaram mais da metade (50,13%) dos indivíduos da área, e 44 espécies (21,36% do total) foram amostradas com apenas 1 indivíduo.

As famílias de maior importância sociológica foram Rubiaceae, Myrtaceae, Arecaceae e Sapotaceae que juntas somaram 946 indivíduos (50,29%) e 74 espécies (35,92%). Myrtaceae teve grande importância sociológica devido a sua grande riqueza de espécies e Rubiaceae e Arecaceae, devido a seu alto número de indivíduos. *Eugenia* foi o gênero mais rico, com 19 espécies (9,22% do total), seguido por *Calypttranthes*, *Marlierea*, *Mollinedia*, *Miconia* e *Ocotea*, todos com seis espécies.

Myrtaceae foi a família com o maior número de espécies (43 espécies = 20,87% do total), além de ser a segunda família mais abundante (256 indivíduos = 13,61% do total). Rubiaceae foi a família mais abundante (327 indivíduos = 17,38% do total) e deteve o segundo maior número de espécies (19 espécies = 9,22% do total). Fabaceae foi a terceira família mais rica (15 espécies = 7,28% do total), mas foi muito pouco abundante (40 indivíduos = 2,12% do total). Apesar do pequeno número de indivíduos, Fabaceae apresentou grande volume (45,87 m³), indicando que suas árvores tinham grande porte.

Calypttranthes ubatubana Sobral & Rochelle, uma nova espécie de Myrtaceae, foi coletada e descrita durante a execução deste trabalho (Sobral *et al.*, em preparação). *Quiina aff. magalanogomesii*, uma nova espécie de Quiinaceae, também foi coletada e aguarda a coleta de material fértil para ser descrita (R.S. Bianchini, comunicação pessoal). *Trigynaea oblongifolia* Schltdl. (Annonaceae) teve seu primeiro registro para o estado de São Paulo (R. Mello-Silva,

comunicação pessoal). *Mollinedia lamprophylla* Perkins (Monimiaceae), de ocorrência restrita ao estado do Rio de Janeiro, havia sido coletada pela última vez em 1924 e também teve seu primeiro registro para o estado de São Paulo. *Urbanodendron bahiensis* (Meisn.) Rohwer (Lauraceae) possuía apenas uma coleta para o estado de São Paulo, datada de 1966. Coletamos *Erythroxylum speciosum* O.E. Schulz (Erythroxilaceae) pela primeira vez com flores e frutos (A.L. Peixoto, comunicação pessoal).

Comparamos o nosso levantamento com dados obtidos em 42 levantamentos realizados em diferentes formações florestais brasileiras, sob diferentes métodos (parcelas ou quadrantes), com diferentes áreas amostrais (0,3 a 40 hectares) e critérios de amostragem ($PAP \geq 7,85$ a $PAP \geq 31,4$ cm). Dos 42 levantamentos, 6 trabalhos foram realizados no município de Ubatuba, entre 1 e 35 km de distância da nossa área amostral, 27 trabalhos realizados em florestas atlânticas, incluindo florestas ombrófilas e semidecíduas, e 15 trabalhos foram realizados em florestas amazônicas (Tabela 2).

Tabela 2. Levantamentos considerados em nossas comparações. (**n.sp.** = número de espécies; **H'** = índice de diversidade de Shannon-Wiener ($\text{nats.indivíduo}^{-1}$); **Fision.** = Fisionomia florestal (IBGE 1992); **PAPcm/área(ha)** = perímetro do caule mínimo para inclusão na amostra (em centímetros)/área amostral total (em hectares), para parcelas ou número de pontos-quadrante).

Refêrencia	Cidade/UF	n.sp.	H'	Fision.	Fam. mais rica	PAP (cm)/área (ha)
Thomaz & Monteiro 1997	Santa Lucia/ES	443	5,506	FOD	Myrtac. (86)	$PAP \geq 20,1,02\text{ha}$
Jesus & Rolim 2005	Linhares/ES	406	5,04	FOD	Myrtac. (58)	$PAP \geq 31,4/40\text{ha}$
Silva <i>et al.</i> 1992–área1*	Carauari/AM	271	nc	FOD	Fabac. (47)	$PAP \geq 31,4/1\text{ha}$
Silva <i>et al.</i> 1992–área3*	Carauari/AM	260	nc	FOD	Fabac. (52)	$PAP \geq 31,4/1\text{ha}$
Lacerda 2001	Ubatuba/SP	298	4,5	FOD	Myrtac.(49)	$PAP \geq 15,7/2,34\text{ha}$
Prance <i>et al.</i> 1976*	Manaus/AM	235	nc	FOD	nc	$PAP \geq 15,7/1\text{ha}$
Thomaz 1998	Santa Lucia/ES	228	5,11	FOD		$PAP \geq 15,7/0,3\text{ha}$
Silva <i>et al.</i> 1992–área2*	Carauari/AM	224	nc	FOD	Sapotac. (37)	$PAP \geq 31,4/1\text{ha}$

