

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
RECURSOS NATURAIS**

**ECOLOGIA DA POPULAÇÃO DE *PACHYSTROMA LONGIFOLIUM* (NESS).
I.M. JOHNST. EM ÁREA FRAGMENTADA DE UM REMANESCENTE DE
MATA ATLÂNTICA.**

MELINA ALCALÁ

SÃO CARLOS

2010

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
RECURSOS NATURAIS**

**ECOLOGIA DA POPULAÇÃO DE *PACHYSTROMA LONGIFOLIUM* (NESS).
I.M. JOHNST. EM ÁREA FRAGMENTADA DE UM REMANESCENTE DE
MATA ATLÂNTICA.**

MELINA ALCALÁ

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais, área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^a Dr^a Dalva M. da Silva Matos

SÃO CARLOS

2010

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

A346ep

Alcalá, Melina.

Ecologia da população de *Pachystroma longifolium* (Ness). I.M. Johnst. em área fragmentada de um remanescente de mata atlântica / Melina Alcalá. -- São Carlos : UFSCar, 2010.
53 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2010.

1. Ecologia vegetal. 2. Ontogenia. 3. Alometria. 4. Distribuição espacial. I. Título.

CDD: 581.5 (20ª)

Melina Alcalá

**ECOLOGIA DA POPULAÇÃO DE *PACHYSTROMA LONGIFOLIUM* (NESS).
I.M. JOHNST. EM ÁREA FRAGMENTADA DE UM REMANESCENTE DE
MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 05 de março de 2010

BANCA EXAMINADORA

Presidente *Dalva M. Silva Matos*
Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
(Orientadora)

1º Examinador *Ana Teresa Lombardi*
Profa. Dra. Ana Teresa Lombardi
PPGERN/UFSCar

2º Examinador *Antônio Carlos Galvão de Melo*
Prof. Dr. Antônio Carlos Galvão de Melo
Instituto Florestal/Assis-SP

Dedico este trabalho a minha família...

AGRADECIMENTOS

À Profª Drª Dalva M. da Silva Matos, pelo presente de ter me aceitado como sua aluna, pelo aprendizado, amizade e compreensão;

Aos meus pais, Sonia e Roberto pelas oportunidades que me proporcionaram para que eu chegasse até aqui e pudesse realizar o sonho de estudar... sempre;

À minha irmã Daniele, pelo exemplo de disciplina, coragem e determinação e ao Luquinha, meu sobrinho, pelas tantas alegrias e brincadeiras que realizamos nesse período tão intenso de dedicação ao mestrado;

Ao meu grande amor Juliano, que com palavras de carinho me acalmava nos momentos difíceis;

Aos muitos amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação, que contribuíram de todas as maneiras para a realização desta pesquisa: Carol, Leite, Rafael, Talita, Raquel, Isabelle, Isabela, Pavel, Fernanda, Adécio... A amizade dessas pessoas foi essencial em minha formação;

Aos amigos agregados ao Laboratório de Ecologia e Conservação que também foram muito importantes: Giordano, Sabrina, Jaqueline, Jéssica, Fernanda, Coala;

À Ana Carla e Dani, pelo apoio, paciência e amizade em todos os momentos de convivência;

Aos professores João Juarez Soares, Emílio Bruna e Ricardo Ribeiro Rodrigues pelas contribuições no exame de qualificação;

Ao Professor Fernando Martins (UNICAMP), que me auxiliou em muitas dúvidas que eu tinha quando aparecia na porta da sua sala de trabalho sem avisar;

À Universidade Federal de São Carlos e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, proporcionando a estrutura necessária para minha formação;

À CAPES pela concessão da bolsa de estudo;

À EMBRAPA/ CPPSE (Centro de Pesquisa e Pecuária do Sudeste - São Carlos) pela disponibilidade e liberação da área para coleta de dados.

RESUMO

O presente estudo investigou a estrutura de estádios ontogenéticos e espacial da espécie *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) na floresta estacional semidecídua, em São Carlos, identificando e descrevendo os estádios ontogenéticos pós-germinativos que caracterizam o desenvolvimento da espécie, além de investigar se os padrões alométricos variam dentro e/ou entre os estádios ontogenéticos. O padrão espacial foi obtido utilizando o Índice de agregação com o objetivo de verificar se há diferenças no padrão de distribuição espacial entre os estádios ontogenéticos e se estas são determinadas pela preferência de nichos facilitadores ou decorrentes da dispersão autocórica. Em 1,0 ha amostrados encontramos 202 indivíduos distribuídos em 4 estádios ontogenéticos: juvenil, imaturo, adulto vegetativo e adulto reprodutivo. Não encontramos plântulas e senil nas parcelas, o que pode estar relacionado com a variação microambiental da área ou com características intrínsecas da espécie. O padrão de ramificação apresentado é próprio do modelo arquitetural de Massart, que é característico de espécies bem adaptadas às condições de pouca luz. Todos os estádios ontogenéticos apresentaram diferenças significativas em altura e diâmetro, indicando que estes enfrentam condições ambientais distintas havendo uma forma alométrica ótima para cada estágio ou conjunto de estágios. A população apresenta uma distribuição agregada, sendo que os juvenis foram os que apresentaram o maior Índice de agregação. Não foi possível detectar um efeito da porcentagem de umidade do solo sobre a distribuição e densidade dos indivíduos. Quanto ao efeito da porcentagem de cobertura de dossel na estação seca e chuvosa, a correlação foi positiva e significativa para o estágio imaturo e para o número total de indivíduos presentes na área. O padrão de distribuição agregado encontrado para a população pode estar relacionado tanto com estratégias de dispersão autocórica, quanto com características intrínsecas da espécie.

Palavras-chave: Ontogenia, relação alométrica, distribuição espacial.

ABSTRACT

This study investigated the structure of spatial and ontogenetic stages of the species *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) in semideciduous forest in São Carlos, identifying and describing the post-germinative ontogenetic stages that characterize the development of the species, besides investigate whether the patterns allometric vary within and/or between ontogenetics stages. The spatial pattern was obtained using the aggregation index with the objective to check there are differences in spatial distribution pattern between ontogenetic stages and if these are determined by the preference of niches facilitators or arising from dispersion autochoric. In 1 ha were found 202 individuals and 4 ontogenetic stages were obtained: juvenile, immature, adult vegetative and reproductive adult. No seedlings were found in the plots and senile, which may be related to micro-environmental variation of the area or characteristics of the species. The branching pattern shown followed the Massart's architectural model, which is characteristic of species well adapted to low light conditions. All ontogenetic stages showed significant differences in height and diameter, indicating that they facing different environmental conditions and there is a great way allometric for each stage or group of stages, allowing for the best trade-off between stem diameter and height of plant. The population shows a patchy distribution, and the juveniles were those with the largest index of aggregation. Could not detect an effect of percentage of soil moisture on the distribution and density of individuals. As for the effect of percentage of canopy in the dry and rainy seasons, the correlation was positive and significant for the immature stage and the total of individuals in the area. The clustered pattern found for the population may be related both to autochoric dispersal strategies, as with the characteristics of the species.

Keywords: Ontogeny, allometry, spatial pattern.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	1
ÁREA DE ESTUDO	2
<i>Localização</i>	2
<i>Clima</i>	3
<i>Solo</i>	4
<i>Vegetação</i>	4
<i>Descrição da espécie</i>	7
<i>Referências bibliográficas</i>	8
CAPÍTULO I - Estrutura populacional e relações alométricas de <i>Pachystroma longifolium</i> (Ness) I. Johnst. (Euphorbiaceae) em uma floresta estacional semidecídua em São Carlos, SP. 13	
RESUMO	13
INTRODUÇÃO	14
MÉTODOS	16
<i>Coleta de dados</i>	16
<i>Análise de dados</i>	17
RESULTADOS	18
DISCUSSÃO	22
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26
CAPÍTULO II: Distribuição espacial de <i>Pachystroma longifolium</i> (Ness) I. M. Johnst. (Euphorbiaceae) em remanescente de floresta estacional semidecídua em São Carlos. 32	
RESUMO	32
INTRODUÇÃO	33
MÉTODOS	34
<i>Coleta dos dados</i>	34
<i>Análise dos dados</i>	35
RESULTADOS	36
DISCUSSÃO	43
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47
CONCLUSÃO GERAL	53

INTRODUÇÃO GERAL

A Floresta Atlântica do Brasil, considerada como zona de prioridade de conservação (“hotspot”), é um dos biomas mais ameaçados do mundo (Myers *et al.* 2000). Devido a intensos períodos de destruição ambiental é caracterizada pela alta fragmentação dos seus habitats e pela perda de sua biodiversidade, com previsão de extinção de muitas espécies (Morellato 2000; Myers *et al.* 2000). O isolamento e diminuição de populações de plantas decorrentes desta fragmentação podem afetar processos demográficos, relacionados à regeneração (Bruna & Kress 2002). Estudos sobre a ecologia de populações arbóreas são considerados fundamentais para a compreensão de respostas ecológicas relacionadas a estabilidade da população, além de ser a base para subsidiar programas de manejo e conservação das mesmas (Clark & Clark 1992; Silva-Matos & Watkinson 1998; Fonseca *et. al* 2004).

A estrutura populacional é geralmente descrita por meio da distribuição de indivíduos em classes de tamanho, entretanto, a metodologia utilizada atualmente sugere que os indivíduos sejam classificados em estádios ontogenéticos, baseados nas características morfológicas e fisiológicas da planta, ou seja, critérios biológicos (Gatsuk *et al.*; Zhukova & Glotov 2001; Smirnova *et al.* 2002). As características utilizadas para definir os estádios de desenvolvimento dos indivíduos podem variar ao longo da ontogenia, de acordo com sua arquitetura e relações alométricas (Hallé *et al.* 1978; Clark & Clark 1992; Sterck & Bongers 1998).

Devido às diferentes estratégias de ocupação do espaço ao longo da ontogenia, espécies com requerimentos ecológicos distintos ocupariam porções da comunidade estabelecidas pela ação conjunta de fatores abióticos e bióticos, ou seja, através da heterogeneidade do ambiente (Dale 1999; Hutchings *et al.* 2000). A distribuição desigual dos recursos, tanto espacial quanto temporal, produz áreas favoráveis ou não para o estabelecimento dos indivíduos, e este pode variar com as necessidades de cada estágio e/ou indivíduos. Dessa maneira, o estudo de variações nas relações alométricas e nos padrões espaciais são ferramentas importantes para o entendimento de diferenças adaptativas das espécies, de interações competitivas e da estrutura e dinâmica das florestas (Sposito & Santos 2001). O maior conhecimento sobre diferenças no padrão espacial compreende uma informação valiosa, já que estas podem indicar formas distintas no qual populações de cada espécie são influenciadas pelo ambiente no qual se encontram (Harper 1977).

No presente trabalho pretendeu-se abordar aspectos da história de vida de uma espécie rara encontrada geralmente no dossel de florestas estacionais semidecíduas. Dessa forma, foram evidenciados aspectos relacionados a distribuição espacial da espécie e, a caracterização de sua população de acordo com a arquitetura e ontogenia.

Por meio da análise do conjunto de dados poderemos entender de que maneira a população responde a um conjunto de variáveis ambientais, e como varia a estrutura e distribuição desta espécie. Uma alteração do padrão espacial ao longo da ontogenia indicaria que a mortalidade é diferenciada no espaço, sugerindo a necessidade de medir variáveis ambientais nos sítios em que os indivíduos teriam maior sucesso. Além disso, nas florestas semidecíduas paulistas, que estão representadas por fragmentos pequenos e isolados, populações de *Pachystroma longifolium* (*P. longifolium*) podem estar sujeitas a perda de variabilidade genética, comprometendo sua sobrevivência. Ademais, não existem dados sobre a estrutura populacional da espécie que forneça base para estudos de dinâmica e informações sobre como a espécie responde as diferentes pressões do ambiente.

Dessa maneira, esta dissertação foi dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo abordamos aspectos da estrutura da população baseada na arquitetura da espécie, classificando os indivíduos em estádios ontogenéticos e verificando as relações alométricas entre as diferentes fases do desenvolvimento, bem como a influência da heterogeneidade do ambiente luminoso. No segundo capítulo estudamos como a população se distribui espacialmente, relacionando estes padrões com características ambientais presentes no local e fatores intrínsecos da espécie.

ÁREA DE ESTUDO

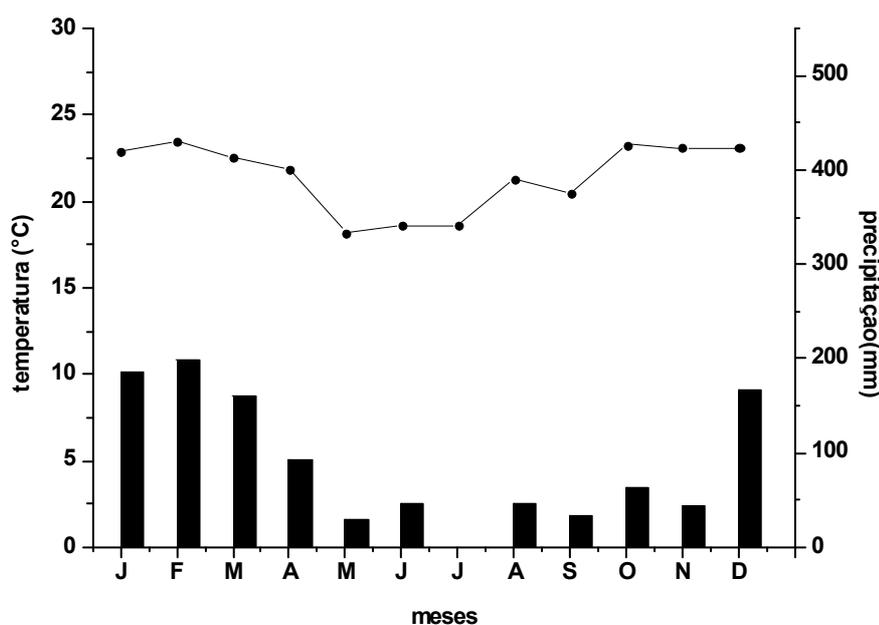
Localização

O estudo foi conduzido na Reserva de Floresta Estacional Semidecídua, na fazenda Canchim, de propriedade da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), denominada Centro de Pesquisa de Pecuária do Sudeste (CPPSE), órgão vinculado ao Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. A reserva localiza-se no município de São Carlos, região central do Estado de São Paulo, entre 21°55' e 22°00' Sul e 47°48' 47°52' Oeste, a aproximadamente 8 km da área urbana do

município. A área onde hoje está instalada o CPPSE foi uma fazenda produtora de café até 1930, implantada no século XIX, ainda no período da escravidão. Após a crise cafeeira e a venda da propriedade para o Ministério da Agricultura, o local passou a se chamar Fazenda de Criação de São Carlos, mais conhecida como “Fazenda Canchim”, que devido a grande frequência da espécie arbórea canchim (canxim), muito comum na região, emprestou o nome à fazenda (Primavesi *et al.* 1999).

