Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais

MARCIA IONE DA ROCHA PANNUTI

Aspectos da distribuição espacial, associação com hábitat e
herbivoria dependente da densidade de *Calophyllum brasiliense*
Camb. (Clusiaceae) em restinga alta na Ilha do Cardoso,
Cananéia, SP, Brasil

SÃO PAULO

2009

MARCIA IONE DA ROCHA PANNUTI

Aspectos da distribuição espacial, associação com hábitat e herbivoria
dependente da densidade de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae)
em restinga alta na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo, para a obtenção de
Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia
de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

SÃO PAULO

2009

Pannuti, Marcia Ione da Rocha

Aspectos da distribuição espacial, associação com habitat e herbivoria dependente da densidade de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) em restinga alta na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

Número de páginas: 147

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia Geral.

1.Modelo Janzen-Connell 2.Herbivoria 3.Padrão espacial 4.Associação com habitat 5.*Calophyllum brasiliense* 6.Floresta de Restinga. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia Geral.

Comissão julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Orientador

**DEDICO ESTE TRABALHO AOS MEUS PAIS,
MÁRIO E REGINA, PELO APOIO E
AMOR SEMPRE INCONDICIONAIS.**

A ESPANTOSA REALIDADE DAS COUSAS

A ESPANTOSA REALIDADE DAS COUSAS
É A MINHA DESCOBERTA DE TODOS OS DIAS.
CADA COUSA É O QUE É,
E É DIFÍCIL EXPLICAR A ALGUÉM QUANTO ISSO ME ALEGRA,
E QUANTO ISSO ME BASTA.

BASTA EXISTIR PARA SE SER COMPLETO.

“ALBERTO CAEIRO”

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que colaboraram na realização deste trabalho, especialmente:

Ao Alexandre, primeiramente pela orientação, mas principalmente por seus ensinamentos, discussões, paciência, apoio, críticas, conversas e amizade no decorrer do mestrado, sem os quais este trabalho não seria possível. Também por ter me acolhido no LabTrop desde Ribeirão Preto, pelas constantes oportunidades criadas e por ter me apresentado a Ilha do Cardoso!

À FAPESP, pelo apoio financeiro através de minha bolsa de mestrado e do material de campo adquirido, e pelo apoio científico através da avaliação dos relatórios.

Aos funcionários e professores do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, em especial ao PC, Luis, Dalva, todos da Secretaria da pós e Prof.^a Astrid Kleinert, pelo constante apoio técnico, burocrático e científico.

Ao Projeto Temático BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” (Processo nº 1999/09635-0), no qual esta pesquisa está inserida, pelo suporte financeiro e logístico na realização do trabalho de campo.

Ao Instituto Florestal e ao Mario José Nunes de Souza por permitirem a realização deste trabalho nas dependências do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC).

Aos funcionários do PEIC, em especial ao Lair, Seu Lino, João Madalena, William, Nanque, Valdemar, Seu Roberto, Aris, Paulo, Nildo, Faísca, Renato, Zico, Lúcia, Neide e às meninas da cozinha e da base, pela imensa ajuda e por se mostrarem sempre tão prestativos e solícitos durante esses anos de trabalho no parque.

Ao Projeto “Recuperação e conservação dos ecossistemas de restinga do litoral sul de São Paulo”, Petrobrás, pela bolsa técnica concedida neste último ano, e por possibilitar a continuidade deste trabalho.

Agradeço, ainda, a todos que me apoiaram, cada qual a sua maneira e ao seu tempo, direta ou indiretamente, na finalização do meu mestrado. Por serem muitas as pessoas, escolhi agradecer-las na ordem em que (mais ou menos) apareceram nessa história:

Aos meus pais, por irrestritamente terem me apoiado em mais essa escolha, e por serem os maiores responsáveis pela minha formação, seja através de seus exemplos e ensinamentos ou da eterna paciência e carinho dedicados. Obrigada! Tenho orgulho quando os reconheço em mim!