Dalanesi <i>et al.</i> 2004	Lavras/MG	213	4,56	FESam	Myrtac. (52)	PAP _≥ 15,7/2,4ha
Silva <i>et al.</i> 1992–área4*	Carauari/AM	213	nc	FOD	Fabac. (32)	PAP _≥ 31,4/1ha
Moreno <i>et al.</i> 2003	Campos dos Goytacazes/RJ	210	4,3	FODsm	nc	PAP _≥ 31,4/1,2ha
Rochelle <i>et al.</i> 2008**	Ubatuba/SP	206	4,48	FODsm	Myrtac. (48)	PAP _≥ 15/1 ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área1*	Melgaço/PA	196	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área2*	Melgaço/PA	191	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Guedes-Bruni <i>et al.</i> 1997	Macaé/RJ	189	4,05	nc	nc	PAP _≥ 15,7/1ha
Ivanauskas 1997	Pariquera-Açu/SP	183	4,134	FOD	Myrtac. (40)	PAP _≥ 15/1,2ha
Lisboa 2001	Morro do Baú/SC	181	4,12	FOD		PAP _≥ 15,7/1ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área4*	Melgaço/PA	179	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Prance <i>et al.</i> 1976*	Manaus/AM	179	nc	FOD	nc	PAP _≥ 47,1/1ha
Mantovani 1993	Juréia-Itatins/SP	178	4,19	FOD	Myrtac.(37)	PAP _≥ 29,8/200p.q.
Vilela <i>et al.</i> 1995	Itutinga/ MG	175	3,89	FES	Myrtac. (21)	PAP _≥ 15,7/0,945ha
Melo <i>et al.</i> 1998	Juréia-Itatins/SP	173	4,21			PAP _≥ 15,7/1ha
Guilherme <i>et al.</i> 2004	Sete Barras/SP	172	3,85	FODtb	Myrtac. (38)	PAP _≥ 15,7/1,98ha
Gandolfi <i>et al.</i> 1995	Guarulhos/SP	167	3,73	FES	Myrtac. (19)	PAP _≥ 30/2,68ha
Campbell <i>et al.</i> 1986-área2*	Rio Xingu/PA	162	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Carvalho <i>et al.</i> 2005	Bocaina de Minas/MG	158	4,15	FODam	Myrtac. (20)	PAP _≥ 15,7/1,04ha
Melo & Mantovani 1994*	Ilha do Cardoso/SP	157	3,64	FOD	Myrtac.(29)	PAP _≥ 8,16/1ha
Pires 1966	Breves/AM	157	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Rochelle <i>et al.</i> 2008***	Ubatuba/SP	156		FODsm		PAP _≥ 31,4/1ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área3*	Melgaço/PA	147	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Leitão-Filho <i>et al.</i> 1993	Cubatão/SP	145	4,31	FOD	Myrtac.(20)	PAP _≥ 18,8/0,4ha
Campos <i>et al.</i> 2008	Ubatuba/SP	141	4,07	FODtb		PAP _≥ 15/1 ha
Botrel <i>et al.</i> 2002	Ingai/MG	140	3,73	FES	Myrtac. (28)	PAP _≥ 15,7/1ha
Mantovani <i>et al.</i> 2005	São Pedro de	137	3,6	FOD		PAP _≥ 15,7/1,5ha

	Alcântara/SC					
Tabarelli, não publicado*	Ubatuba/SP	136	X	FOD	X	PAP _≥ 31,4/1ha
Campbell <i>et al.</i> 1986- área1*	Rio Xingu/PA	133	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Silva & Leitão-Filho 1982	Ubatuba/SP	123	4,07	FODtb	Myrtac. (16)	PAP _≥ 31,4/160 p.q.
Sanchez <i>et al.</i> 1999	Ubatuba/SP	120	4,07	FODrip	Myrtac. (28)	PAP _≥ 15/0,4 ha
Dantas <i>et al.</i> 1980	Capitão Poço/AM	120	nc	FOD	nc	PAP _≥ 30/1ha
Campbell <i>et al.</i> 1986- área2*	Rio Xingu/PA	118	nc	FOD	nc	PAP _≥ 31,4/1ha
Ramos <i>et al.</i> 2008	Ubatuba/SP	105	3,58	FODsm	Myrtac. (17)	PAP _≥ 15/1 ha
Cielo-Filho & Santin 2002	Campinas/SP	105	3,45	FES	Fabaceae (19)	PAP _≥ 15/2 ha
Dantas & Muller 1979	Transamazonica /AM	101	nc	FOD	nc	PAP _≥ 30/1ha
Guedes-Bruni <i>et al.</i> 2006	Silva Jardim/RJ	97	3,98	FODsm	Fabaceae (14)	PAP _≥ 15,7/1ha
Jarenkow 1994	Morrinhos do Sul/RS	97	3,88			PAP _≥ 31,4/1ha

* Constam em Tabarelli & Mantovani (1999)

** Este trabalho

*** Este trabalho considerando DAP_≥10 cm

Encontramos poucos trabalhos que amostraram uma área de 1 ha e incluíram DAP $\geq$ 10 cm. Desses 16 trabalhos, 14 foram feitos na Floresta Amazônica, 3 foram feitos em florestas atlânticas e apenas um, além desse, foi feito em Ubatuba (Tabela 3).

Tabela 3. Levantamentos considerados em nossas comparações e feitos com área amostral de 1 ha incluindo $DAP \geq 10$ cm como critério de inclusão. (**n.sp.** = número de espécies; **H'** = índice de diversidade de Shannon-Wiener ($\text{nats.indivíduo}^{-1}$); **Fision.** = Fisionomia florestal (IBGE 1992); **PAPcm/área(ha)** = perímetro do caule mínimo para inclusão na amostra (em centímetros)/área amostral total (em hectares), para parcelas ou número de pontos-quadrante).

Refêrencia	Cidade/UF	n.sp.	H'	Fision.	Fam. mais rica	PAP (cm)/área (ha)
Silva <i>et al.</i> 1992–área1*	Carauari/AM	271	nc	FOD	Fabac. (47)	PAP>31,4/1ha
Silva <i>et al.</i> 1992–área3*	Carauari/AM	260	nc	FOD	Fabac. (52)	PAP>31,4/1ha
Silva <i>et al.</i> 1992–área2*	Carauari/AM	224	nc	FOD	Sapotac. (37)	PAP>31,4/1ha
Silva <i>et al.</i> 1992–área4*	Carauari/AM	213	nc	FOD	Fabac. (32)	PAP>31,4/1ha
Moreno <i>et al.</i> 2003	Campos dos Goytacazes/RJ	210	4,3	FODsm	nc	PAP>31,4/1,2ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área1*	Melgaço/PA	196	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área2*	Melgaço/PA	191	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área4*	Melgaço/PA	179	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Campbell <i>et al.</i> 1986-área2*	Rio Xingu/PA	162	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Pires 1966	Breves/AM	157	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Rochelle <i>et al.</i> 2008**	Ubatuba/SP	156		FODsm		PAP>31,4/1ha
Almeida <i>et al.</i> 1993-área3*	Melgaço/PA	147	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Tabarelli, não publicado*	Ubatuba/SP	136	X	FOD	X	PAP>31,4/1ha
Campbell <i>et al.</i> 1986-área1*	Rio Xingu/PA	133	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Dantas <i>et al.</i> 1980	Capitão Poço/AM	120	nc	FOD	nc	PAP>30/1ha
Campbell <i>et al.</i> 1986-área2*	Rio Xingu/PA	118	nc	FOD	nc	PAP>31,4/1ha
Dantas & Muller 1979	Transamazonica /AM	101	nc	FOD	nc	PAP>30/1ha
Jarenkow 1994	Morrinhos do Sul/RS	97	3,88	FOD	Myrtac. (18)	PAP>31,4/1ha

* Constam em Tabarelli & Mantovani (1999)

** Este trabalho considerando $DAP \geq 10$ cm

Discussão

Estrutura e florística local

As famílias de maior importância sociológica em nossa área são as mesmas dos outros levantamentos realizados na cidade de Ubatuba, Myrtaceae, Rubiaceae e Arecaceae, esta última devido ao grande número de indivíduos de *Euterpe edulis*, relatado em todos os levantamentos.