Clima

O clima da região de São Carlos, segundo a classificação de Köppen, é uma transição entre os tipos Cwa-Aw, clima quente de inverno seco para tropical com verão úmido e inverno seco (Tolentino 1967). A precipitação pluviométrica total anual apresentou média de 1087,7 mm. A média anual da temperatura máxima foi de 26,65°C e a média das mínimas foram de 15,65°C (Figura 1). A umidade relativa média do ar foi de 74%. Os dados meteorológicos ocorrentes para a Fazenda Canchim foram obtidos na Estação Meteorológica da CPPSE, considerando os dois anos de estudo.



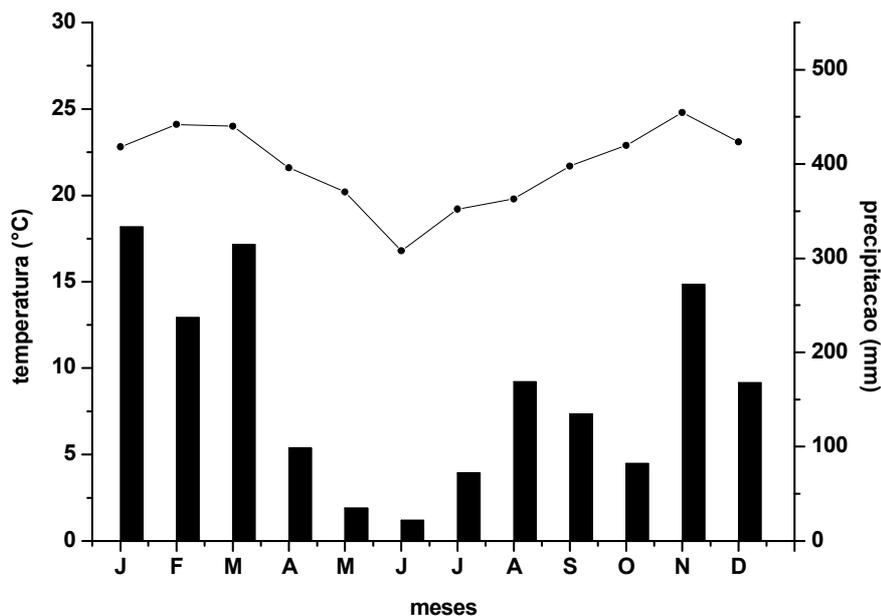


Figura 1: Temperatura e precipitação média mensal na área de estudo nos anos de 2008 e 2009 respectivamente (• Temperatura, █ precipitação). Reserva de Floresta Estacional Semidecídua da Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, São Paulo, Brasil. (Fonte: Estação Meteorológica da Fazenda Canchim).

Solo

O tipo de solo predominante é o Latossolo Vermelho-Escuro distrófico, e na entrada da mata há uma pequena faixa de Latossolo Vermelho Roxo, a Terra Roxa Estruturada, que predomina na área do entorno do açude da floresta. A reserva apresenta topografia plana, levemente ondulada e altitude média de 850 m (Calderano Filho *et al.* 1999).

Vegetação

O fragmento apresenta uma área de aproximadamente 112 há, e é classificada como Floresta Estacional Semidecídua (Veloso *et al.* 1991), caracterizada por apresentar estacionalidade climática bem definida, um inverno frio e seco, e verão quente e úmido (Figura 2).

De acordo com Silva & Soares (2003), foram identificadas, para parte deste fragmento, 146 espécies arbóreas. Embora a floresta se apresente sem grandes

perturbações antrópicas nas últimas quatro décadas (Primavesi *et al.* 1999), sofreu alterações na sua conformação e apresenta um dossel descontínuo, onde a altura das maiores árvores pode chegar a aproximadamente 30 m. Como consequência dessas alterações, é comum a ocorrência de clareiras no interior da mata, onde a presença de lianas é abundante (Hora *et al.* 2008). Em levantamento realizado por Hora & Soares (2002), foram amostrados 109 espécies, justificado pelo histórico da mata, como perturbação antrópica e dinâmica natural. A reserva é mantida sem exploração desde 1934, mas no passado houve o corte seletivo de madeiras, principalmente jequitibás e perobas (Silva 2001).

Pode-se observar também a queda de árvores, causada muitas vezes pelos densos emaranhados de cipós presentes na copa das arbóreas. Além disso, a presença de bambu é freqüente em muitos pontos da área de estudo e a presença de braquiária na borda do fragmento é comum, visto que toda a extensão da mata é envolto por pastagens, lavouras de milho e aveia, o que, influencia certamente na dinâmica das populações vegetais.

Outra espécie encontrada que merece destaque é *Coffea arabica* L., já que sua presença é bastante corriqueira no interior do fragmento, podendo causar algum prejuízo para as comunidades que ali coexistem devido ao seu efeito alelopático (Martins 1991).



Figura 2: Vista do interior do fragmento da Reserva de Floresta Estacional Semidecídua da Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, São Paulo, Brasil. (Foto: Melina Alcalá).

Descrição da espécie

O canxim (*Pachystroma longifolium* (Ness) I. M. Johnst) é uma árvore da família Euphorbiaceae, que pode atingir cerca de 20 m de altura. É uma planta muito lactescente, de madeira leve, mole e bastante elástica, com pequena durabilidade sob condições naturais (Carvalho 2003; Lorenzi 2008). Pode ser encontrada principalmente em áreas de floresta estacional semidecídua do Sul e Sudeste brasileiro (SP, RJ, MG, RS), locais de altitudes elevadas, como Bolívia, e próximas a cursos d' água (Navarro *et al.* 1996; Campos & Landgraf 2001; Souza & Válio 2001; Martins & Rodrigues 2002; Navarro & Maldonado 2002; Jurinitz & Jarenkow 2003; Martins *et al.* 2004; Villela *et al.* 2006; Gandolfi *et al.* 2007; Guaratini *et al.* 2008; Linares-Palomino *et al.* 2008; Gandolfi *et al.* 2009; Pinho *et al.* 2009).

Em alguns levantamentos florísticos e fitossociológicos (Navarro *et al.* 1996; Campos & Landgraf 200; Jarenkow & Waechter 2001; Hora & Soares 2002; Navarro & Maldonado 2002; Saldias 2002; Silva & Soares 2003) foi destacada como uma das espécies de maior valor de importância e dominância. Em Santa Cruz, na Bolívia, a espécie foi a única dominante entre as mais importantes em todas as parcelas em áreas de florestas decíduas, semidecíduas e aquelas denominadas “sempre verdes”, apresentando maior área basal, e uma densidade relativa de 21% do total da comunidade (Linares-Palomino *et al.* 2008). Segundo França *et al.* (2002), a espécie é considerada bioacumuladora de elementos de terras raras por apresentar altas concentrações desses elementos químicos em suas folhas e próximo as suas raízes, provenientes de refinarias de petróleo, estradas e atividades agrícolas próximas aos fragmentos.

Espécies bioindicadoras podem informar a qualidade do ambiente ou ser utilizadas como biomonitoras, quantificando esta qualidade (Markert 1991). Isto, porque, os componentes biológicos de um ecossistema podem acumular elementos químicos, especialmente tóxicos, devido à característica de adaptabilidade às variações químicas do ambiente (Kabata-Pendias & Pendias 1984; Koyama *et al.* 1987). De acordo com França *et al.* (2002), essas características presente no canxim refletem algum impacto antrópico da região, como pode ser observado para Floresta Estacional Semidecídua da Mata de Santa Genebra. O canxim também apresentou elevados teores de nitrogênio nas folhas em área de floresta Montana (Cunha *et al.* 2003).

Segundo Ferreira-Fedele (2002), a espécie apresentou distintas médias de incrementos anuais do crescimento do tronco, o que mostra que os períodos com taxas

de crescimento diferentes podem ocorrer devido às variações climáticas, ou outra condição do ambiente que afete o crescimento das árvores.

Referências bibliográficas

- Bruna, E.M. & Kress, W.J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). **Conservation Biology** 16: 1256-1266.
- Calderano Filho, B.; Santos, H.G; Foseca, O.O.M.; Santos, R.D.; Primavessi, O.; Primavessi, A.C. 1999. **Os solos da Fazenda Cachim, Centro de Pesquisa de Pecuária do Sudeste, São Carlos, SP: Levantamento semidetalhado, propriedades e potenciais**. Rio de Janeiro: Embrapa-CNPS/São Carlos: Embrapa-CPPSE, 95p.
- Campos, J. C. & Landgraf, P. R. C. 2001. Análise da regeneração natural de espécies florestais em matas ciliares de acordo com a distância da margem do lago. **Ciência Florestal** 11: 143-151.
- Carvalho, P.E.R. 2003. Espécies arbóreas brasileiras. Colombo: Embrapa Florestas, V.1
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs** 62 (3): 315-344.
- Cunha, G. M.; Gama-Rodrigues, A. C.; Costa, G. S.; Velloso, A. C. X.; Cunha, A. M. 2003. Características dendométricas, nutrientes e carbono em espécies pioneiras e secundárias de um fragmento de floresta montana na região do Parque Estadual do Desengano, Norte Fluminense. **Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas**.
<http://www.sobrade.com.br/eventos/2003/seminario/Trabalhos/trabalhos>.
(acesso em 20/06/2007).
- Dale, M. R. T. 1999. **Spatial pattern analysis in plant ecology**. Cambridge University Press, London, England.
- França, J. E.; Fernandes, E.A.N.; Bacchi, M.A.; Tagliaferro, F.S. 2002. Pathway of rare-earth elements in a Brazilian forestry fragment. **Journal of Alloys and Compounds** 344: 21-26.

- Ferreira-Fedele, L. 2002. **Periodicidade do crescimento e formação da madeira de algumas espécies arbóreas de florestas estacionais semidecíduais da região sudeste do Estado de São Paulo**. Piracicaba, 103p. Tese (Mestrado). Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz. Universidade de São Paulo.
- Fonseca, M.G.; Martini, A.M.Z.; Santos, F.A.M., 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. **Journal of Vegetation Science** 15: 41-48.
- Gandolfi, S.; Joly, C.A.; Rodrigues, R.R. 2007. Permeability - Impermeability: canopy trees as biodiversity filters. **Scientia Agricola** (Piracicaba, Brazil) 64 (4): 433-438.
- Gandolfi, S.; Joly, C.A.; Leitão-Filho, H.F. 2009. Gaps of deciduousness: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**. (Piracicaba, Brazil) 66 (2): 280-284.
- Gatsuk, L. E.; Smirnova, O. V.; Vorontzova, L. I.; Zaugolnova, L. B.; Zhukova, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology** 68: 675-696.
- Guaratini, M.T. G.; Gomes, E.P.C.; Tamashiro, J.Y.; Rodrigues, R.R. 2008. Composição florística da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica** 31 (2): 323-337.
- Hallé, F; Oldeman, R.A.A & Tomlinson, P.B. 1978. **Tropical trees and forests: An architectural analysis**. Springer-Verlag, New York.
- Harper, J.L.1977. **Population biology of plants**. 1ª ed. Academic Press, London.
- Hora, R. C. & Soares, J. J. 2002. Estrutura fitossociológica da comunidade de lianas em uma floresta estacional semidecidual na Fazenda Canchim, São Carlos, SP. **Revista Brasileira de Botânica** 25: 323-329.
- Hora, R.C.; Primavesi, O.; Soares, J.J. 2008. Contribuição das folhas de lianas na produção de serapilheira em um fragmento de floresta estacional semidecidual em São Carlos, SP. **Revista Brasileira de Botânica** 31(2):
- Hutchings, M. J.; John, E.; Stewart, A. J. A. 2000. **The ecological consequences of environmental heterogeneity**. Cambridge University Press.

- Jarenkow, J.A.; Waechter, J.L. 2001. Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 24: 263-272.
- Jurinitz, C.F. & Jarenkow, J.A. 2003. Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 26 (4): 475-487.
- Kabata-Pendias A. & Pendias H. 1984. **Trace elements in soils and plants**, Boca Raton: CRC Press, Florida, p. 315.
- Koyama, M.; Shirakawa, M.; Takada, J.; Katayama, Y.; Matsubara, T. 1987. Trace elements in land plants: concentration ranges and accumulators of rare earths, Ba, Ra, Mn, Fe, Co and heavy halogens. **Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry**, Budapest 112 (2): 489-506.
- Linares-Palomino, R.; Cardona, V.; Soto, D.; Herzog, S.K.; Kessler, M. 2008. Tree community patterns along a deciduous to evergreen forest gradient in central Bolivia. **Ecologia en Bolivia** 43: 1-20.
- Lorenzi, H. 2008. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Plantarum, Nova Odessa.
- Markert, B. 1991. Inorganic chemical investigations in the Forest Biosphere Reserve near Kalinin, USSR. I. Mosses and peat profiles as bioindicators for different chemical elements. **Vegetatio** 95: 127-135.
- Martins F. R. 1991. **Estrutura de uma Floresta Mesófila**. Campinas, da Universidade Estadual de Campinas. 264p.
- Martins, S.V. & Rodrigues, R.R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic Forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology** 00: 1-12.
- Martins, S.V.; Júnior, R.C.; Rodrigues, R.R.; Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic Forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology** 172: 121-131.
- Morellato, L.P.C. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica** 32 (4), 786-792.

- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403: 853-858.
- Navarro, G.; Vargas, I.; Jardim, A.; Toledo, M.; Barra, N. 1996. **Classificaciony diagnostico para la conservacion de la vegetacion de la region del Parque Nacional Amboro**. Santa Cruz, Bolivia. Universidad Complutense, New York Botanical Garden.
- Navarro, G. & Maldonado, M. 2002. **Geografia ecologica de Bolivia: vegetacion y ambientes acuaticos**. Cochabamba, Bolivia: Fundacion Simon I. Patino.
- Pinho, E.I.B.; Ribeiro, D.R.; Rabelo, G.R.; Freitas, A.V.; Silva, M.V.A.; Cunha, M.; Vitória, A.P. 2009. Resposta fotoquímica da secundária tardia *Pachystroma longifolium* (Ness) I. M. Jonhst. em função do tempo de abertura de clareiras na estação ecológica de Guaxindiba, RJ. **Anais do III Congresso Latino Americano de Ecologia**, São Lourenço, MG.
- Primavesi O., Primavessi A.C.P.A., Pedroso A.F., Camargo A.C., Rassini J.B., Filho J. F., Oliveira J.P., Correa L.A., Armelin M.J.A., Vieira S.R., Dechen S.C.F. 1999. **Microbacia hidrográfica do Ribeirão Canchin: um modelo real de laboratório ambiental**. Embrapa Pecuária Sudeste, São Carlos. 133p.
- Saldias, M. P. 2002. Valoracion biologica y diagnostico socio-económico de la serrania de parabanó. Santa Cruz. **Informe Final: Componente Botânico**.
- Silva, L. A. 2001. **Levantamento florístico e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo de um fragmento de floresta estacional semidecidual no município de São Carlos**. Tese de Doutorado, PPGERN, UFSCar, SP, 106p.
- Silva, L.A. & Soares, J.J. 2003. Floristic composition of a mesophyllous semideciduous forest fragment, in São Carlos – SP. **Rev. Árvore** 27 (5): 647-656.
- Silva Matos, D.M. & Watkinson, A. 1998. The fecundity, seed and seedling ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) in a fragment of semideciduous forest, Brazil. **Biotropica** 30:595-603.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Biotropica** 33 (3): 447-457.

- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. **American Journal of Botany** 88: 939-949.
- Smirnova, O. V.; Palenova, M. M.; Komarov, A. S. 2002. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. **Russian Journal of Developmental Biology** 33:1-10.
- Sterck, F. J.; Bongers, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. **American Journal of Botany** 85: 266-272.
- Tolentino, M. 1967. Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos. **Concurso de monografias municipais**. São Carlos, 78p.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R.; Lima, J. C. A. 1991. **A classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE, Rio de Janeiro.
- Villela, D.M.; Nascimento, M.T.; Aragão, L.E.; Gama, D.M. 2006. Effect of selective logging on Forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlant forest. **Journal of Biogeography** 33, 506-516.
- Zhukova, L. A.; Glotov, N. V. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. **Russian Journal of Developmental Biology** 32: 381-387.

CAPÍTULO I - Estrutura populacional e relações alométricas de *Pachystroma longifolium* (Ness) I. Johnst. (Euphorbiaceae) em uma floresta estacional semidecídua em São Carlos, SP.

RESUMO

A ocorrência de diferentes caminhos no desenvolvimento ontogenético entre indivíduos de uma mesma espécie pode levar a alterações nos parâmetros demográficos das populações e, nesses casos, a identificação desses múltiplos caminhos de desenvolvimento e sua relação com as condições ambientais pode ser relevante para a conservação destas espécies. Portanto, o objetivo deste estudo foi caracterizar os estádios ontogenéticos pós-germinativos que caracterizam o desenvolvimento de *Pachystroma longifolium* (Ness) I. M. Johnst., além de investigar se os padrões alométricos variam dentro e/ou entre os estádios ontogenéticos. Amostramos uma área de 1,0 ha, subdividida em 100 parcelas (10m x10m) contíguas em um fragmento de floresta estacional semidecídua. Foram reconhecidos quatro estádios ontogenéticos: juvenil, imaturo, adulto vegetativo e adulto reprodutivo. Não encontramos plântulas e indivíduos no estágio senil, o que pode estar relacionado com a variação microambiental da área ou com características intrínsecas da espécie. Todos os estádios ontogenéticos apresentaram diferenças significativas em altura e diâmetro, indicando que estes enfrentam condições ambientais distintas havendo uma forma alométrica ótima para cada estágio ou conjunto de estádios, permitindo a melhor relação de compromisso (trade-off) entre diâmetro do caule e a altura da planta. Dependendo do fator influenciador, das características de crescimento e da estratégia de resistência adotada pela espécie, diferentes formas arquiteturais puderam ser encontradas.

Palavras-chave: população estruturada por estádios, modelo arquitetural, alometria, fragmento florestal.

INTRODUÇÃO

Em estudos populacionais, a estrutura de uma floresta é freqüentemente representada pela distribuição de indivíduos de espécies arbóreas em classes de tamanho ou idade cronológica (Harper 1977). No entanto, para que esses estudos representem de forma mais significativa a realidade natural, devem ser baseados em estádios de vida com significado biológico (Souza *et al.* 2000). Neste contexto, o desenvolvimento de um indivíduo desde o seu nascimento até a sua morte é chamado de ontogenia, no qual as plantas passam por diferentes etapas conhecidas como estádios ontogenéticos (Gatsuk *et al.* 1980; Smirnova *et al.* 2002). De acordo com estes autores, os estádios ontogenéticos podem ser definidos por características quantitativas e qualitativas, e geralmente são caracterizados pelo aparecimento de novas estruturas e/ou pela perda de estruturas que estavam presentes em estádios mais recentes do desenvolvimento, além de várias mudanças morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas (Tabela 1). O tempo médio de duração de um estágio é herdado geneticamente, dependendo da espécie, porém, indivíduos em ambientes distintos podem atingir o mesmo estágio em idades cronológicas diferentes (Gatsuk *et al.* 1980; Zhukova & Glotov 2001). A determinação dos estádios ontogenéticos pode ser mais relevante do que da idade cronológica, visto que plantas de diferentes estádios geralmente exercem diferentes funções na população (Hutchings 1997; Smirnova *et al.* 2002), resultando em uma ampla utilização dos recursos ambientais no espaço e no tempo, promovendo a coexistência das espécies e contribuindo para a diversidade das comunidades (Grubb 1977).

Em decorrência da arquitetura de um indivíduo em um determinado momento, juntamente com as características de seu desenvolvimento ontogenético, as plantas tem como resultado final a realização de seu modelo arquitetural (Hallé *et al.* 1978). A plasticidade na arquitetura dentro de uma espécie pode ser consequência não somente das condições do presente, mas também de fatores genéticos e ambientais que operam no desenvolvimento da plântula até sua maturidade (Archibald & Bond 2003). Em árvores tropicais, Hallé *et al.* (1978) encontraram 23 modelos arquiteturais, que foram definidos por meio de características qualitativas resultantes da atividade dos meristemas primários, tais como direção e tipo do crescimento e diferenciação.

Segundo Kohyama (1987), algumas características arquiteturais, tais como o padrão de ramificação, podem estar relacionadas e ser expresso quantitativamente

através de relações alométricas. Compreender as relações entre o tamanho e a forma dos indivíduos ao longo da ontogenia é essencial para a interpretação da estrutura e dinâmica em estudos populacionais, bem como das diferenças adaptativas entre as espécies (Shugart *et al.* 1981).

Tabela 1: Períodos ontogenéticos de plantas (Gatsuk *et al.* 1980).

Período	Estádios ontogenéticos
I. latente	(1) semente
II. pré-reprodutivo	(2) germinante
	(3) juvenil
	(4) imaturo
	(5) virgem
	(6) jovem
III. reprodutivo	(7) maduro
	(8) velho
	(9) subsenil
IV. pós-reprodutivo	(10) senil

A forma arquitetural determina o modo como a luz é interceptada, afetando o desempenho da planta (Sterck *et al.* 2001). Nos ambientes florestais, a luminosidade tem um importante papel na determinação do padrão arquitetural das árvores, pois é o principal recurso limitante ao crescimento. Nas florestas estacionais semidecíduais há uma maior diversidade nos regimes de luz devido às clareiras de decidualidade que ocorrem principalmente na estação seca (Gandolfi 2000). Próximo ao solo, a disponibilidade de luz varia muito com pequenas mudanças em altura e, assim, existe uma forte seleção para este crescimento, principalmente para busca de luz acima de competidores (Claussen & Maycock 1995; O' Brien *et al.* 1995; Claussen 1996). No entanto, para poder atingir uma determinada altura, é necessário um crescimento mínimo em diâmetro que evite a quebra do caule devido ao peso (McMahon 1973) ou a ação dos ventos (Dean & Long 1986). Conseqüentemente, crescer em diâmetro ou em altura representa uma relação de custo/benefício (*trade-off*) na história de vida de uma árvore (Sumida *et al.* 1997; Alves *et al.* 2004).

O conhecimento de aspectos da história de vida de uma espécie é fundamental para a compreensão do estado da população, uma vez que funcionam como modelos preditivos do tamanho e vulnerabilidade das mesmas, fornecendo subsídios para fins

conservacionistas e de manejo. Dessa maneira a ocorrência de diferentes caminhos no desenvolvimento ontogenético entre indivíduos de uma mesma espécie pode levar a alterações nos parâmetros demográficos nas populações e, nesse caso, a identificação desses múltiplos caminhos de desenvolvimento e sua relação com as condições ambientais pode ser relevante para a conservação de espécies e do fragmento. Nossa hipótese é que em área fragmentada a alocação de recurso e conseqüente investimento em altura ou diâmetro de uma população de dossel sejam variáveis, de acordo com o micro ambiente em que estes se estabelecem. Neste contexto, é esperado que estádios iniciais de desenvolvimento, mais sensíveis às variações do ambiente (Larcher 2000), invistam em crescimento em altura, e indivíduos de estádios tardios permaneçam investindo em diâmetro como forma de se manter. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi, 1) identificar e descrever os estádios ontogenéticos pós-germinativos que caracterizam o desenvolvimento de *Pachystroma longifolium* (Ness) I. M. Johnst.; 2) investigar se os padrões alométricos variam dentro e/ou entre os estádios ontogenéticos e como estes se alteram em área fragmentada.

MÉTODOS

Coleta de dados

A amostragem foi realizada em 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m, totalizando uma área de 1,0 ha, no período de março de 2008 a setembro de 2009. De cada indivíduo registramos o diâmetro do caule a altura do solo (DAS), o diâmetro do caule a altura do peito (DAP). A altura total foi medida desde a base até a altura máxima da copa para indivíduos de até 2 m, e estimada para indivíduos acima desta altura.

Para caracterização dos estádios ontogenéticos de acordo com a classificação de Gatsuk *et al.* (1980), registramos características macro-morfológicas externas como presença/ausência de ramificação; altura da primeira ramificação; número de ramificações; presença/ausência de rebrotas e reiterações, presença/ausência de flores e frutos. Para indivíduos sem ramificações, anotamos o número de folhas, a altura do ponto de surgimento da primeira folha, medida do comprimento e largura de no máximo dez folhas escolhidas ao acaso.

No intuito de auxiliar na identificação dos estádios, utilizamos uma classificação baseada na arquitetura dos indivíduos, como orientação do eixo (plagiotrópico ou ortotrópico), diferenciação do meristema (vegetativo ou sexual), tipo de crescimento (simpodial ou monopodial), presença de reiteração, e adequação a um modelo arquitetural (Hallé *et al.* 1978; Barthélémy & Caraglio 2007), determinado por meio do auxílio da chave de identificação, observações em campo e literatura.

Análise de dados

Analisamos a variação de tamanho dos indivíduos em cada estágio ontogenético por diagramas de caixa (*box-plot*), tanto para altura quanto para diâmetro, utilizando o programa SPSS 13.0 (Statistical Package for the Social Sciences). Nos diagramas de caixa, o retângulo compreende 50% dos dados, o maior estreitamento da caixa representa a mediana e a região estreita ao redor da mediana é o seu intervalo de confiança (95%). A linha horizontal superior do retângulo indica o limite superior do terceiro quartil (75%) e a linha inferior, o do primeiro quartil (25%). As linhas verticais, inferior e superior indicam o primeiro e o último quartis, respectivamente. Os asteriscos representam valores extremos.

Verificamos as relações alométricas entre o diâmetro e a altura para cada estágio ontogenético, através de regressões lineares das variáveis, com os dados transformados em logaritmos decimais. Essas relações geralmente são expressas através da equação (O'Brien *et al.* 1995): $\log y = \log a + b \log x$, no qual **y** é a medida de diâmetro (cm) e **x** é a altura (m); **a** é o intercepto e **b**, a inclinação da reta. Se o valor de **b** é diferente entre os estádios, o maior valor de **b** apresentará maior incremento de **y** por incremento de **x**. A altura foi utilizada como variável independente porque influencia na resposta das plantas em relação à luminosidade e disponibilidade de espaço para o seu crescimento (King 1996).

A análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para testar as diferenças entre as retas da regressão nos estádios ontogenéticos (Zar 1999). Esta análise é freqüentemente utilizada para comparar as relações alométricas (Yamada *et al.* 2006). Se pelo menos um par de coeficientes for diferente, rejeita-se a hipótese nula e realiza-se um teste de comparações múltiplas entre as retas. Estas foram realizadas através do teste *a posteriori* de Bonferroni ($p < 0.05$) (SPSS 13.0).

RESULTADOS

Com base na sua arquitetura, *Pachystroma longifolium* foi enquadrada no modelo de Massart, caracterizando-se por apresentar tronco ortotrópico monopodial, de crescimento rítmico que produz ramos plagiotrópicos monopodiais inseridos a intervalos regulares, conforme a atividade do meristema apical.

Foi possível identificar quatro estádios ontogenéticos (Figura 5), sendo que o estádios, plântula¹ e senil não foram encontrados na área de estudo. O estádio juvenil compreendeu indivíduos que caracterizavam ausência de cotilédones e ramificações, constituindo-se de um eixo ortotrópico monopodial. Apresentam folhas simples, alternas, obovadas e espinescente, de coloração verde escuro, semelhantes às encontradas nos indivíduos adultos, dispostas próximas ao ápice do caule. A média do tamanho das folhas foi de 23 cm de comprimento por de 4 cm de largura. Acima das folhas primárias, podem estar presentes, uma ou mais folhas diferenciadas (folhas novas), de coloração marrom-esverdeada ou verde claro, com tamanho entre 4 a 6 cm de comprimento por 1 a 2 cm de largura (indivíduos jovens). Essa característica é encontrada habitualmente na época de floração, que ocorre entre os meses de agosto a outubro, permanecendo até o final do desenvolvimento da planta. Neste estádio ocorre freqüentemente a presença de reiteraões, resultante de um processo morfogenético que envolve a ativação de um meristema lateral que estava latente, ocasionado por danos, estresse ambiental ou condições supra ótimas (Hallé *et al.* 1978; Barthélémy & Caraglio 2007).

O estádio imaturo apresentou o surgimento de ramificação do caule, com ramos laterais monopodiais ortotrópicos e plagiotrópicos, com diâmetro inferior ao observado para o menor adulto reprodutivo. Neste estádio, completa-se o modelo arquitetural da espécie.

O estádio adulto é representado por duas fases: adulto vegetativo e adulto reprodutivo. O adulto vegetativo compreende indivíduos com DAS e altura semelhantes ao adulto reprodutivo. Já o estádio adulto reprodutivo foi caracterizado pela presença de frutos, DAS e altura superiores aos indivíduos dos estádios anteriores.

¹ Considera-se a fase de plântula até o fim da primeira estação de crescimento, onde devem ter um hipocótilo, um epicótilo, dois cotilédones, um par de folhas simples e uma raiz não ramificada (Gatsuk *et al.* 1980).

Em relação às variações morfométricas entre os estádios, os valores de altura e diâmetro aumentaram progressivamente ao longo da ontogenia, ou seja, imaturo foi maior que juvenil e assim sucessivamente (Figura 6; Figura 7).

As relações alométricas entre o diâmetro e a altura se alteraram ao longo da ontogenia, sendo as inclinações das retas alométricas dos estádios ontogenéticos significativamente diferentes entre si ($F = 224.510$, $p < 0.05$) (Tabela 2). Logo, os estádios apresentaram diferenças na proporção de crescimento em diâmetro para uma mesma variação de crescimento em altura. O estágio juvenil apresentou o menor coeficiente angular, seguido do estágio imaturo, indicando maior incremento em altura por unidade de diâmetro (Figura 8; Tabela 2).