Aos meus queridos irmãos, Fernando e Dú, que apesar de estarem longe percorrendo seus próprios caminhos, são minha ligação mais forte às minhas lembranças do passado, e por isso, estão mais perto do que imaginam! Também por me animarem nas horas certas...

Ao meu avô Abílio (*in memoriam*) e a minha avó Hilda por estarem sempre tão presentes e interessados no meu trajeto.

Aos meus poucos e bons amigos de Pira, Leticia, Gustavo, Lilo e Anderson, por já terem

participado de tantos episódios da minha vida, pela torcida à distância durante o mestrado, por terem compreendido meu longo sumiço, e por terem permanecido durante todo esse tempo!

A todos meus amigos de Ribeirão, especialmente Camila, Lucas, Ju, Mayumi, Tati, Ana, Claire, Kathy, Jean, Bia, Amanda, Áhn, Zé, Marquinho, Gustavo, Julio, Juliana Posca, Ulisses, Mirela, Michele, Erlon, e a todos da 37^a por terem compartilhado das dores e delícias daquela época, pela mágica convivência, pela cumplicidade, pelas aulas a três e simplesmente pela amizade.

A todos meus amigos e companheiros do Conexão, e aos vários alunos, por serem responsáveis por grande parte da construção dos meus ideais e por terem me ensinado tanto, principalmente a conviver e trabalhar em grupo, e mais ainda por estarem levando para frente nossa idéia!

Ao Marcos Sandrini (Marcão) pelas boas-vindas em São Paulo, por pacientemente ter me apresentado o Departamento e pelas conversas atemporais e descontraídas na Ilha e fora dela.

À minha tia Nena não só pela imprescindível hospedagem em São Paulo, mas por ter me recebido tão bem e por todo o apoio e carinho nesse ótimo período em que convivemos. Também à Celina pelo zelo com que cuidou de mim nesses dois (e meio) anos.

Ao Vande, pela ótima companhia nas viagens à Ilha e por sua imensa boa vontade para que as mesmas ocorressem. Também pelas conversas e conselhos nas curvas da serra.

Aos meus mais diversos e incríveis ajudantes de campo, Camila, Ju, Lucas, Olidan, Dri, Juninho, Mayumi, Claire, Fê, Brother, Leandro, Paulinha, Marcelo, Diana, Júlia e Flávia, Tiago, que tiveram a paciência de agüentar os famintos pernilongos e mutucas, o calor e a chuva (muitas vezes) enquanto carregavam as pesadas gaiolas, plantavam, procuravam e mediam minhas queridas plântulas, preenchiam as planilhas ou simplesmente tiravam os troncos que insistiam em cair bem em cima do meu experimento!

Ao PC também pela ajuda em campo, pela amizade, conversas descontraídas nos corredores da Eco e por ter sempre solícitamente me auxiliado em diversas vezes.

Ao Luis pela eterna ajuda com os computadores, pela paciência em resolver os recorrentes problemas e pelas divertidas conversas.

Aos meus companheiros e professores do curso de Ecologia de campo, principalmente ao Vetors, Déia, Gnous, Gisele e Dedê, pelas descobertas e inquietações compartilhadas durante o frio julino na Ilha, e por terem estendido nossa agradável convivência em grupo para São Paulo.

Ao Eduardo Pereira (Dú) pelas lindas fotos tiradas sobre herbivoria, pela amizade construída na Ilha e pela companhia no curso de aprendiz de caçara...rs...

Ao Jefferson Polizel da Esalq pela inestimável ajuda com as figuras e por ter se mostrado tão acessível e solícito quando precisei.

Ao Prof. Paulo Inácio pela valiosa ajuda com a análise dos dados no *resampling* e pela tão boa vontade demonstrada nos momentos em que fui procurá-lo.

Ao Olidan pelo compartilhamento incessante de idéias, pelas parcerias no desenvolvimento de outros trabalhos e pela agradável companhia na Ilha.