Myrtaceae foi a família mais rica em todos os levantamentos da cidade de Ubatuba e figurou entre as três mais ricas em quase todos os outros trabalhos em florestas atlânticas. Isto confirma sua importância na caracterização geral desse bioma e sua grande importância ecológica nas florestas atlânticas, devido à sua grande abundância e alta riqueza (Mori *et al.* 1983; Peixoto & Gentry 1990). Nessa família, o gênero *Eugenia* tem sido registrado como o gênero com o maior número de espécies em vários levantamentos. A grande riqueza de espécies da família Myrtaceae e do gênero *Eugenia* tem sido um padrão nas florestas atlânticas do estado de São Paulo (Scudeller *et al.* 2001) e do Brasil (Oliveira Filho & Fontes 2000).

Fabaceae é constantemente referida como uma das famílias de maior riqueza e densidade na maioria dos levantamentos realizados em florestas atlânticas (Ivanauskas *et al.* 1999; Guedes-Bruni *et al.* 2006; Peixoto *et al.* 2005). Porém, em nosso trabalho, essa família apresentou baixa densidade, sendo representada por indivíduos de grande porte e constituindo os elementos do dossel, como relatado também por Guilherme *et al.* (2004) para a floresta ombrófila do sul do estado de São Paulo.

Apesar da baixa riqueza, Arecaceae foi a terceira família mais abundante em nosso estudo. Essa família é relatada como uma das mais abundantes na maioria dos trabalhos realizados na Floresta Ombrófila Densa, em grande parte devido à alta densidade de *Euterpe edulis*. Esta espécie é relatada como a mais abundante na maioria dos trabalhos realizados em Ubatuba e em vários trabalhos realizados em florestas ombrófilas, corroborando o padrão

encontrado por Sztutman & Rodrigues (2002) para uma área no sul do estado de São Paulo. Reis & Kageyama (2000) sugeriram que a grande abundância de *Euterpe edulis* pode ser decorrente de seu grande investimento em reprodução e sucesso reprodutivo. Uma população de *Euterpe edulis* pode produzir até 377.000 frutos por hectare por ano (Reis & Kageyama 2000), servindo como principal fonte de alimento para muitos mamíferos e aves (Galetti *et al.* 1997). Apesar de sua ampla distribuição, grande abundância (Scudeller *et al.* 2001) e alta importância sociológica na Floresta Ombrófila Densa, a diversidade genética de populações de *Euterpe edulis* tem sido seriamente ameaçada pela prática do extrativismo ilegal do palmito (Reis & Reis 2000). Enquanto estávamos desenvolvendo nosso levantamento, 38 palmeiras foram cortadas ilegalmente, representando o abate de mais de 20% dos indivíduos presentes no hectare de estudo.

As espécies das árvores mais altas, que constituem o dossel, parecem apresentar alta constância na Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Por exemplo, além das várias espécies de Fabaceae, amostramos *Sloanea guianensis*, *Virola bicuhyba*, *V. gardneri*, *Hyeronima alchorneoides* e *Cryptocaria mandioccana*, que também são as mesmas encontradas no sul do estado de São Paulo por Guilherme *et al.* (2004). Outras espécies também apresentam ampla distribuição geográfica na Floresta Ombrófila Densa Atlântica, como *Euterpe edulis*, *Cariniana estrellensis* (ocorre na Floresta Ombrófila Densa das regiões Nordeste, Sudeste e Sul, segundo Siqueira 1994) e *Sloanea guianensis* e *Ecclinusa ramiflora* que ocorrem também em formações amazônicas (Leitão-Filho *et al.* 1993, Oliveira-Filho e Ratter 1995). Todas as espécies citadas por Scudeller *et al.* (2001) como as mais abundantes na Floresta Ombrófila Densa do estado de São Paulo ocorreram em nossa área.

O fragmento estudado possui um grande número de espécies raras (segundo Martins 1991 e Kageyama & Gandara 1996). Uma grande proporção de espécies com baixa densidade é uma

característica comum em florestas tropicais em geral (Whitmore 1990) e é considerado um aspecto da distribuição de abundância relativa. A percentagem de espécies raras (21,36% do total de espécies) que encontramos foi baixa em comparação com os números encontrados na floresta Amazônica (25,14% a 56,02%, Martins 1991), mas esteve dentro da faixa de variação encontrada em outros locais da Floresta Ombrófila Densa Atlântica (9,23% a 39,52%, Martins 1991).

A riqueza e diversidade de espécies arbóreas em escala continental

A maior dificuldade na comparação da riqueza e diversidade de espécies arbóreas entre os diversos levantamentos florestais brasileiros é a falta de padronização dos critérios metodológicos utilizados pelos diferentes autores em cada região do país. Isso torna difícil a comparação de dados, principalmente entre os trabalhos realizados em florestas amazônicas, que geralmente incluem $DAP \geq 10$ cm, e os trabalhos realizados em florestas atlânticas, que geralmente incluem $DAP \geq 4,8$ cm. Encontramos trabalhos que empregavam diferentes métodos (parcelas ou quadrantes), com critério de inclusão variando desde $PAP \geq 7,85$ ($DAP \geq 2,5$ cm) até $PAP \geq 31,41$ cm ($DAP \geq 10$ cm) e com áreas amostrais variando de 0,3 até 40 ha.

Os maiores valores de riqueza e diversidade de espécies arbóreas do Brasil ocorrem nas florestas amazônicas e nas florestas atlânticas do estado do Espírito Santo, sendo difícil a comparação entre elas devido aos problemas metodológicos citados acima. A Floresta Ombrófila Densa Atlântica no município de Santa Teresa, no estado do Espírito Santo, apresentou os maiores valores de riqueza e diversidade: 443 espécies arbóreas em 1,02 ha e $H' = 5,506$ nats.indivíduo⁻¹ (Thomaz & Monteiro 1997). Na mesma região, Thomaz (1998) encontrou 228 espécies arbóreas em 0,3 ha e $H' = 5,11$ nats.indivíduo⁻¹. Esses trabalhos incluíram $PAP \geq 20$ cm e $PAP \geq 15,7$ cm, respectivamente, ao passo que os trabalhos nas florestas amazônicas geralmente incluem $PAP \geq 31,41$ cm.