A altura explica uma grande proporção da variação do diâmetro das árvores. O coeficiente de determinação foi alto nos estádios juvenil e adulto vegetativo/reprodutivo ($R^2 = 0.85$, 0.76 , 0.76 , respectivamente) indicando baixa variabilidade na forma dos indivíduos. O estágio imaturo apresentou um valor menor do coeficiente de determinação ($R^2 = 0.61$), indicando maior variabilidade na forma dos indivíduos nestes estádios (Tabela 2).

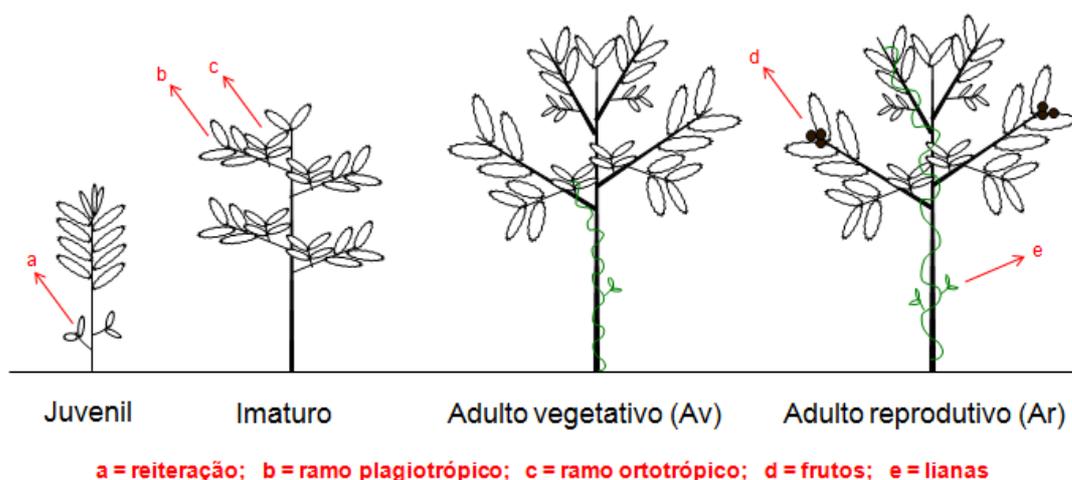


Figura 5: Esquema dos estádios ontogenéticos de *Pachystroma longifolium* (Ness) I. Johnst. na Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, São Paulo, Brasil.

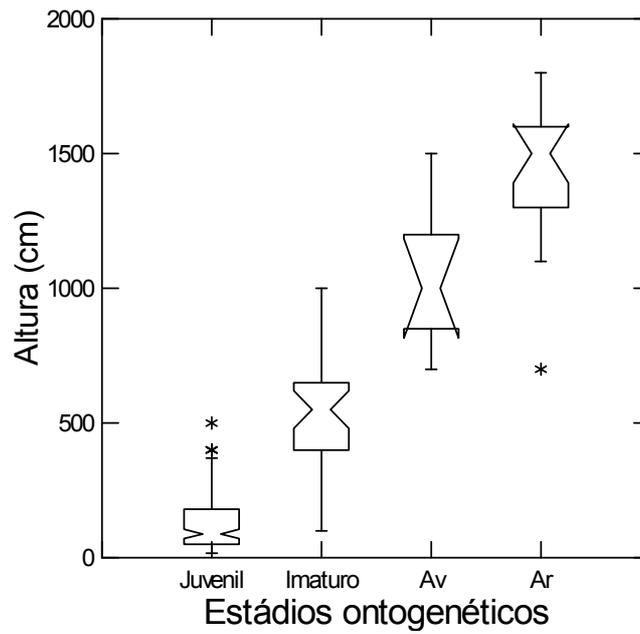


Figura 6: Box-plot da altura (cm) de cada estágio ontogenético de *Pachystroma longifolium*, na floresta estacional semidecídua da fazenda Cachim- EMBRAPA/ CPPSE Av = Adulto vegetativo, Ar = Adulto reprodutivo.

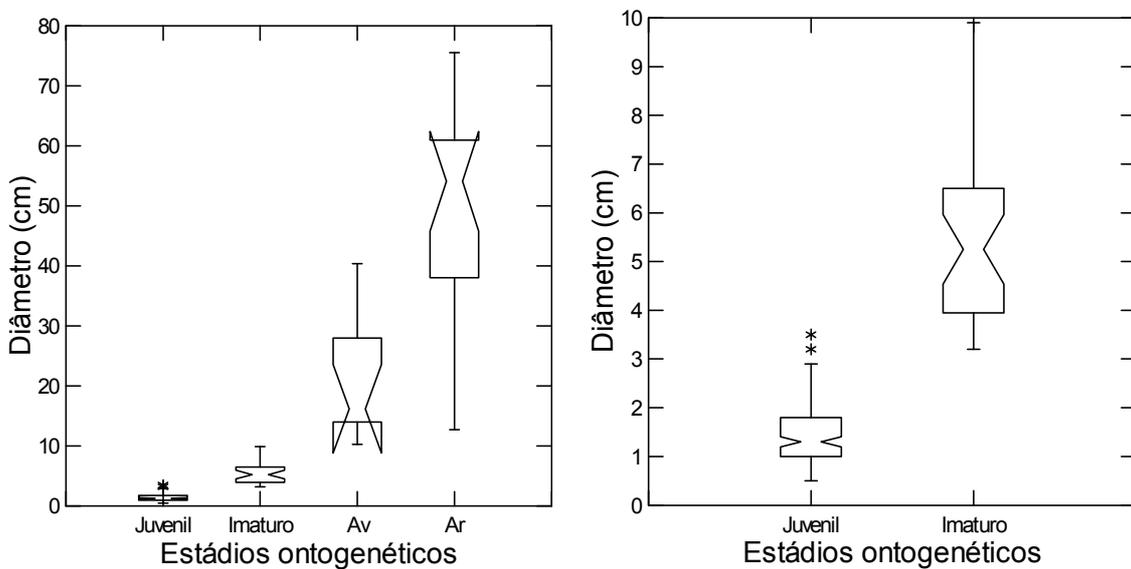


Figura 7: Box-plot do diâmetro a altura do solo (cm) de cada estágio ontogenético para a espécie *Pachystroma longifolium*, na floresta estacional semidecídua da fazenda Cachim- EMBRAPA/ CPPSE. Av = Adulto vegetativo, Ar = Adulto reprodutivo.

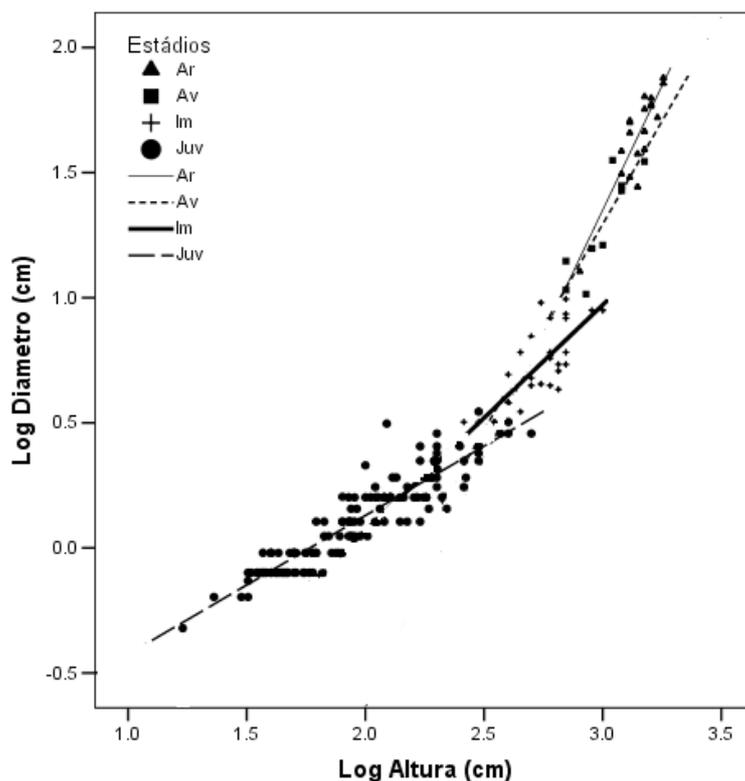


Figura 8: Regressões lineares entre \log_{10} diâmetro (DAS) (cm) e \log_{10} altura (cm) de *Pachystroma longifolium*, na floresta estacional semidecídua, da fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE. Juv=Juvenil; Im=Imaturo; Av=Adulto vegetativo; Ar=Adulto reprodutivo.

Tabela 2: Parâmetros das regressões lineares entre \log_{10} diâmetro (cm) e \log_{10} altura (cm) de *Pachystroma longifolium* (Ness) I. Johnst., na floresta estacional semidecídua da fazenda Canchim-EMBRAPA/ CPPSE. N = número de indivíduos, a = intercepto, b = coeficiente angular, R^2 = coeficiente de determinação, P = significância das regressões. Letras diferentes na coluna b indicam diferença estatística (ANCOVA, $P < 0.05$ e teste *a posteriori* de Bonferroni, $P < 0.05$).

Estádios Ontogenéticos	N	a	b	R²	P
Juvenil	143	- 0.9805	0.5549 ^a	0,85	<0,05
Imaturo	31	- 1.7384	0.9033 ^b	0,61	<0,05
Adulto vegetativo	9	- 3.6435	1.6460 ^c	0,76	<0,05
Adulto reprodutivo	19	- 4.6074	1.9860 ^d	0,76	<0,05
População	202	- 1.8123	0.9878	0,87	<0,05

DISCUSSÃO

O modelo arquitetural de Massart, apresentado por *Pachystroma longifolium*, é caracterizado por um crescimento rítmico. Este é determinado de forma endógena, mas seu ciclo pode ser influenciado por fatores externos, como a disponibilidade de luz e/ou água, que por sua vez, são afetados pela estação do ano (Hallé *et al.* 1978; Sterck & Bongers 2001). O plagiotropismo, ou seja, a orientação aproximadamente horizontal dos ramos otimiza a interceptação de luz e favorece a sobrevivência dos indivíduos em ambientes menos iluminados, como os estratos inferiores de uma floresta tropical (Hallé *et al.* 1978; Sterck & Bongers 2001). Os resultados desse trabalho corroboram tal afirmação, visto que a mudança se iniciou no estágio imaturo, quando houve o surgimento da ramificação.

O estágio de plântula é decisivo na história de vida de uma espécie e a sobrevivência neste período é crítica para o sucesso reprodutivo das populações. Entretanto, a determinação da duração deste estágio também é confusa, existindo inúmeras definições a respeito (Hallé *et al.* 1978; Bazzaz 1979; Fenner 1987; Garwood 1995). Hallé *et al.* (1978), observaram que o estágio de plântula pode ter um curto período de duração, em consequência da falta de recursos disponíveis a ela naquele momento. Em ambientes extremos e estressantes a mortalidade tende a ser originada por fatores abióticos, e em ambientes mais amenos os fatores bióticos tem maior influência na sobrevivência (Fenner 1987). Espécies secundárias tardias podem ter uma estratégia reprodutiva supra anual (Kang & Bawa 2003; Rocha *et al.* 2006), no qual os eventos reprodutivos podem variar em intervalos longos (Dias & Oliveira-Filho 1996). Esta estratégia pode estar relacionada com a variação microambiental ou pelas características intrínsecas da espécie (Janzen 1978; Engel & Martins 2005; Rojas Robles & Stiles 2009). Além disso, a produção de sementes viáveis, e principalmente o recrutamento das plântulas, podem ter sido limitados pela redução ou ausência de locais adequados para o estabelecimento (Bruna & Kress 2002; Meiners *et al.* 2002; Jordano *et al.* 2004). Assim, a presença ou ausência e, ainda, a densidade de uma população de plântulas não depende somente da disponibilidade de sementes, mas da frequência de áreas favoráveis que ofereçam as condições necessárias requeridas por uma semente para germinar e se estabelecer (Harper 1977).

As plântulas são as primeiras a sofrerem os efeitos da fragmentação, e o sucesso destas é influenciado por uma série de fatores, tais como nível de luminosidade,

tamanho da clareira, presença de serapilheira, disponibilidade de água, dispersão de sementes, a predação e o parasitismo nestes estádios ontogenéticos iniciais (Clark & Clark 1989, 1991; Benítez-Malvido 1998; Scariot 2000; Portela & Santos 2003; Jordano *et al.* 2004; Rotundo & Martin 2005). Plantas de espécies não pioneiras ou “tolerantes a sombra”, são afetadas consideravelmente pela predação no primeiro ano de vida (Molofsky & Fisher 1993). A ausência de plântulas no sub-bosque de florestas pode ser um resultado do efeito alelopático de algumas espécies, como por exemplo, *Coffea arabica* L. (Martins *et al.* 2008), encontrada em abundância na área de estudo. De acordo com Martins (1991), substâncias alelopáticas são liberadas pelos indivíduos dessa espécie, e possivelmente, agem como inibidores químicos da germinação de sementes de espécies típicas dos estratos superiores da floresta. Todos os fenômenos acima mencionados, assim como um possível desenvolvimento e uma subsequente transição desse estágio, podem ter causado a escassez de plântulas observadas nesse estudo no período de coleta. Dados semelhantes foram registrados por Sims & Martins (2009), cuja área de estudo apresentou ausência de indivíduos de *Savia dictyocarpa* Müll. Arg., no estágio de plântula no período do estudo.

De acordo com Gatsuk *et al.* (1980), o estágio juvenil é estruturalmente simples, não possui cotilédones, apresentando características diferentes das plantas maduras. O estágio juvenil de *P. longifolium* caracterizou-se pela ausência de cotilédones e de ramificações, mas com ocorrência de reiteração. Segundo Hallé *et al.* (1978), a reiteração geralmente é expressa nos estádios mais tardios do desenvolvimento ontogenético, no entanto, pode ser uma resposta oportunista para uma grande diversidade de condições.

Na área de estudo, observamos a ocorrência de clareiras abertas pela queda freqüente de árvores, e presença abundante de lianas e bambus, que certamente influenciam a variação microambiental da floresta e as estratégias de ocupação da espécie estudada, principalmente porque a infestação por lianas aumenta de acordo com o tamanho da abertura no dossel da floresta (Engel *et al.* 1998; Toledo-Aceves & Swaine 2008). Os bambus apresentam ciclo de vida diferente da maioria das espécies vegetais perenes (Young 1991), e por isso são geralmente adaptados a invadir áreas perturbadas (Burman & Filgueiras 1993), alterando a estrutura e dinâmica das populações invadidas (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Okutomi *et al.* 1996; Rother 2006). Alguns autores acreditam que, uma vez estabelecidos, os bambus podem restringir a regeneração de espécies arbóreas (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Dessa forma, exercem um

papel expressivo na caracterização da estrutura da comunidade florestal, principalmente durante a fase juvenil de crescimento, pois é nela que se manifestam as características de plasticidade fenotípica e, sobretudo, as adaptações modificativas em relação às condições do habitat (Larcher 2000).