Aos professores integrantes da banca da qualificação por aceitarem o convite e por suas importantes questões e sugestões sobre o segundo capítulo, especialmente ao Prof. Sérgio Tadeu. E a todos que revisaram e deram importantes sugestões para o artigo de qualificação: Marcão, Camila Mandai, Camila Castanho e Anselmo Nogueira.

Aos professores dessa banca da dissertação por terem aceitado o convite e participarem desse importante momento de avaliação e melhoramento do trabalho em desenvolvimento.

Aos colegas do LabTrop, Camila Castanho, Cris, Diana, Júlia, Mari, Flávia, Marcelo Pansonato, Marcel, Gabriel, Dani, Juliana, Flávio, Maíra, Marcelo Gobitta e Ivy pela convivência, compartilhamento de idéias, discussões sobre meu projeto, viagens para Ilha e por terem me feito entender o que é viver em São Paulo...rs...

À Mariana Brando pela disponibilização das figuras, pelo apoio e pela convivência no LabTrop.

À Júlia Stuart pela revisão dos abstracts, dicas no R, pela amizade e várias risadas na Ilha.

À Cris Jurinitz pela leitura e valiosas sugestões do segundo capítulo, pela ajuda com o R, pelas conversas e desabafos, e pelas vezes em que me acolheu em sua casa no começo do mestrado!

À Camila Castanho pela leitura super paciente e criteriosa do artigo de qualificação e das versões iniciais dos dois capítulos desta tese. Mais ainda pelas explicações, palavras de apoio, conversas, e pela agradável e descontraída convivência no Labtrop!

À Adriana Martini pela revisão e imprescindíveis sugestões sobre o terceiro capítulo, e por ter se esforçado tanto para poder lê-lo, mesmo quando seu cronograma não a permitia fazer isso.

À Camila Mandai, não só pelas diversas vezes que pacientemente me ajudou durante o mestrado (seja em campo, em São Paulo, no IB, na leitura e discussão deste trabalho, na troca de idéias, no R), mas também por sua incomparável companhia, pelo apoio nos momentos difíceis, pela cumplicidade, pelos momentos de desabafo e incentivo, pelas brigas, pelo compartilhamento de planos, revoltas, inquietações, pelas palavras sinceras nas horas exatas, e principalmente por toda nossa amizade durante esses quase dez anos. Só você mesmo pra agüentar! Rs...

A todos Neves, Dri, Nô, Alice, Juninho, Serginho, Cris, Leda (e seus filhotes), Ivo, Sueli, Aldemir, Fátima, Paloma, Demi, Juliana, Tati, Lelê, Tiago, Tia Bethe, Seu Toninho, Iara, Caio, Wagner, Ana, Jango, Vadico, Suelem, Leandro, Antônio, Jéssica, João, Patrícia, Ivaldo, Ivan, Vitor, Nessa, Vânia, Fred, Neide, Ilso, Carminha, enfim todos, que me acolheram como se eu fosse da família a tempos! E mais ainda, por terem me ensinado o valor das coisas simples da vida! A Nô pela amizade sincera e pelas palavras de carinho quando precisei. Especialmente à D. Maria pela hospitalidade e por ter pacientemente me agüentado em sua casa por todo esse tempo!

Ao Dri, por ter sido um companheiro tão perfeito nesse período, por ter permanecido firme ao meu lado, mesmo nos meus momentos de inquietude! Por toda a paciência e calma que ele consegue me transmitir, por todo seu amor, carinho e atenção, e por ter me mostrado a beleza que pode existir quando duas vidas diferentes são bem compartilhadas.

A todos vocês, muito obrigada!