O único trabalho que amostrou árvores com PAP $\geq 15,7$ cm (Prance *et al.* 1976) registrou 235 espécies para 1 ha. Portanto, apesar de serem poucos os levantamentos realizados no estado do Espírito Santo e apesar dos problemas de comparação com as florestas amazônicas, as florestas atlânticas do estado do Espírito Santo parecem ser as florestas com a maior riqueza e diversidade de espécies arbóreas do Brasil.

Os levantamentos em florestas amazônicas sempre registram altos valores de riqueza e diversidade de espécies arbóreas, porém os valores mais altos pertencem a trechos da Amazônia Peruana, Colombiana e Equatoriana (Gentry 1988b). De acordo com Gentry (1988b), as florestas amazônicas do Peru, Colômbia e Equador abrigam a maior riqueza e diversidade de espécies arbóreas do mundo. Os trechos amostrados em florestas amazônicas brasileiras, apesar de sempre possuírem alta riqueza e diversidade, não apresentam valores sempre superiores a trechos de outras formações florestais, como é o caso das florestas atlânticas do Espírito Santo ou mesmo a nossa área em Ubatuba, quando consideramos apenas os indivíduos com DAP ≥ 10 cm (Tabela 3).

O trecho amostrado em Ubatuba apresentou elevada riqueza e diversidade de espécies arbóreas e tanto o número de espécies quanto o índice de diversidade indicam que a área encontra-se entre uma das mais ricas e diversas do país (Tabelas 2 e 3). Os levantamentos realizados em Ubatuba mostram valores de riqueza variando entre 105 e 206 espécies arbóreas e valores de diversidade entre 3,58 e 4,48 nats.indivíduo⁻¹, considerando apenas os levantamentos de 1 ha. Mesmo considerando apenas os indivíduos com DAP ≥ 10 cm, nossa área possui 156 espécies, valor comparável aos dos trabalhos realizados na floresta amazônica que variam entre 101 e 271 espécies, considerando árvores com PAP ≥ 30 cm em 1 ha (Tabela 3). As 210 espécies com DAP ≥ 10 cm encontradas por Moreno *et al.* (2003) em 1,2 ha de floresta ombrófila no Rio de Janeiro reforçam esta comparação.

Tabareli & Mantovani (1999) afirmaram que a floresta atlântica de encosta do estado de São Paulo possui baixa riqueza e diversidade de espécies tanto no contexto regional quanto em escala continental. Para tal afirmação, os autores se basearam em um banco de dados composto de 24 levantamentos, cuja grande maioria possuía área amostral de 1 ha e incluía $DAP \geq 10$ cm (equivalente a $PAP \geq 31,41$ cm). Aqueles autores usaram apenas dois trabalhos para representar a floresta atlântica no estado de São Paulo e fixaram $DAP \geq 10$ cm (ou $PAP \geq 31,41$ cm) que privilegia apenas os indivíduos de grande porte e exclui um grande número de indivíduos da amostra. Isso indica que grande parte da riqueza da floresta atlântica do estado de São Paulo está representada por indivíduos de pequeno diâmetro, especialmente de Myrtaceae e Rubiaceae.

Concordamos que trechos da Floresta Ombrófila Densa Atlântica do estado de São Paulo seja menos rica e diversa que alguns trechos das florestas da Amazônia Equatoriana e Peruana e da América Central, mas não concordamos que a floresta de encosta do estado de São Paulo apresente baixa riqueza e diversidade de espécies arbóreas em escala local e continental. A riqueza e a diversidade que encontramos em nossa área de estudo estão entre as maiores registradas para o território brasileiro, principalmente tratando-se de uma amostra abrangendo 1 hectare contínuo.

Concluimos que a Floresta Ombrófila Densa Atlântica do estado de São Paulo é uma das formações vegetais com maior riqueza e diversidade de espécies arbóreas do Brasil. As duas espécies novas e o grande número de novas ocorrências encontradas em nosso levantamento mostram que a flora arbórea da Floresta Ombrófila Densa Atlântica tem sido subamostrada.

Agradecimentos

Agradecemos à FAPESP, pela concessão da bolsa de estudos ao primeiro autor, à UNICAMP, à FUNCAMP, pelo apoio no desenvolvimento dos trabalhos de campo, e a todos os pesquisadores do projeto BIOTA-Gradiente Funcional, pelo apoio financeiro e logístico. Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br). Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005.

Referências Bibliográficas

- Almeida, S.S.; Lisboa, P.L. & Silva, A.S.L. 1993. Diversidade florística de uma comunidade arbórea na Estação Científica “Ferreira Penna, em Caxiuanã (Pará). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi** 9: 93-128.
- Ashton, P.S. 1977. A Contribution of Rain Forest Research to Evolutionary Theory. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 64(4): 694-705.
- Assis, M. A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP**. Tese de doutoramento, Instituto de Biologia, UNICAMP.
- Botrel, R.; Oliveira-Filho, A.T.; Rodrigues, L.A. & Curi, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 25(2): 195-213.
- Braun-Blanquet, J. 1966. **Plant Sociology : the study of plant communities**. Facsimile da edição de 1932. Nova Iorque, Hafner Publishing Press.

- Brown Jr., K.S. & Brown, G.G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: **Tropical deforestation and species extinction** (T.C. Whitmore & J.A. Sayer, eds.). Chapman & Hall, London, p.129-142.
- Caiafa, A.N. & Martins, F.R. 2007. Taxonomic identification, sampling methods, and minimum size of the tree sampled: implications and perspectives for studies in the Brazilian Atlantic rainforest. **Functional Ecosystems and Communities 1**: 95-104.
- Campbell, D.G.; Daly, D.G.; Prance, G.T. & Maciel, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the rio Xingu, Brazilian Amazon. **Brittonia 38**: 369-393.
- Campos, M.C.R. 2008. **Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP**. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Carvalho, D.A.; Oliveira-Filho, A.T.; van den Berg, E.; Fontes, M.A.L.; Vilela, E.A.; Marques, J.J.G.S.M. & Carvalho, W.A.C. 2005. Variações florísticas e estruturais do componente arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica 19(1)**: 91-109.
- Cielo-Filho, R. & Santin, D.A. 2002. Estudo florístico e fitossociológico de um fragmento florestal urbano - Bosque dos Alemães, Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica 25(3)**: 291-301.
- Dalanesi, P.E.; Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2004. Flora e estrutura do componente arbóreo da floresta do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, MG, e correlações entre a distribuição das espécies e variáveis ambientais. **Acta botanica brasilica 18(4)**: 737-757.