Em *P. longifolium* o estágio imaturo finaliza a realização do modelo arquitetural da espécie. Para a separação entre o estágio imaturo e adulto vegetativo, além de características qualitativas, foi necessário o uso das variáveis diâmetro do caule e altura da planta como critério de separação.

Apesar da ausência de órgãos reprodutivos na fase adulto vegetativo, não podemos afirmar que indivíduos nessa fase nunca tenham se reproduzido, visto que no período de coleta este evento não ocorreu. Esta fase poderia ser comparada ao estágio virgem da classificação de Gatsuk *et al.* (1980), cujos indivíduos apresentam as principais características de indivíduos maduros, com exceção de que os órgãos reprodutivos ainda estão ausentes, entretanto devido à incerteza do evento reprodutivo, a denominação torna-se imprópria.

A sobreposição dos intervalos de confiança das medianas, principalmente da altura nos estádios imaturo, adulto vegetativo e reprodutivo indicam que a mudança na forma entre eles não foi acompanhada de um aumento expressivo de tamanho, ou de uma maior variação, que pudesse determinar a classificação dos estádios, mas que puderam somente complementar a distinção das fases de desenvolvimento.

A sobreposição entre imaturos e juvenis em relação à altura pode ser advinda da quebra de galhos e caule, ou mesmo devido à inclinação que os indivíduos da espécie sofrem ocasionados pela queda de detritos, galhos e lianas. A pequena variação tanto da altura quanto do diâmetro dos indivíduos adultos (vegetativo e reprodutivo) é de fato ocorrente devido ao estágio em que se encontram, no qual a ausência de vestígios reprodutivos na fase vegetativa é o que os diferenciam. Um indivíduo pode apresentar altura e diâmetro semelhantes entre alguns estádios ontogenéticos, mas outras características qualitativas devem ser observadas para torná-los diferentes. Segundo Zhukova & Glotov (2001), é possível verificar variações morfológicas dentro da população, devido a diferentes condições climáticas ou ecológicas a que as populações estão expostas.

Os indivíduos classificados como adultos vegetativos apresentaram diâmetro e altura menores que os indivíduos pertencentes à fase reprodutiva. Em consequência deste fato, os adultos vegetativos talvez representem ainda uma fase de crescimento

tanto em altura quanto em diâmetro e, portanto, menos recursos podem estar disponíveis para a reprodução nesses indivíduos.

Ao longo da ontogenia há um aumento do incremento do diâmetro em relação à altura que propicia aos indivíduos mais velhos, mais segurança contra danos mecânicos (Sterck & Bongers 1998). O valor reduzido da relação diâmetro/altura nos estádios ontogenéticos iniciais pode ser devido à baixa estatura e massa desses indivíduos, que conseqüentemente, necessitam de diâmetros menores para uma boa sustentação. Além disso, os indivíduos jovens ocorrem nos estratos inferiores da floresta, sob a sombra dos indivíduos maiores, onde estão relativamente protegidos da ação dos ventos, e, portanto, podem investir mais recursos para o crescimento em altura e menos em diâmetro do caule.

A tendência de crescimento vertical, sem aumento proporcional em diâmetro, pode significar uma forma de “fuga” às condições adversas que são encontradas próximo ao solo em florestas tropicais (Portela & Santos 2003). Em áreas menos iluminadas, os indivíduos tendem a buscar maiores níveis de luminosidade, uma vez que o desenvolvimento e a direção do crescimento são determinados pela luz (Sterck & Bongers 1998; Meira-Neto *et al.* 2005). Desse modo, o crescimento em altura é favorecido em relação ao diâmetro e os indivíduos podem passar mais rapidamente pelo sub-bosque até atingirem as alturas mais iluminadas, quando começam a expandir suas copas, e a partir de então, requerem mais investimento em diâmetro (Hutchings 1997). Assim, alterações nas relações alométricas entre diâmetro do caule e a altura das plantas ao longo da ontogenia, observadas também por Niklas (1995) e Sterck & Bongers (1998), indicam que diferentes estádios enfrentam condições ambientais distintas havendo uma forma alométrica ótima para cada estágio ou conjunto de estádios, permitindo a melhor relação de compromisso (*trade-off*) entre diâmetro do caule e a altura da planta.

Os valores levemente inferiores do coeficiente de determinação das regressões lineares indicam maior variação na forma dos indivíduos pertencentes ao estágio imaturo. Esses indivíduos, presentes em um ambiente heterogêneo, se ajustam ao ambiente por meio das reiteraões, que exercem um grande peso vertical sobre o tronco e podem alterar a forma da planta. A presença de lianas também pode interferir sobre a arquitetura do indivíduo, já que esta tem sido associada a uma redução na taxa de crescimento de espécies arbóreas, tanto em função de danos estruturais (Putz 1984; Stevens 1987), quanto de mecanismos de competição (Dillenburg *et al.* 1993; Toledo-

Aceves & Swaine 2008). De acordo com Toledo-Aceves & Swaine (2008), o impacto negativo de cipós é mais pronunciado em espécies de final de sucessão, do que nas espécies pioneiras. Tudo isso sugere que, dependendo do fator influenciador, das características de crescimento e da estratégia de resistência adotada pelas espécies, diferentes formas arquiteturais poderão ser encontradas.

Este estudo mostrou que os estádios ontogenéticos de *P. longifolium* podem ser identificados, principalmente, com base em características qualitativas, levando em consideração a influência ambiental. Estudos descritivos são escassos na literatura, porém muito importantes na compreensão da estrutura de uma população, já que reflete características biológicas das espécies e complementam diversos estudos a respeito da ecologia das populações.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, L. F., Martins, F. R. & Santos, F. A. M. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. **Acta Botanica Brasilica** 18: 369-374
- Archibald, S. & Bond, W.J. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karoo* in forest, savanna and arid environments. **Oikos** 102: 3-14.
- Barthélémy, D. & Caraglio, Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany** 99: 375-407.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. **Annual Reviews of Ecology and Systematics** 10: 351-371.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology** 12:380-389.
- Bruna, E.M. & Kress, W.J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). **Conservation Biology** 16: 1256-1266.

- Burman, A.G. & Filgueiras, T. 1993. A review of the woody bamboo genera of Brazil (Gramineae: Bambusoideae: Bambuseae). **Thaiszia, Kosice** 3: 53-88.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1989. The role of physical damage in the seedlings mortality regime of a neotropical rain forest. **Oikos** 55 (2): 225-230.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in a tropical rain forest. **Journal of Ecology** 79 (2): 447-457.
- Claussen, J.W. & Maycock, C.R. 1995. Stem allometry in a North Queensland tropical rain forest. **Biotropica** 4: 421-426.
- Claussen, J.W. 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *For. Ecol. & Manag.* 80: 245-255.
- Dean, T. & Long, J.N. 1986. Validity of constant-stress and elastic instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. **Annals of Botany** 58: 833-840.
- Dias, H.C.T. & Oliveria-Filho, A.T. 1996. Fenologia de quatro espécies arbóreas de uma floresta estacional semidecídua montana em Lavras, MG. **Revista Cerne** 2 (1): 66-68.
- Dillenburg, L.R.; Whigham, D.F. Teramura, A.H. & Forseth, I.N. 1993. Effects of below and aboveground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quiquefolia* on the growth of tree host *Liquidambar styraciflua*. **Oecologia** 93: 48-54.
- Engel, V.L., Fonseca, R.C.B. & Oliveira, R.E. 1998. Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais. **Série Técnica Ipef** 12: 43-64.
- Engel, V. L. & Martins, F. R. 2005. Reproductive phenology of Atlantic forest tree species in Brazil: an eleven year study. **Tropical Ecology** 46 (1): 1-16.
- Fenner, M. 1987. **Seedlings**. *New Phytologist*, 106: 35-47
- Gandolfi, S. 2000. **História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas**. 551p. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- Garwood, N. C. 1995. **Functional morphology of tropical tree seedlings**. The ecology of tropical forest tree seedlings. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon
- Gatsuk L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology** **68**: 675-696.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review** **52**: 107-145.
- Hallé, F; Oldeman, R.A.A & Tomlinson, P.B. 1978. **Tropical trees and forests: An architectural analysis**. Springer-Verlag, New York.
- Harper, J.L. 1977. **Population biology of plants**. Academic Press, London.
- Hutchings, M.J. 1997. **The structure of plant populations**. In: Crawley, M.J. Plant Ecology. 2^a ed. Blackwell Science, London, England. 342-348 p.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. In: Tropical Trees as Living Systems, Ed P.B. Tomlinson, M.H. Cambridge Univ. Press. 675p.
- Jordano, P.; Pulido, F.; Arroyo, J.; García-Castaño, J.L.; García-Fayos, P. Procesos de limitación demográfica. 2004. In: VALLADARES, F. (Ed.). **Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante**. Madrid: Editorial Parques Nacionales, cap. 8. p. 229-248.
- Kang, H. & Bawa, K. S. 2003. Effects of successional status, habitat, sexual systems, and pollinators on the flowering patterns in tropical rain forest trees. **American Journal of Botany** **90** (6): 865–876.
- King, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology** **12** (1): 25-44.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. **Functional Ecology** **1**: 399-404.
- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. São Paulo: Ed. Rima Artes e Textos. 531p.

- Martins F. R. 1991. **Estrutura de uma Floresta Mesófila**. Campinas, da Universidade Estadual de Campinas. 264p.
- Martins S.V., Gleriani J.M., Amaral C.H., Ribeiro T.M. 2008. Caracterização do dossel e do estrato de regeneração natural no sub-bosque e em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Viçosa, MG. **Revista Árvore** 32 (4): 759-767.
- Mc Mahon, T.A. 1973. Size and shape in biology. **Science** 179: 1201-1204.
- Meiners, S.J.; Pickett, S.T.A.; Handel, S.N. 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest–old field edge gradient. **American Journal of Botany** 89 (3): 466-471.
- Meira-Neto, J.A.A.; Martins, F.R.; Souza, A.L. 2005. Influência da cobertura e do solo na composição florística do sub-bosque em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19: 473-486.
- Molofsky, J. & Fisher, B. L. 1983. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. **Ecology** 74: 261-265.
- Niklas, K. J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. **Annals of Botany** 75: 217-227.
- O'Brien, S.T.; Hubbell, S.P.; Spiro, P.; Condit, R. & Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. **Ecology** 76: 1926-1939.
- Okutomi, K.; Shinoda, S.; Fukuda, H. 1996. Causal analysis of the invasion of broadleaved forest by bamboo in Japan. **Journal of Vegetation Science** 7 (5): 723-728
- Oliveira-Filho A.T., Vilela E.A., Gavilanes M.L. and Carvalho D.A. 1994. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113: 99–124.
- Portela, R.C.Q & Santos, F.A.M. 2003. Alometria de plântulas e jovens de espécies arbóreas: copa x altura. **Biota Neotropica** 3 (2):

- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado island, Panama. **Ecology** 65: 1713-1724.
- Rocha, O. J.; Vílchez, B.; Anchetta, A. L. A. 2006. A mast fruiting episode of the tropical tree *Peltogyne purpúrea* (Caesalpinaceae) in the Osa Peninsula, Costa Rica. **Revista de Biologia Tropical** 54 (4): 1151-1155.
- Rojas-Robles, R. & Stiles, F. G. 2009. Analysis of a supra-annual cycle: reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. **Journal of Tropical Ecology** 25: 41-51.
- Rother, D.C. 2006. **Chuva de sementes e estabelecimento de plântulas em ambientes com bambus na Mata Atlântica**. Rio Claro. Dissertação (mestrado). Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro. 123p.
- Rotundo, J.L. & Martin R.A. 2005. Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, seed longevity and soil–seed contact. **Journal of Ecology** 93 (4): 829-838.
- Scariot, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian Forest fragments. **Biotropica** 32 (4a): 662-669.
- Shugart, H. H., D. C. West, & W. R. Emanuel. 1981. **Patterns and dynamics of forests: an application of simulation models**. In D. C. West, H. H. Shugart & D. Botkin (Eds.). Forest succession: concepts and application, pp. 74-79. Springer-Verlag, New York.
- Smirnova, O. V., M. M. Palenova, & A. S. Komarov. 2002. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. **Russian Journal of Developmental Biology** 33: 1-10.
- Smis, L.P. & Martins, F.R. 2009. **Aspectos da historia de vida da espécie de dossel *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. (Phyllanthaceae) em um fragmento da Floresta Estacional Semidecídua no município de Campinas, SP**. 110p. Dissertação (Mestrado) Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Souza, A.F.; Martins, F.R.; Matos, D.M.S. 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. **Canadian Journal of Botany** 78: 1227-1237.

- Sterck, F.J. & Bongers, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design for tropical rain forest trees. **American Journal of Botany** 85: 266-272.
- Sterck, F.J.; Bongers, F.; Newbery, D.M. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. **Plant Ecology** 153: 279-292.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. **Ecology** 68: 77-81.
- Sumida, A., H. Ito; Y. Isagi. 1997. Trade-off between height growth and stem diameter growth for an evergreen Oak, *Quercus glauca*, in a mixed hardwood forest. **Functional Ecology** 11: 300-309.
- Toledo-Aceves, T. & Swaine, M.D. 2008. Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understorey in a tropical forest in Ghana. **Journal of Vegetation Science** 19: 717-728.
- Yamada, T.; Tan, S.; Yamakura, T. 2006. Interspecific patterns underlying variations in allometric relationship of sympatric Sterculiaceae species in a Bornean rainforest. **Trends in Ecology and Evolution** 20: 186-195.
- Young, K.R. 1991. Natural history of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a tropical timberline forest. **Biotropica** 23 (4): 542-554.
- Zar, J.H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, New Jersey.
- Zhukova, L.A. & Glotov, N.V. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. **Russian Journal of Developmental Biology** 32:381-387.

CAPÍTULO II: Distribuição espacial de *Pachystroma longifolium* (Ness) I. M. Johnst. (Euphorbiaceae) em remanescente de floresta estacional semidecídua em São Carlos.

RESUMO

O padrão de distribuição espacial das espécies arbóreas pode variar ao longo de um ciclo de vida, em decorrência da atuação simultânea de fatores ambientais e bióticos, a que os indivíduos de cada fase de desenvolvimento estão sujeitos. A hipótese de a espécie estar associada a esses diversos fatores pode ser indicativa de preferências por determinada condição ambiental ou pelas características relacionadas à reprodução e/ou dispersão. Nesse sentido, o objetivo deste estudo é avaliar o padrão espacial da espécie *Pachystroma longifolium* (Ness) I.M. Johnst. (Euphorbiaceae), relacionando tal distribuição com a heterogeneidade ambiental. Para tanto, foi utilizado o método de análise dos padrões espaciais por meio de índices de distância (SADIEshell), considerando descritores abióticos como, porcentagem de cobertura de dossel e porcentagem de umidade no solo. A população apresenta distribuição agregada, sendo que os juvenis foram os que apresentaram o maior índice de agregação. A porcentagem de umidade do solo da estação seca apresentou diferenças significativas em relação a estação chuvosa, já a cobertura de dossel não diferiu entre as estações climáticas. Não foi possível detectar um efeito da porcentagem de umidade do solo sobre a distribuição e densidade dos indivíduos. Quanto à porcentagem de cobertura de dossel na estação chuvosa, a correlação foi positiva e significativa para o estágio imaturo e para o número total de indivíduos presentes na área. Neste estudo, observou-se que os indivíduos de *P. longifolium*, não apresentam preferência significativa por determinado habitat e que a distribuição dos indivíduos não esteve associada com a heterogeneidade ambiental.

Palavras-chave: distribuição espacial, heterogeneidade ambiental, índice de agregação.

INTRODUÇÃO

A heterogeneidade espacial apresentada por diferentes sistemas naturais geralmente possui uma multiplicidade de fatores geradores, os quais têm recebido atenção especial de diversos ramos da ciência (Dale *et al.* 2002; Comita *et al.* 2007; Guzmán *et al.* 2008). Os fatores que determinam a distribuição espacial de plantas podem variar de acordo com a escala espacial (Levin 1992). Em escalas mais amplas, como a distribuição geográfica das espécies, a distribuição espacial pode ser influenciada pela limitação da dispersão (Nathan & Muller-Landau 2000), fatores históricos (Simon & Hay 2003), fatores climáticos (Sugiyama 2003), atributos do solo (Simon & Hay 2003) e catástrofes naturais (Pascarella 1998). Já em escalas menores, como dentro de fragmentos florestais, por exemplo, tal distribuição pode estar relacionada com interações entre as espécies (Chapin 1989), tipo de dispersão (Nathan & Muller-Landau 2000), proximidade da planta-mãe (Janzen 1970), e heterogeneidade ambiental (Hutchings 1997).

Algumas espécies arbóreas em florestas tropicais requerem condições ambientais específicas para a regeneração (Grubb 1977; Denslow 1980; Denslow 1987). Com isso, estas florestas apresentam desde espécies altamente especializadas (Souza & Martins 2004), até espécies generalistas, que se estabelecem em uma ampla gama de ambientes (Hubbell & Foster 1990). Nesse sentido, observamos que é crescente o número de estudos que objetivam compreender os padrões e processos associados com a distribuição espacial de populações ou comunidades vegetais (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Cardoso & Schiavini 2002; Budke *et al.* 2004; Budke *et al.* 2007; Giehl *et al.* 2007).

Os estudos sobre distribuição espacial de espécies foram iniciados na primeira metade do século XX (Dale *et al.* 2002). No entanto, somente com o refinamento das técnicas e o surgimento dos computadores portáteis foi possível tornar as avaliações mais precisas e de fácil aplicação (Dale *et al.* 2002). Dentre as análises mais conhecidas e utilizadas, destacam-se a razão variância/média ou índice de dispersão e o índice de Morisita (IM) (Meirelles & Luiz 1995; Caldato *et al.* 2003; Budke *et al.* 2004), que utilizam média e variância amostral da espécie para definir os padrões espaciais. Contudo, as informações referentes à localização das unidades amostrais (UAs) são perdidas nesse tipo de análise e inúmeras críticas aos métodos foram levantadas (Dale *et al.* 2002). Perry (1995) propôs um novo método de análise dos padrões espaciais

utilizando índices de distância, que incluem não só a densidade de indivíduos nas diferentes unidades amostrais, mas também, a localização espacial destas. A técnica, conhecida como SADIE (*Spatial Analysis by Distance Indices*) abrange, num levantamento vegetacional, toda a informação espacial sobre a espécie (número de indivíduos por UA, frequência e localização das UAs) a qual será utilizada para descrever o padrão de distribuição espacial. Descrições precisas da biologia das espécies dependem de um estudo do arranjo espacial e dos fatores bióticos e abióticos a ele relacionados.

O padrão de distribuição espacial das espécies arbóreas pode variar ao longo do ciclo de vida, em decorrência da atuação simultânea de fatores ambientais e bióticos, no qual os indivíduos de cada fase de desenvolvimento estão sujeitos (Hutchings 1997, Nathan & Muller-Landau 2000). Nesse sentido, a heterogeneidade ambiental pode influenciar os padrões de recrutamento e mortalidade, fornecendo locais adequados ou inadequados para o estabelecimento e manutenção das espécies, indicando diferenças na ocupação de ambientes. A hipótese de a espécie estar associada a fatores ambientais diversos pode ser indicativa de preferências por determinada condição ambiental. Entretanto, *P. longifolium* é uma espécie autocórica, sendo as sementes dispersas após a deiscência explosiva dos frutos, e nesse caso esperamos um padrão agrupado, principalmente nos estádios iniciais. Porém, se mecanismos dependentes de distância ou densidade estiverem atuando nestes agrupamentos, é esperada uma diminuição no grau de agregação ao longo da ontogenia.

O objetivo deste estudo é avaliar o padrão espacial da espécie *Pachystroma longifolium* (Ness) I. M. Johnst. (Euphorbiaceae), tentando responder as seguintes questões: (1) Há diferenças no padrão de distribuição espacial dos indivíduos, considerando as diferentes fases de desenvolvimento da espécie? (2) A distribuição e densidade, principalmente no estágio inicial da ontogenia, são determinadas pela preferência de nichos facilitadores ou decorrentes da dispersão autocórica?

MÉTODOS

Coleta dos dados

A amostragem foi realizada em 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m, totalizando uma área de 1,0 ha, no período de março de 2008 a setembro de 2009. Utilizamos descritores abióticos, como porcentagem de cobertura de dossel e porcentagem de umidade do solo. Em cada parcela foram tomadas quatro medidas de abertura de dossel (N, S, L, O), com o auxílio de um densiômetro esférico de copa, a 1,30 m do solo, a fim de obter informação sobre a influência da porcentagem de cobertura do dossel. A umidade do solo foi estimada pelo método gravimétrico. Com o intuito de padronizar os dados, no canto superior esquerdo de cada parcela foram coletadas amostras de solo de 0 a 20 cm de profundidade, pesadas logo em seguida e posteriormente encaminhadas à estufa até obtenção de peso constante. A umidade foi calculada utilizando-se a equação: $U\% = (\text{peso úmido} - \text{peso seco}) / \text{peso úmido}$. As medidas de dossel e umidade do solo foram coletadas durante duas estações climáticas: seca (agosto/2008) e chuvosa (fevereiro/2009). Os dados referentes à vegetação estão descritos no primeiro capítulo.

Análise dos dados

Para análise dos dados consideramos quatro estádios ontogenéticos identificados para *P. longifolium*: juvenil, imaturo, adulto vegetativo e adulto reprodutivo, caracterizado de acordo com Alcalá & Silva-Matos (2010, dados não publicados). Indivíduos no estágio plântula e senil não foram encontrados no período de coleta.

Para determinar o padrão de distribuição espacial da espécie utilizamos o Índice de agregação (Ia), proposto por Perry *et al.* (1998). Assim sendo, cada parcela recebeu uma descrição da posição espacial através das coordenadas cartesianas (*X* e *Y*), mapeadas a partir do ponto médio da origem das parcelas. O Índice de agregação maior que 1,0 indica distribuição agregada, menor do que 1,0 distribuição uniforme e igual a 1,0 distribuição aleatória. Valores de índice de agregação negativos indicam que a espécie não ocorre (lacuna) (Perry *et al.* 1999). As análises foram realizadas no programa estatístico SADIEShell (Perry *et al.* 1998).

Para visualizar áreas com concentração ou ausência de indivíduos produzimos mapas de distribuição da população, utilizando-se índices de agrupamentos gerados para cada parcela, através da técnica *kriging* (Cardoso & Schiavini 2002; Lindenmaier & Budke 2006), traçados no Software Golden Sufer 8.

Para verificar se existe efeito da sazonalidade realizamos o teste não paramétrico de Mann-Whithney (Biostat 4.0), com a hipótese de que os dados diferem nas duas estações.

Para cada um dos estádios, analisamos a relação entre abundância dos indivíduos e as variáveis abióticas por meio da correlação de Spearman (r_s) e regressão linear simples. Além disso, dividimos cada uma das variáveis em classes, e utilizamos o teste de Kruskal-Wallis para testar se há diferença entre elas quanto ao número de indivíduos de cada estágio ontogenético.

RESULTADOS

Em geral, houve agrupamento entre os diferentes estádios de desenvolvimento da planta, apresentando um Índice de agregação (I_a) de 1.92, indicando presença de padrão espacial agregado (Tabela 1). Somente os indivíduos adultos vegetativos apresentaram I_a inferior a 1,0, com uma tendência para uniformidade não confirmada, visto que a análise não mostrou significância para este valor.

Em relação aos diferentes estádios ontogenéticos, os juvenis foram os que apresentaram o maior Índice de agregação e uma média para lacuna, superior aos outros estádios. O mapa de distribuição espacial (Figura 1 e 2) evidenciou que a população apresenta picos de agregação visualizados pelos pontos mais claros da imagem, com I_a maiores. Alguns picos de agregação também estão presentes no centro/direita da área de estudo (Figura 1 e 2).

Através do mapa de distribuição espacial cujas fases de desenvolvimento foram sobrepostas (Figura 3), podemos observar que a distribuição dos indivíduos adultos está distante do local onde há maior concentração de indivíduos das fases iniciais da ontogenia.

Tabela 1: Número de indivíduos amostrados (N), índice de agregação (Ia), média de Ia para lacunas (vj), média de Ia para agrupamentos (vi) dos estádios ontogenéticos da população de *Pachystroma longifolium* na Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, SP.

Estádios	N	Ia	P	vj	P	vi	P
Juvenil	143	2,07	0,02	-2,05	0,00	1,77	0,00
Imaturo	31	1,41	0,02	-1,43	0,05	1,29	0,07
Adulto vegetativo	9	0,78	0,94	-0,80	0,76	0,53	0,97
Adulto reprodutivo	19	1,33	0,02	-1,32	0,05	1,27	0,07
População total	202	1,92	0,02	-1,86	0,00	1,58	0,00

* $P < 0,05$: significativo; $P > 0,05$: não significativo.

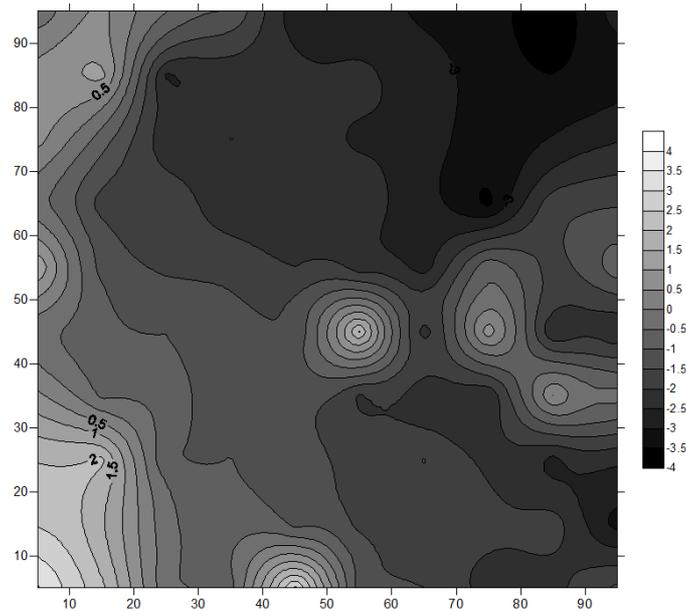


Figura 1: Mapa de distribuição espacial para a população de *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) na Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, SP.

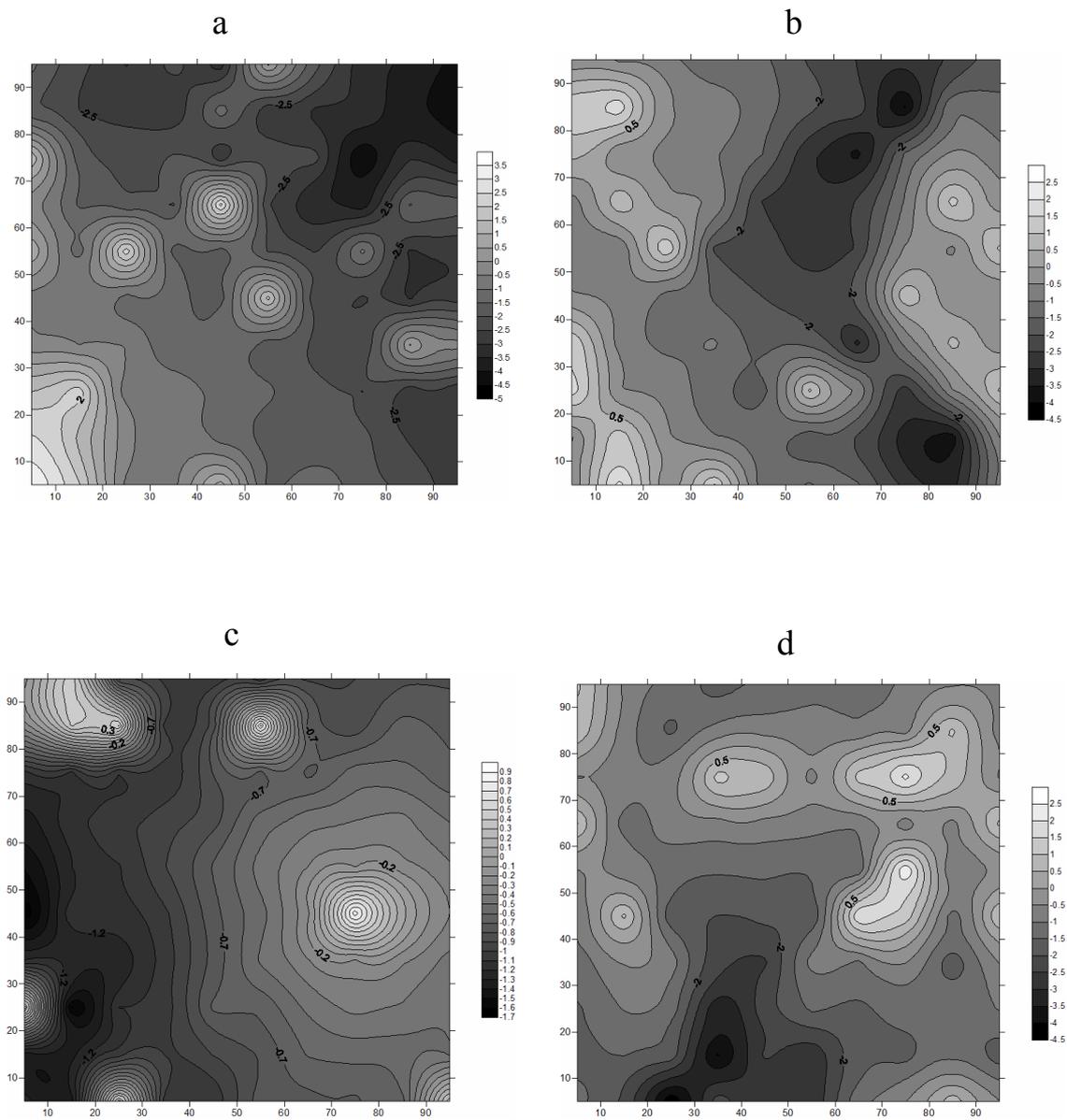


Figura 2: Mapas de distribuição espacial entre os estádios ontogenéticos de *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) na Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, SP. (a= juvenil, b=imaturo, c=adulto vegetativo, d= adulto reprodutivo).