- Dantas, M. & Muller, N.R.M. 1979. Estudos fito-ecológicos do trópico úmido brasileiro 1 – aspectos fitossociológicos de mata sobre terra roxa na região de Altamira. **Anais da Sociedade Botânica do Brasil** **30**: 205-218.
- Dantas, M.; Rodrigues, I.M.A. & Muller, N.R.M. 1980. Estudos fito-ecológicos do trópico úmido brasileiro: aspectos fitossociológicos de mata sobre latossolo amarelo em Capitão Poço. **Boletim de Pesquisa EMBRAPA** **9**
- Galetti, M.; Martuscelli, P.; Olmos, F. & Aleixo, A. 1997. Ecology and conservation of the jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation** **82**: 31-39.
- Gandolfi, S.; Leitão-Filho, H.F. & Bezerra, C.L.F. 1995. Levantamento Florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. **Revista Brasileira de Biologia** **55**: 753-767.
- Gentry, A.H. 1988a. Tree species richness of upper Amazonian forests. **Proceedings of the National Academy of Science USA** **85**: 156-159.
- Gentry, A.H. 1988b. Changes in plant Community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **75**(1): 1-34.
- Guedes-Bruni, R.R.; Pessoa, S.V.A. & Kurtz, B.C. 1997. Florística e estrutura do componente arbustivo-arbóreo de um trecho preservado da floresta montana na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni (Eds.). **Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 127-146
- Guedes-Bruni, R.R.; Silva Neto, S.J.; Morim, M.P. & Mantovani, W. 2006. Composição florística e estrutura de trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica aluvial na Reserva

- Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia** **57(3)**: 413-428.
- Guilherme, F.A.G.; Morellato, L.P.C. & Assis, M.A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **27(4)**: 725-737.
- IBGE. 1992. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. IBGE (Ed.), Rio de Janeiro. 92 p.
- Ivanauskas, N.M. 1999. **Caracterização Florística e Fisionômica da Floresta Atlântica sobre a Formação Pariquera-Açu, na Zona da Morraria Costeira do Estado de São Paulo**. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Ivanauskas, N.M.; Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. 1999. Fitossociologia de um trecho de Floresta Estacional Semidecídua em Itatinga, SP, Brasil. **Scientia Florestalis** **56**: 83-99.
- Jarenkow, J. A. 1994. **Estudo fitossociológico comparativo entre duas áreas com mata de encosta no Rio Grande do Sul**. Tese de Doutorado. Universidade de São Carlos, São Carlos.
- Jesus, R.M. & Rolim, S.G. 2005. Fitossociologia da Floresta Atlântica de Tabuleiro em Linhares (ES). **Boletim Técnico SIF** **19**: 1-149.
- Joly, A.B.; Leitão-Filho, H.F. & Silva, S.M. 1991. O patrimônio florístico. Pp. 97-107. In: I.G. Câmara (Ed.). **Mata Atlântica**. Editora Index Ltda e Fundação Mata Atlântica, São Paulo.
- Kageyama, P. & Gandara, F.B. 1993. Dinâmica de populações de espécies arbóreas e implicações para o manejo e a conservação. In: **Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira**, Universidade de São Paulo, São Paulo, v.3: 1-12.
- Kronka, F.J.N., Nalon, M.A., Matsukuma, C.K., Pavão, M., Ywane, M.S.S., Kanashiro, M.M., Lima, L.M.P.R., Pires, A.S., Shida, C.N., Fukuda, J.C., Guillaumon, J.R., Barbosa, O., Barradas, A.M.F., Borgo, S.C., Monteiro, C.H.B., Pontinhas, A.A.S., Andrade, G.G., Joly,

- C.A., Couto, H.T.Z. & Baitello, J.B. 2003. O verde em São Paulo. **Pesquisa FAPESP 91**:48-53 + Mapa Suplemento.
- Lacerda, M.S. 2001. **Composição Florística e Estrutura da Comunidade Arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica**. Tese (Doutorado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Leitão-Filho, H.F. 1994. Diversity of arboreal species in Atlantic rainforest. **Anais da Academia Brasileira de Ciências 66**: 91-96.
- Leitão-Filho, H.F.; Pagano, S.N.; Cesar, O.; Timoni, J.L. & Rueda, J.J. 1993. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão**. Editora da Universidade Estadual Paulista & Editora da Universidade Estadual de Campinas, São Paulo & Campinas.
- Lisboa, R.B.Z. 2001. **Análise fitossociológica de uma comunidade arbórea, na Floresta Ombrófila Densa, no Parque Botânico Morro do Bau – Ilhota/SC**. 2001. 122p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2001.
- Mantovani, W. 1990. A dinâmica da floresta na encosta atlântica. Anais do II simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, função e manejo. ACIESP, São Paulo, v.1: 304-313.
- Mantovani, W. 1993. **Estrutura e dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape, SP**. Tese de Livre-Docência. Instituto de Biociência da USP, São Paulo.
- Mantovani, M.; Ruschel, A.R.; Puchalski, A.; Silva, J.Z.; Reis, M.S. & Nodari, R.O. 2005. Diversidade de espécies e estrutura sucessional de uma formação secundária da floresta ombrófila densa. **Scientia Forestalis 67**: 14-26.
- Martins, F.R. 1989. Fitossociologia de florestas do Brasil: um histórico bibliográfico. **Pesquisas série Botânica 40**: 105-161.

- Martins, F.R. 1991. **Estrutura de uma floresta mesófila**. UNICAMP, Campinas.
- Melo, M. M. R. F.; Oliveira, R. J.; Rossi, L.; Mamede, M. C. H. & Cordeiro, I. 1998. Fitossociologia de trecho de Mata Atlântica na Planície do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia, Itatins, SP, Brasil. Pp. 49-56. In: **Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros**, vol. II. ACIESP, Águas de Lindóia, SP.
- Melo, M.R.F. & Mantovani, W. 1994. Composição florística e estrutura fitossociológica da mata atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica** **9**: 107-158.
- Moreno, M.R.; Nascimento, M.T. & Kurtz, B.C. 2003. Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais na mata atlântica de encosta da região do Imbé, RJ. **Acta botanica brasílica** **17(3)**: 371-386.
- Mori, S. A.; Boom, B. M.; Carvalho, A. M. & Santo, T. S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian Wet Forest. **Biotropica** **15(1)**: 68-70.
- Mori, S. A., Mattos-Silva, L. A., Lisboa, G. & Coradin, L. 1989. **Manual de manejo do herbário fanerogâmico**. 2a ed. Ilhéus. CEPLAC.
- Myers, N., Mittermeier, R.A, Mittermeier, C.G., Fonseca, G. A B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**: 852-858.
- Oliveira Filho, A T. & Fontes, M.A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica** **32(4b)**: 793-810.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany** **52**: 141-194.
- Peixoto, A.L. & Gentry, A.H. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica** **13**: 19-25.

- Peixoto, G.L.; Martins, S.V.; Silva, A.F. & Silva, E. 2005. Estrutura do componente arbóreo de um trecho de Floresta Atlântica na Área de Proteção Ambiental da Serra da Capoeira Grande, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta botanica brasílica** **19(3)**: 539-547.
- Pires, J.M. 1966. The estuaries of the Amazon and Oyapoque Rivers. *In: Proceedings of the Decca Symposium*, UNESCO. Pp. 211-218.
- Ponçano, W.L., Carneiro, C.D.R., Bistrichi, C. A, Almeida, F.F.M. & Pradini, F.L. 1981. **Mapa geomorfológico do estado de São Paulo**, v.1. Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo.
- Prance, G.T.; Rodrigues, W.A. & Silva, M.F. 1976. Inventário Florestal de hectare de mata de terra firme, km 30 da estrada Manaus- Itacoatiara. **Acta Amazonica** **6**: 9-35.
- Ramos, E. 2008. **Estudos Florísticos e Fitossociológicos em trecho da Mata Atlântica (Ubatuba, SP) como subsídio para a conservação de recursos fitogenéticos**. Dissertação (Mestrado). Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, SP.
- Reis, A. & Kageyama, P.Y. 2000. Dispersão de sementes do palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius - Palmae). *In: Euterpe edulis Martius - palmitheiro: biologia, conservação e manejo* (M.S. Reis & A. Reis, eds.). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, p.60-92.
- Reis, M.S. & Reis, A. 2000. *Euterpe edulis Martius - palmitheiro: biologia, conservação e manejo*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H.F. & Cesar, O. 1999. Composição Florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **22**: 31-42.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. **Annals of Botany** **90**: 517-524.

- 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.
- Setzer, J. 1966. **Atlas climatológico do estado de São Paulo**. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná-Paraguai. CESP, São Paulo.
- Shepherd G.J. 1996. Fitopac 1: manual do usuário. Departamento de Botânica/UNICAMP, Campinas.
- Silva, A. F. & Leitão Filho, H.F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho de Mata Atlântica de encosta no município de Ubatuba (São Paulo – Brasil). **Revista brasileira de Botânica** **5**: 43-52.
- Silva, A.S.L.; Lisboa, P.B. & Maciel, U.B. 1992. Diversidade florística e estrutura em floresta densa da bacia do rio Juruá-AM. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi** **8**: 203-258.
- Siqueira, M.F. 1994. **Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários**. Campinas. (Tese de Mestrado) Instituto de Biologia. UNICAMP.
- SOS Mata Atlântica. 1993. **Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990**. São Paulo. Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- Sztutman, M. & Rodrigues, R.R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua de planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 161-176.
- Tabareli, M. & Mantovani, W. 1999. A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo (Brasil). **Revista brasileira de Botânica** **22(2)**: 217-223.

- Thomaz, L. D. 1998. Floração e frutificação de algumas espécies de Mata Atlântica. Pp. 135-141.
In: **Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros, vol. II.** ACIESP, Águas de Lindóia, SP.
- Thomaz, L.D. & Monteiro, R. 1997. Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lucia, município de Santa Teresa-ES. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série) 7:** 3-48.
- Tabanez, A.A.J. & Viana, V.M. 2000. Patch Structure within Brazilian Atlantic forests fragments and implications for conservation. **Biotropica 32(4):** S925-S933.
- Victor, M. A. M. 1977. **A Devastação Florestal.** São Paulo, UNIPRESS, Sociedade Brasileira de Silvicultura.
- Vilela, E.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1995. Estrutura da Comunidade Arbustivo-arbórea de Floresta Estacional Semidecidual em Itutinga, MG. **Revista Árvore 19(3):** 319-332.
- Whitmore, T.C. 1984. **Tropical Rain Forests of the Far East.** Oxford University Press, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1990. **An introduction to tropical rain forests.** Oxford University Press, Oxford.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia 130:** 1-14.

ANEXO

TWO NEW SPECIES OF *CALYPTRANTHES* (MYRTACEAE), FROM THE ATLANTIC RAINFOREST OF SOUTHEASTERN BRAZIL

Marcos Sobral

Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais. Caixa Postal 486,
31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil (sobral@ufmg.br).

Osny Tadeu Aguiar

Instituto Florestal de São Paulo. Caixa Postal 1322, 01059-970 - São Paulo, SP, Brazil
(tadeu@iflorestal.sp.gov.br).

André Luis Casarin Rochelle

Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas. Caixa Postal 6109,
13083-970, Campinas, SP (rochelle@unicamp.br).

Artigo científico aceito para publicação na revista **SIDA**

Abstract

Two new species of *Calyptranthes* from southeastern Brazilian atlantic forest, *Calyptranthes solitaria* and *C. ubatubana*, are described, illustrated, compared with related species and evaluated according to its conservation status. *Calyptranthes solitaria* was collected in coastal montane forests from the states of Rio de Janeiro and São Paulo, and is apparently related with *Calyptranthes tricona* D.Legrand, a southern Brazilian species, from which it is kept apart by the uniflorous inflorescences (vs. triflorous in *C. tricona*) and glabrous leaves (vs. abaxially pilose). *Calyptranthes ubatubana* is apparently restricted to submontane forest formations in the municipality of Ubatuba, in the northern coast of São Paulo, and is related to *Calyptranthes lanceolata* O.Berg, from which it is distinguished by inflorescences with ovate bracts (vs. lanceolate in *C. lanceolata*) and densely pilose flowers (vs. glabrous).

Keywords: *Calyptranthes*, Myrtaceae, Brazil, atlantic forest.

Resumo

Duas novas espécies de *Calyptranthes* da floresta atlântica do sudeste do Brasil, *Calyptranthes solitaria* e *C. ubatubana*, são descritas, ilustradas, comparadas com as espécies próximas e avaliadas em seu status de conservação. *Calyptranthes solitaria* ocorre em florestas montanas dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, e é aparentemente próxima a *Calyptranthes tricona* D.Legrand, uma espécie do sul do Brasil, da qual se distingue pelas inflorescências unifloras (vs. trifloras em *C. tricona*) e lâminas folhas glabras (vs. pilosas abaxialmente). *Calyptranthes ubatubana* é aparentemente restrita a florestas submontanas do município de Ubatuba, no litoral norte de São Paulo, e é próxima a *Calyptranthes lanceolata* O.Berg, distinguindo-se pelas inflorescências com brácteas ovadas (vs. lanceoladas em *C. lanceolata*) e flores densamente pilosas (vs. glabras).