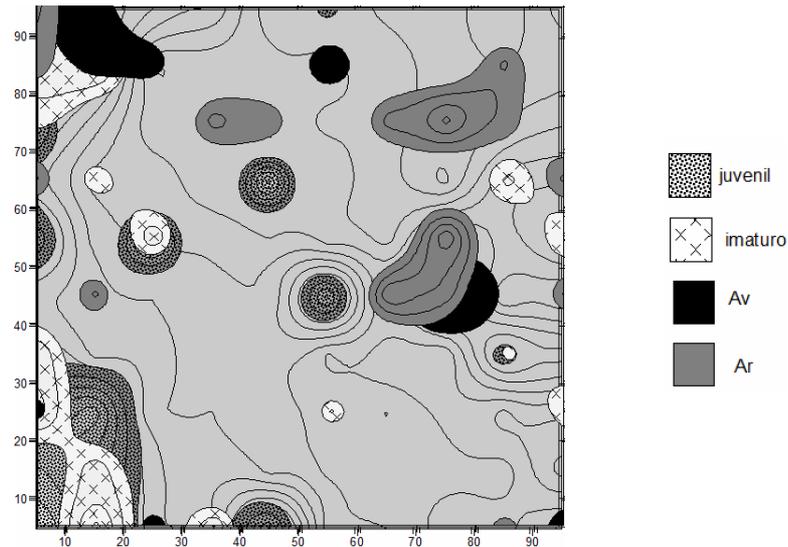


Figura 3: Mapa de distribuição espacial com sobreposição dos estádios ontogenéticos de *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) na Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, SP. (Av:Adulto vegetativo, Ar: Adulto reprodutivo).

A porcentagem de umidade do solo da estação seca apresentou diferenças em relação à estação chuvosa, ocorrendo variação entre as parcelas, já que a análise demonstrou um valor significativo ($U=8,3833$; $p < 0,05$). Por outro lado, em relação à porcentagem de cobertura de dossel, a análise não foi significativa ($U=0,7733$; $p > 0,05$), ou seja, não diferem nas duas estações climáticas.

Em ambas as estações, não foi possível detectar um efeito da porcentagem de umidade do solo sobre a distribuição e densidade de *P. longifolium*, pois a análise de correlação entre os diferentes estádios de desenvolvimento mostrou que nenhuma associação era significativa (Tabela 2).

Tabela 2: Análise de correlação de Spearman (r_s) e porcentagem de umidade do solo para cada estágio ontogenético da população de *Pachystroma longifolium*, nas estações climáticas seca (2008) e chuvosa (2009) da Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, SP.

% Umidade do solo/Estádios	Correlação de Spearman (r_s)
2008	
Juvenil	0, 1148 (p >0,05)
Imaturo	-0, 0085 (p >0,05)
Adulto vegetativo	-0, 0302 (p >0,05)
Adulto reprodutivo	0, 0064 (p >0,05)
População total	0, 2031 (p >0,05)
2009	
Juvenil	-0, 0578 (p >0,05)
Imaturo	0, 1388 (p >0,05)
Adulto vegetativo	0, 0106 (p >0,05)
Adulto reprodutivo	0, 0183 (p >0,05)
População total	0, 0242 (p >0,05)

* p < 0,05: significativo; p > 0,05: não significativo

Quanto ao efeito da porcentagem de cobertura de dossel sobre os indivíduos da espécie na estação seca e chuvosa, a correlação foi positiva e significativa para o estágio imaturo. Quando associado ao número total de indivíduos presentes na área, a correlação também foi positiva e significativa, mas determinada por um coeficiente menor, ou seja, uma relação mais fraca (Tabela 3).

Por meio da análise do teste de Kruskal-Wallis não observamos diferenças entre as classes de umidade do solo em relação ao número de indivíduos de cada estágio ontogenético em ambas as estações climáticas (Estação seca: H=1,0187 p> 0,05 (juvenil); H=0,5885 p> 0,05 (imaturo); H=0,1823 p> 0,05 (adulto vegetativo) e H=1,0509 p> 0,05 (adulto reprodutivo); Estação chuvosa: H=0,0988 p> 0,05 (juvenil); H=1,3963 p> 0,05 (imaturo); H=0,1663 p> 0,05 (adulto vegetativo); H=0,5063 p> 0,05 (adulto reprodutivo)).

Tabela 3: Análise de correlação de Spearman (r_s) e porcentagem de cobertura de dossel para cada estágio ontogenético da população de *Pachystroma longifolium*, nas estações climáticas seca (2008) e chuvosa (2009) da Fazenda Canchim - EMBRAPA/ CPPSE, São Carlos, SP.

% Cobertura do dossel/Estádios	Correlação de Spearman (r_s)
2008	
Juvenil	0, 2028 (p >0,05)
Imaturo	0, 2725 (p <0,05)
Adulto vegetativo	0, 0835 (p >0,05)
Adulto reprodutivo	0, 1286 (p >0,05)
População total	0, 2285 (p <0,05)
2009	
Juvenil	0, 1136 (p >0,05)
Imaturo	0, 3090 (p <0,05)
Adulto vegetativo	0, 0545 (p >0,05)
Adulto reprodutivo	0, 0652 (p >0,05)
População total	0, 1973 (p <0,05)

* **P < 0,05: significativo**; P > 0,05: não significativo

Resultado semelhante foi observado para as classes de cobertura de dossel, no qual estas também apresentaram valores não significativos, ou seja, não demonstraram nenhuma associação entre o número de indivíduos com as classes de cobertura (Estação seca: H=0,5183 p> 0,05 (juvenil); H=1,4031 p> 0,05 (imaturo); H=0,2684 p> 0,05 (adulto vegetativo) e H=0,0875 p> 0,05 (adulto reprodutivo); Estação chuvosa: H=1,8596 p> 0,05 (juvenil); H=1,4817 p> 0,05 (imaturo); H=0,0871 p> 0,05 (adulto vegetativo); H=0,5488 p> 0,05 (adulto reprodutivo). Entretanto, o gráfico de dispersão demonstra certa preferência por determinados valores de umidade e cobertura de dossel (Figura 6, 7, 8).

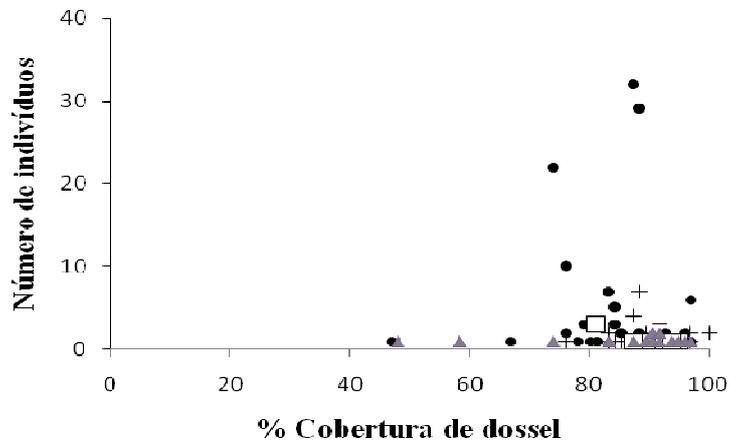


Figura 6: Distribuição de indivíduos de *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) por estágio ontogenético em relação à porcentagem de cobertura de dossel na estação seca (2008), da Fazenda Canchim - EMBRAPA/CPPE, São Carlos, SP. (Juvenil •; Imaturo +; Adulto vegetativo □; Adulto reprodutivo ▲).

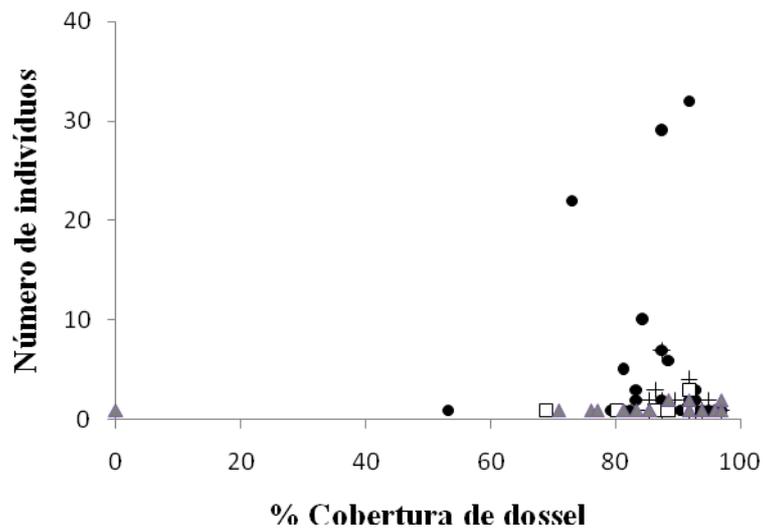


Figura 7: Distribuição de indivíduos de *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) por estágio ontogenético em relação à porcentagem de cobertura de dossel na estação chuvosa (2009), da Fazenda Canchim - EMBRAPA/CPPE, São Carlos, SP. (Juvenil •; Imaturo +; Adulto vegetativo □; Adulto reprodutivo ▲).

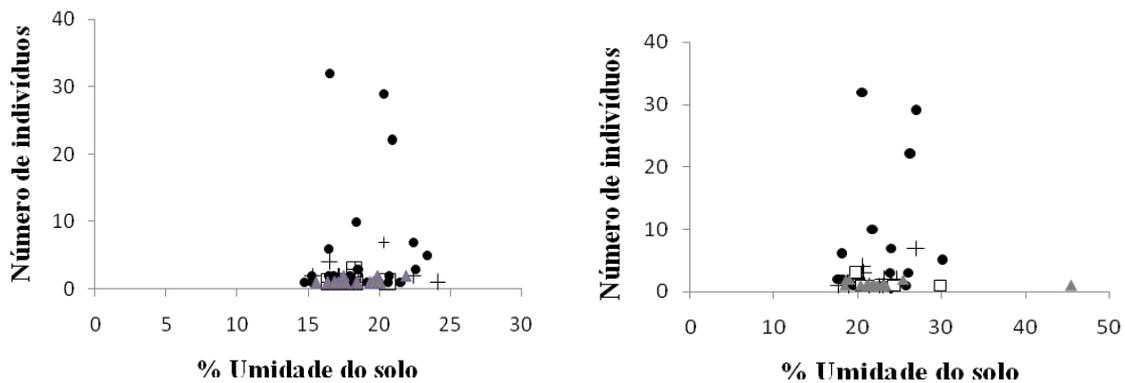


Figura 8: Distribuição de indivíduos de *Pachystroma longifolium* (Euphorbiaceae) por estágio ontogenético em relação à porcentagem de umidade do solo na estação seca (2008) e chuvosa (2009), respectivamente da Fazenda Canchim - EMBRAPA/CPPSE, São Carlos, SP. (Juvenil •; Imaturo +; Adulto vegetativo □; Adulto reprodutivo ▲).

DISCUSSÃO

As causas de padrões agregados têm sido atribuídas a diversas variações do habitat (Plotkin *et al.* 2000; Harm *et al.* 2001), a limitações na dispersão de sementes (Nathan & Muller-Landau 2000) ou a processos específicos da espécie (Hubbel 2001). A distribuição espacial das espécies arbóreas está intrinsecamente relacionada com a forma de dispersão da semente, e a autocoria ocasiona padrões espacialmente agregados. Pelo fato de *P. longifolium* apresentar autocoria, nossos dados sugerem que provavelmente o padrão agregado encontrado esteja relacionado principalmente a este tipo de dispersão. Além disso, a agregação espacial induzida pela dispersão local pode ser reforçada por associações com habitats fragmentados (Webb & Peart 2000), já que esta distribuição pode ser interrompida pela mortalidade ocasionada por alterações no substrato e outros fatores relacionados. Como já mencionado, o fragmento de floresta estacional semidecídua da fazenda Canchim vem sofrendo um processo de degradação constante, verificado pela alta incidência de bambus, lianas e espécies exóticas originado da abertura de clareiras.

Pudemos observar que o grau de agregação tende a diminuir durante o desenvolvimento ontogenético da espécie, pois esta é uma medida dependente de escala. Em uma dimensão, os indivíduos podem estar agregados, ou então estar distribuídos de forma uniforme ou aleatória, em outra escala. Isto sugere que para os indivíduos adultos vegetativos, que apresentaram um padrão uniforme pouco significativo, a questão da

escala torna-se decisiva na compreensão dos resultados, sendo que para este estágio a área amostrada não é suficiente para refletir a condição real desses indivíduos.

A síndrome de dispersão autocórica pode explicar também o maior índice de agregação apresentado pelos juvenis, proporcionado pelo vínculo entre o local onde a semente irá cair para germinar. A chuva de sementes chega à superfície do solo em um padrão espacialmente agregado, no entanto, uma vez ocorrida a germinação, a plântula, passa a depender de suas próprias características morfológicas e fisiológicas (Fenner 1987). Segundo modelo proposto por Janzen (1970) e Connell (1971) existe alta mortalidade próxima a planta matriz pela pressão imposta por inimigos naturais e patógenos. Dessa maneira, essa maior taxa de mortalidade produziria uma dissociação da distribuição de adultos e jovens posteriormente. Este fato é comumente interpretado como sinal de ocorrência de mecanismos dependentes de densidade e/ou distância (Oliveira-Filho *et al.* 1997; Barot *et al.* 1999; Silva-Matos *et al.* 1999). É possível que a população de canxim sofra um impacto elevado na mortalidade de plântulas e que somente indivíduos mais distantes, em nichos mais apropriados consigam permanecer. Autores, como Ghazoul & Satake (2009), Yamada & Suzuki (1997) verificaram em seus estudos que após certo tempo, indivíduos juvenis que haviam sobrevivido as adversidades estavam a uma distância maior da planta mãe. Jansen *et al.* (2008) afirma que há uma maior sobrevivência da prole quando estas se localizam distantes dos indivíduos que as originaram e preferencialmente próximas a luz. Esses fatores podem ter efeitos distintos ao longo da ontogenia das plantas, agindo isoladamente ou em conjunto, resultando em padrões espaciais diferenciados considerando indivíduos de diferentes tamanhos, inclusive os adultos.