Palavras-chave: *Calyptranthes*, Myrtaceae, Brasil, floresta atlântica.

Introduction

Calypttranthes Swartz is an American genus with about 250 species (Govaerts 2007), with about 100 species growing in Brazil (Landrum & Kawasaki 1997). From these species, about half occur along the Brazilian coastal atlantic rainforest, several of them being endemic to this biome, considered as one of the richest biodiversity hotspots in the planet (Myers et al. 2000). Along the identification of some Myrtaceae collected in coastal atlantic forests in southeastern Brazil, two species of *Calypttranthes* came to our attention, and are here proposed as new.

Calypttranthes solitaria Sobral & Aguiar, nov. sp. TYPE: Brazil, São Paulo, mun. Salesópolis, Parque Estadual da Serra do Mar, trilha da Torre, 23 Feb. 2005, F.M. Souza, M.T.Z. Toniato & D. Souza 495 (holotype SPSF, isotype BHCB). Figure 1.

Species a *Calypttranthes tricona* proxima, a qua inflorescentiis unifloris et foliis adultis glabris recedit.

Tree 2--14 m high. Twigs terete, dichotomously branched, the young ones velutinous, with simple brown trichomes to 2 mm, the older ones entirely glabrous, the young cortex exfoliating, sometimes in an internode tearing longitudinally and falling as one entire piece; internodes 25--40 x 1--2.5 mm, the nodes slightly swollen and with circular scars due to the exfoliation of the cortex, more visible at the proximal side of the node. Leaves with petioles 4--10 x 1--2 mm, glabrous; blades lanceolate, elliptic or ovate, 40--90 x 16--35 mm, 1.7 to 2.8 times longer than wide, the young ones markedly discoloured, green and with scattered simple trichomes to 0.5 mm adaxially, brown and densely covered with an arachnoid indumentum of curled simple trichomes 0.5--1 mm, along with some scattered straight simple trichomes to 2 mm, the adult ones glabrous or with very scattered trichomes at the abaxial surface, slightly discoloured, the adaxial side green or dark brown and with the venation very delicately sulcate, the abaxial light dull green, with glands about 0.1 mm in diameter, about 5 per square millimeter, visible only when examined against light; apex acuminate in 2--8 mm; base cuneate; midvein adaxially

moderately sulcate and abaxially prominent; lateral veins 10 to 18 pairs, plane or finely sulcate adaxially, moderately prominent abaxially, leaving the midvein at angles 45--60 degrees; marginal vein 1--2 mm, occasionally a second vein visible at 0.2--0.3 mm from the margin, the margin itself revolute and with a pale yellow thickening 0.1--0.2 mm wide. Inflorescences uniflorous, axillary, one per axile, the axis 20--25 x 1--1.5 mm, with a dense indumentum of simple brown trichomes to 1 mm; bracts not seen; bracteoles not seen, apparently deciduous before anthesis; flower buds ovate, 6--8 x 4 mm, densely covered with trichomes as the inflorescences, with an evident apiculum to 1 mm; petals one or two, rounded, to 1 x 1 mm (in bud), glabrous; stamens about 200, to 3 mm (in bud), the anthers globose, 0.3 x 0.3 mm, eglandular; staminal ring to 2 mm in diameter; calyx tube 1--2 mm deep, glabrous; style to 4 mm (in bud), the stigma acute, minutely papillose; ovary with two locules and two ovules per locule. Fruits elliptic, immature, with trichomes as the flowers, 10 x 8 mm; seeds not examined.

Habitat, distribution and phenology. *Calypttranthes solitaria* is a tree from rainforests of the states of Rio de Janeiro and São Paulo, growing at altitudes between 850--1500 m above sea level; flowers were collected in February and April and fruits in May.

Conservation. According to IUCN criteria (IUCN 2001), this species can be considered as vulnerable, fitting criteria B1 ab(iii), since its extent of occurrence is less than 20,000 square kilometers (criterion B1), its habitat is severely fragmented (criterion a) and the habitat quality and area are prone to decline, since areas not included in biological reserves are submitted to anthropic pressures such as farming and agriculture.

Affinities. Due to its inflorescence structure, it is apparently related to *Calypttranthes tricona* D.Legrand (for description see Legrand & Klein 1971), from which it can be distinguished by the glabrous or nearly so adult blades and consistently uniflorous inflorescences (vs. blades pilose at least abaxially when adult and triflorous inflorescences in *C. tricona*).

Etymology. The epithet is derived from the Latin word for "lonely" or "solitary", alluding to the uniflorous inflorescences.

Paratypes. Brazil. Rio de Janeiro, mun. Itatiaia, Parque Nacional de Itatiaia, trilha do hotel Simon para os Três Picos, 19 May 1999, A. Quinet 226 (BHCB, RB). São Paulo, mun. Ubatuba, 19 Apr 2007, R. Bertoncello 122 (BHCB, UEC).

Calyptranthes ubatubana Sobral & Rochelle, sp. nov. TYPE: Brazil, São Paulo, mun. Ubatuba, Picinguaba, fazenda Capricórnio, Jul 2007, A. Rochelle 228 (holotype UEC, isotype BHCB). Figure 2.

Species a *Calyptranthes lanceolata* proxima, sed floribus apicis inflorescentiis aggregatis et inflorescentiis floribusque pilosis recedit.

Tree 3--5 m. Twigs terete, the young ones with a dense arachnoid indumentum of simple light brown to ochraceous trichomes 2--2.5 mm, soon deciduous, then the twigs completely glabrous, grey to dark brown, the distal internodes 35--50 x 2--3 mm, the one or two most distal internodes with stipule-like, lanceolate, adaxially folded rammenta 40--50 x 8--10 mm, these occasionally with scattered asymmetrical dibrachiate trichomes 0.2--0.3 mm. Leaves with petioles 12--17 x 2 mm, glabrous or the young ones with trichomes as the twigs; blades oblong to oblong-lanceolate, 170--200 x 32--42 mm, 5 to 7 times longer than wide, glabrous or the young ones with scattered trichomes as the twigs along the midvein at the abaxial surface, concolorous when dry, with 4 to 5 glands per square millimeter, these smaller than 0.1 mm in diameter, visible abaxially; apex acuminate to 20 mm; base cuneate; midvein adaxially sulcate and prominent abaxially; lateral veins 25 to 35 pairs, visible and prominent on both sides, more so abaxially, leaving the midvein at angles 45--50 degrees, with one to three secondary lateral veins between each pair; marginal veins two, 2--3 mm and 0.2--0.3 mm from the margin. Inflorescences paniculiform, axillary or terminal, ramified one to three times, pendulous, emerging with young shoots, the main axis 150--220 x 2--2.5 mm, slightly complanate, with dense arachnoid indumentum of simple light brown or ochraceous trichomes to 2.5 mm, these occasionally deciduous at anthesis, with 45 to 60 flowers, these crowded apically in capitule-like structures formed by three to five extremely reduced axes; basal

bracts lanceolate, glabrous, adaxially folded, to 40 x 6 mm; bracts subtending the first ramifications lanceolate or ovate-lanceolate, glabrous, 10--12 x 3 mm; bracts subtending the capituliform reduced axes widely ovate, to 5--7 x 7 mm, slightly acuminate, with light brown, occasionally deciduous trichomes to 1 mm abaxially, the adaxial surface glabrous, these axes with three to five flowers, each subtended by one bract like the basal one and with two elliptic to lanceolate bracteoles 5--6 x 2--3 mm, glabrous adaxially and abaxially with brown simple trichomes to 1 mm, occasionally enveloping the flower buds, these elliptic to obovate, 5--6 x 2--3 mm, uniformly covered with brown trichomes 0.5--1 mm, with the calyx completely fused and a blunt apiculum to 1 mm; flowers opening through an irregular calyptra to 2 mm in diameter; petals not seen in the flowers examined, probably abortive; stamens 100 to 120, 6--7 mm, the anthers globose to oblate, 0.4--0.5 x 0.4--0.6 mm, eglandular, opening through longitudinal slits; staminal ring to 2 mm in diameter; calyx tube 2--2.5 mm deep; style 10--11 mm, the stigma slightly capitate and papillose; ovary with two locules and two ovules per locule. Fruits not seen.

Habitat, distribution and phenology. *Calyptranthes ubatubana* is a tree from coastal rainforests of the northern portion of the Brazilian state of São Paulo, where it was collected at altitudes 350--400 above sea level. It is presently known only from the type locality. Flowers were collected in July, but they were also observed in March.

Conservation. Considering the information still available for this species, known for the moment from only one collection, assigning a conservation status for it is precipitate, even considering the fact that it provides from the Brazilian atlantic coastal forest, one of the most relevant hotspots for conservation in the planet (Myers et al. 2000). So, we think it is convenient for the moment considering it, according to IUCN criteria (IUCN 2001), as DD (data deficient), until more information is available on its distribution and biology.

Affinities. This species is related to *Calyptranthes lanceolata* O.Berg (for description see Legrand & Klein 1971), a species also collected in Brazilian coastal atlantic forest along the states of Rio de Janeiro to Santa Catarina, from which it can be kept apart by its

pilose inflorescences with ovate bracts and densely pilose flowers (vs. lanceolate bracts and glabrous inflorescences and flowers in *C. lanceolata*).

Acknowledgments

To the collectors of the studied material and to the curators of the herbaria cited, for their kind loans. To State of São Paulo Research Foundation (FAPESP) as part of the Thematic Project Functional Gradient (Process Number 03/12595-7), within the BIOTA/FAPESP Program - The Biodiversity Virtual Institute (www.biota.org.br). COTEC/IF 41.065/2005 and IBAMA/CGEN 093/2005 permits.

Literature cited

Govaerts, R. 2007. World Checklist of Myrtaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.kew.org/wcsp/>.

IUCN (International Union for the Conservation of Nature). 2001. IUCN red list categories and criteria: Version 3.1. IUCN, Species Survival Commission, Gland, Switzerland, 32p.(versão on-line: http://www.iucnredlist.org/info/categories_criteria2001.html.)

Landrum, L.R. & M.L. Kawasaki. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49: 508-536.

Legrand, C.D. & R.M. Klein. 1971. Mirtáceas - *Calyptranthes*. In Reitz, R. (org.), *Flora Ilustrada Catarinense*, Itajaí. p. 489-552.

Myers, N., R. Mittelmeier, C. Mittelmeier, G.A.B. Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo dos padrões e processos relacionados aos mecanismos de organização e funcionamento de florestas tropicais freqüentemente surgem com resultados contraditórios e de difícil explicação. As teorias e hipóteses que tentam explicar os padrões de distribuição da diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais fazem considerações sobre inúmeros atributos eco-fisiológicos intrínsecos às espécies vegetais interagindo com variáveis ambientais.

Algumas dessas teorias referem-se a baixos níveis de recursos ambientais como limitantes de diversidade em certos ambientes. Neste trabalho, argumentamos que, sob determinadas condições ambientais, alto nível de recursos também pode limitar a diversidade. Este argumento é embasado pelos inúmeros trabalhos que relatam que o excesso de água atua como fator restritivo condicionando baixa diversidade em comunidades de ambientes alagados.

Mostramos que o microrrelevo côncavo abriga menos espécies e biomassa que o micro-relevo convexo. Por nossa floresta estar situada em uma região com abundante incidência de chuva e sem estação seca, concluímos que o excesso de água induzido por este tipo de microrrelevo, atuaria como filtro ambiental, restringindo a presença de espécies e de biomassa nos locais com microtopografia côncava.

Acreditamos que o menor número de indivíduos e espécies nas parcelas côncavas seja devido ao excesso de umidade no solo dessas parcelas que condiciona um ambiente saturado e desfavorável ao estabelecimento e desenvolvimento adequado dos indivíduos arbóreos.

Alguns autores encontraram associação positiva entre umidade do solo e riqueza de espécies para florestas atlânticas. Esses trabalhos foram realizados no bloco mesófilo, possui precipitação total anual média ao redor de 1400 mm e que possui uma estação marcadamente seca, ou seja, onde pelo menos em uma época do ano há déficit hídrico. Em Ubatuba, localizado

no bloco higrófilo, que possui precipitação total anual média maior que 2000 mm e sem estação seca, o excesso de água atua como filtro ambiental restringindo a presença dos indivíduos arbóreos.

Outra importante consideração oriunda deste estudo é que a afirmativa que heterogeneidade ambiental causa aumento da diversidade não tem validade universal, no caso de incluir áreas restritivas como é o caso dos sítios côncavos excessivamente úmidos de Ubatuba, o aumento da heterogeneidade ambiental causa decréscimo da diversidade de espécies arbóreas.