As sementes podem ainda ser redistribuídas espacialmente por dispersão secundária, que já tenham sido lançadas ao solo. É provável que *P. longifolium* apresente este tipo de dispersão, realizada principalmente por formigas (Martins 2008, comunicação pessoal), alterando a deposição de sementes gerada pela autocoria como observado em vários outros estudos (Hanzawa *et al.* 1988; Horvitz & Schemske 1994; Gómez & Spadaler 1998; Passos & Oliveira 2002; Peternelli *et al.* 2004; Manzaneda *et al.* 2005; Martins *et al.* 2006, 2009). Segundo Webster (1994), a maioria das espécies da mesma subfamília de *P. longifolium* apresenta dispersão realizada por formigas, sendo esta uma estratégia comum entre as Euforbiáceas (Webster 1994; Espírito-Santo 2007), visto que o fruto da maioria das espécies pertencentes a essa família, é deiscente explosivo (Webster 1994).

Este processo é chamado de mirmecocoria, no qual formigas são atraídas pela presença da semente com um apêndice rico em lipídeos (elaiossomo) no qual utilizam como fonte de alimento, descartando-as posteriormente para fora dos formigueiros. Comumente é encontrado na literatura que o descarte de sementes no exterior de formigueiros confere melhores condições para a germinação e o estabelecimento de plântulas, devido à alta concentração de matéria orgânica e nutrientes no solo, importantes para desencadear o processo de germinação (Martins *et al.* 2006; Espírito-Santo 2007).

A vantagem da dispersão realizada por formigas é provavelmente a dispersão direcionada, ou seja, a deposição de sementes em sítios potencialmente mais seguros, aumentando as chances de sobrevivência das mesmas (Fowler 1988; Green 1983; Pizo & Oliveira 1998). A dispersão de sementes para longe da planta-mãe pode aumentar as chances de sobrevivência do indivíduo. Assim, as sementes removidas de locais desfavoráveis para o seu estabelecimento, onde são muito conspícuas aos predadores, para ambientes onde seriam menos notáveis (Cintra 1997). A partir desta idéia presume-se existir em locais com maior sucesso para o recrutamento, sobrevivência e crescimento de indivíduos no início do crescimento, denominados “*safe sites*” ou sítios seguros (Harper *et al.* 1961). Em outras palavras, fatores abióticos e bióticos podem variar em uma escala espacial, criando sítios seguros ou mais favoráveis (Molofsky & Augspurger 1992). Dessa forma, a dispersão secundária de sementes irá proporcionar a distribuição espacial potencial da nova geração de plantas da espécie dispersa.

A mortalidade causada por patógenos é também reguladora da distribuição espacial. Em áreas submetidas a baixos níveis de luminosidade, sob o dossel das árvores de canxim, por exemplo, podem ocorrer maiores taxas de mortalidade de plântulas pelo aumento da probabilidade de ocorrência de fungos (Vaartaga 1962), especialmente sob condições de alta umidade e densidade (Crawley 1986). Espécies de final de sucessão, que toleram sombra são afetadas mais frequentemente por fatores bióticos (Molofsky & Fisher 1993), portanto a predação pode ter um papel fundamental e mais importante que a questão da luminosidade.

Devido à queda de folhas, galhos e ramos, típicos deste local, esses ambientes se tornam prejudiciais para os indivíduos das fases iniciais, pois a camada espessa de serrapilheira serve de abrigo para predadores e lugar propício para patógenos. Na área de estudo observamos frequentemente sinais da presença de fungos, tanto em folhas,

como nos frutos e sementes de canxim encontrados sob o solo, embaixo de árvores matrizes, sugerindo que sua germinação e estabelecimento sejam dificultados.

Apesar da ausência de correlação da umidade do solo sobre a distribuição e densidade da espécie, Condit *et al.* (2000), relataram que fatores ambientais como disponibilidade de recursos e condições microclimáticas específicas afetam o padrão de dispersão dos indivíduos. A localização de sítios favoráveis para o estabelecimento de uma espécie é imprevisível no tempo e espaço, portanto pode influenciar os resultados e prejudicar o estabelecimento de correlações significativas.

A agregação pode indicar uma favorabilidade ambiental, ou seja, aqueles indivíduos que germinam em locais desfavoráveis logo são eliminados e ao contrário, aqueles germinados em locais propícios permanecem (Comita *et al.* 2007). De acordo com alguns autores (Murcia 1995; Oliveira-Filho *et al.* 1997; Van den Berg & Oliveira-Filho 1999, Rüger *et al.* 2009), em locais de borda de fragmento, há um incremento em relação a penetração de luz, o que pode induzir um adensamento de árvores principalmente de menor porte. Este fato, não pôde ser constatado estatisticamente, pois a correlação entre porcentagem de cobertura de dossel e número de indivíduos nos estádios iniciais não foi significativa. A ausência de relação pode ser resultado do método utilizado, já que este influencia principalmente indivíduos abaixo de 1,30m de altura, e parte dos indivíduos possuíam altura acima deste valor.

A presença de correlação significativa entre os imaturos pode ter sido ocasional, uma vez que a correlação foi fraca, ademais, no local de estudo há um número pequeno de indivíduos no estádio imaturo.

Apesar da ausência de correlação entre os descritores ambientais e distribuição dos indivíduos, Levine e Murrell (2003) afirmam que as variáveis ambientais são uma alternativa a dispersão para explicar a distribuição agregada. No entanto, Svenning e Skov (2002) mostraram que vinte das sessenta espécies de sub-bosque estudadas exibiram um padrão de distribuição agregado não explicado por variáveis ambientais. Essa falta de relação talvez se deva a estocasticidade de fenômenos que acontece em ambientes de florestas modificados, como o estabelecimento e crescimento das espécies.

Embora não possamos descartar a possível existência de variáveis abióticas importantes, nem sempre estas são perceptíveis ou mensuráveis, como as condições de luminosidade atuais ou pretéritas e variáveis associadas à dispersão das espécies. Além disso, talvez esses fatores estejam atuando em conjunto, sem que exista um fator ambiental preponderante determinando a distribuição espacial da espécie. Os fatores

ambientais analisados podem apresentar grande heterogeneidade temporal, de modo que as condições ambientais favoráveis sejam alteradas constantemente, determinando assim variações nos padrões de recrutamento e mortalidade. *Pachystroma longifolium* não demonstrou preferência por determinado microhabitat, indicando que a distribuição dos indivíduos no início da ontogenia não esteve associada com a heterogeneidade ambiental.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barot, S.; Gignoux, J.; Menaut, J. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. **Ecology** 80: 1987-2005.
- Budke, J.C.; Giehl, E.L.H.; Athayde, E.A.; Zachia, R.A. 2004. 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.; 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.
- Caldato, S.L.; Vera, N.; Macdonagh, P. 2003. Estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundário y primário de la selva mixta misionera. **Ciência Florestal** 13(1): 25-32.
- Cardoso, E. & Schiavini, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica** 25(3): 277-289.
- Chapin, F.S.; M.C Graw, J.B.; Shaver, G.R. 1989. Competition causes regular spacing of alder in Alaskan shrub tundra **Oecologia** 79: 412-416.
- Cintra, R. 1997. A test of the Janzen-Connel model with two common tree species in Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology** 13: 641-658.
- Comita, L.S.; Condit, R.; Hubbell, S. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. **Journal of Ecology** 95: 482-492.

- Condit, R.; Ashton, P.; Baker, P. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. **Science** 288: 1414- 1418.
- Connell, J.H. 1971. **On the role of the natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees**. In: Dynamics of Number in Populations. Proceedings of the advanced study institute (eds Den Boer, P.J. & Gradwell, G.). Center for Agricultural publishing and documentation, Wageningen, Holanda, 298-312 pp.
- Crawley, M. J. 1986. **Plant ecology**. Oxford: Blackwell Scientific.
- 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.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. **Oecologia** 46: 18-21.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 431-451.
- Espírito-Santo, M.M. 2007. Secondary seed dispersal of *Ricinus communis* Linnaeus (Euphorbiaceae) by ants in secondary growth vegetation in Minas Gerais. **Revista Árvore** 31 (6): 1013-1018.
- Fenner, M. 1987. **Seedlings**. New Phytologist, 106: 35-47
- Fowler, N.L. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. **Ecology** 69 (4): 947-961.
- Ghazoul, J. & Satake, A. 2009. Nonviable seed set enhances plant fitness: the sacrificial sibling hypothesis. **Ecology** 90 (2): 369-377.
- Giehl, E.L.H.; Athayde, E.A.; Budke, J.C.; Gesing, J.P.A.; Einsinger, S.M.; Canto-Dorow, T.S. 2007. Espectro e distribuição vertical das estratégias de dispersão de diásporos do componente arbóreo em uma floresta estacional no sul do Brasil. **Acta Botânica Brasílica** 21(1): 137-145.
- Green, D.S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe density. **Oecologia** 56: 356-358.

- Gomez, C. & Espadaler, X. 1998. Mymercochorous dispersal distances: a world survey. **Journal of Biogeography** 25 (3): 573-580.
- Grubb, P.J. 1977. Control of Forest growth and distribution on wet tropical mountains: With special reference to mineral nutrition. **Annual Review of Ecology and Systematics** 8: 83-107.
- Guzmán, R.C.; Moya E.G.; García, J.A.V.; López, N.M.N. 2008. Estructura poblacional y relaciones ambientales del árbol tropical *Nectandra rudis* (Lauraceae), una especie rara en el occidente de México. **Revista de Biología Tropical** 56 (1): 247-256.
- Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P.; Foster, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. **Journal of Ecology** 89, 947–959.
- Harper J.L; Clatworthy J.N; McNaughton I.H; Sagar G.R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. **Evolution** 15: 209-227.
- Hanzawa, F.M.; Beattie, A.J.; Culver, D.C. 1988. Directed dispersal: Demographic analysis of an ant-seed mutualism. **American Naturalist** 131: 1-13.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 1994. Effects on dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. **Ecology** 75:1949-1958.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1990. The fate of juvenile trees in a tropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. . In K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. **Man and the Biosphere Series** 7: 317-341.
- Hubbell S.P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton (New Jersey): Princeton University Press. 448 p.
- Hutchings, M.J. 1997. **The structure of plant populations**. In: Crawley, M.J. (ed.), Plant ecology. Blackwell Science, Oxford, pp. 325 – 358.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** 104: 501-528.

- Jansen, P.A.; Bongers, F.; Van der Meer, P. 2008. Is farther seed dispersal better? Spatial pattern of offspring mortality in three rainforest tree species with different dispersal abilities. **Ecography** 31: 43-52.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology** 73: 1943-1967.
- Levine, J.M. & Murrell, D.J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal plants. **Annual Review Ecology Systematic** 34: 549-574.
- Lindenmaier, D. & Budke, J.C. 2006. Florística, diversidade e distribuição espacial das espécies arbóreas em uma floresta estacional na bacia do Rio Jacuí, sul do Brasil. **Pesquisas Botânica** 57: 193-216.
- Manzaneda, A.J.; Fedriani, J.M.; Rey, P. J. 2005. Adaptive advantages of myrmecochory: The predator-avoidance hypothesis tested over a wide geographic range. **Ecography** 28: 583-592.
- Martins, V.F.;Guimarães, P.R.; Silva, R.R.; Semir, J. 2006. Secondary seed dispersal by ants of *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) in the Atlantic forest in Southeastern Brazil: influence on seed germination. **Sociobiology** 47(1): 265-274.
- Martins, V.F.; Haddad, C.R.B.; Semir, J. 2009. Seed germination of *Ricinus communis* in predicted settings after autochorous and myrmecochorous dispersal. **Journal of the Torrey Botanical Society** 136 (1): 84-90.
- Meirelles, M.L. & Luiz, A.J.B. 1995. Padrões espaciais de árvores de um cerrado em Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica** 18: 185-189.
- Molofsky, J. & Augspurger, C. K. 1992. The effect of litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology** 73: 68-77.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution** 10: 58-62.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial pattern of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 278-285.

- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 10: 483-508.
- Oliveira-Filho, A.T., Mello, J.M.; Scolforo, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987-1992). **Plant Ecology** 131:45-66.
- Pascarella, J.B. 1998. Resiliency and response to hurricane disturbance in a tropical shrub, *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae), in south Florida. **American Journal of Botany** 85: 1207-1215.
- Passos, L. & Oliveira, P. S. 2002. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology** 90: 517-528.
- Peternelli, E.F.O.; Della Lucia, T.M.C.; Martins, S.V. 2004. Espécies de formigas que interagem com as sementes de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). **Revista Árvore** 28 (5): 733-738.
- Perry, J.N. 1995. Spatial analysis by distance indices. **Journal of Animal Ecology** 64: 303-314.
- Perry, J.N.; Bell, E.D.; Smith, R.H. & Woiwod, I.P. 1998. SADIE: software to measure and model spatial pattern. **Aspects of Applied Biology** 46: 95-102.
- Perry, J.N.; Wilder, L.; Holland, J.M. & Alston, R.D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. **Ecology Letters** 2: 106-113.
- Pizo, M.A. & P.S. Oliveira. 1998. Interactions between ants and seeds of a Nonmyrmecochorous Neotropical Tree, *Cabrlea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. **American Journal of Botany** 85: 669-674.
- Plotkin, J.B., Potts, M.D., Leslie, N., Manokaran, N., LaFrankie, J. & Ashton, P.S. 2000. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. **Journal of Theoretical Biology** 207: 81-99.

- Rüger, N.; Huth, A.; Hubbell, S.P.; Condit, R. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. **Journal of Ecology** 97: 1360-1368.
- Simon, M.F. & Hay, J.H. 2003. Comparison of common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. **Austral Ecology** 28: 315-326
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2004. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. **Ecological Research** 19: 521-532.
- Sugiyama, S. 2003. Geographical distribution and phenotypic differentiation in populations of *Dactylis glomerata* L. in Japan. **Plant Ecology** 169: 295-305.
- Svenning, J.C. & Skov, F. 2002. Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest: the importance of environmental and dispersal. **Plant Ecology** 160 (2): 169-185.
- 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.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. **Journal of Ecology** 88: 464-478.
- Webster, G. L. Classification of the Euphorbiaceae. 1994. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 81: 1-32.
- Yamada, T.; Suzuki, E. 1997 Changes in spatial distribution during the life history of a tropical tree, *Scaphiurn macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. **Journal of Plant Research** 110: 179-186.

CONCLUSÃO GERAL

A caracterização da estrutura da população baseada em estádios ontogenéticos mostrou informações interessantes da biologia da espécie, não sendo exclusivamente dependente da idade ou tamanho dos indivíduos, sugerindo que existe um papel ecológico específico para cada estágio.

A população de *P. longifolium* é formada predominantemente por indivíduos jovens e para uma maior compreensão das diferentes estratégias de regeneração e estabelecimento da espécie, são necessários estudos de demografia.

Embora as características biométricas apresentem diferenças significativas entre os estádios, sugerem que estes ocupavam nichos semelhantes, mas com arquiteturas individualizadas.

O padrão de distribuição agregado encontrado para a população de *P. longifolium*, pode estar relacionado tanto com a estratégia de dispersão autocórica, em um determinado momento, bem como pela preferência de nichos facilitadores para o seu estabelecimento.