ÍNDICE

RESUMO GERAL.....	1
ABSTRACT.....	3
CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO GERAL.....	5
Mecanismos relacionados à diversidade arbórea nos trópicos.....	6
Modelo Janzen-Connell: o que propõe e como foi estruturado.....	11
Histórico dos estudos já realizados sobre o modelo Janzen-Connell.....	18
Descrição da área e espécie de estudo.....	25
Referências Bibliográficas.....	32
 CAPÍTULO 2 - Efeitos da herbivoria, distância e densidade de coespecíficos na sobrevivência e desempenho de plântulas de <i>Calophyllum brasiliense</i> (Clusiaceae) em floresta de restinga alta na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP	
Resumo.....	45
Abstract.....	47
Introdução.....	49
Hipótese e predições.....	51
Metodologia.....	51
Resultados.....	62
Discussão.....	66
Conclusão.....	73
Referências Bibliográficas.....	75
 CAPÍTULO 3 - Distribuição espacial e associação com hábitat para uma espécie comum de floresta de restinga alta (<i>Calophyllum brasiliense</i> - Clusiaceae) na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP	
Resumo.....	84
Abstract.....	86
Introdução.....	88
Metodologia.....	91
Resultados.....	103
Discussão.....	111
Referências Bibliográficas.....	120
 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	133
Modelo para a distribuição espacial de <i>C. brasiliense</i>	134
Referências Bibliográficas.....	138

RESUMO GERAL

Muitas teorias, englobando diferentes fatores e mecanismos, já foram postuladas para explicar a alta coexistência de espécies arbóreas nos trópicos, a qual permanece como uma questão intrigante e subentendida na ecologia vegetal. O estudo da dinâmica de árvores ao nível populacional contribui e embasa, por sua vez, o entendimento desses fatores e mecanismos atuando ao nível da comunidade. O objetivo geral do presente estudo foi investigar alguns aspectos relacionados com a dinâmica de uma espécie arbórea comum *Calophyllum brasiliense* Camb.(Clusiaceae) em floresta de restinga alta Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Para isso, além de termos testado se a sobrevivência e o desempenho de suas plântulas estavam relacionados com níveis de herbivoria dependentes da densidade, testamos se a ocorrência da espécie apresentava associação com habitats de solo e caracterizamos sua distribuição espacial na área de estudo.

Na Introdução Geral (Capítulo 1) nós enumeramos as principais teorias já propostas para explicar a alta diversidade tropical, as quais incluem diversos mecanismos atuantes na dinâmica de espécies arbóreas. Tradicionalmente, modelos que focam em fatores dependentes da densidade eram freqüentemente contrastados com modelos baseados na segregação de habitats e nichos para explicar a coexistência de espécies, ainda que atualmente sabe-se que atuem concomitantemente na estruturação das comunidades. Por esse motivo, os descrevemos em linhas gerais. Apresentamos, também, como o estudo da distribuição espacial de uma espécie pode dar indícios de processos subjacentes responsáveis pelos padrões gerados, os quais devem ser inferidos e posteriormente testados. Adicionalmente, resumimos uma teoria em especial, a qual embasa o capítulo seguinte e foi o ponto inicial dessa dissertação: o Modelo Janzen-Connell. Além de termos explorado brevemente seu contexto conceitual, também revisamos os principais resultados de investigações de seus efeitos em outras áreas de estudo e com diferentes metodologias. Como os dois demais capítulos foram desenvolvidos utilizando a mesma área e espécie de estudo, também incluímos neste capítulo suas respectivas descrições.

Para testar o modelo Janzen-Connell (Capítulo 2), nós delineamos um experimento no qual avaliamos os danos por herbivoria, a mortalidade e o desempenho das plântulas de *C. brasiliense*, sob diferentes tratamentos: proteção contra herbivoria, distância e agrupamento de adultos coespecíficos. Encontramos que os efeitos dependentes da distância e da densidade não atuaram como previsto pela teoria para a espécie de estudo, a qual, apesar de ter sofrido altos danos por herbivoria, mostrou-se tolerante e apresentou crescimento compensatório em resposta a estes. Além de termos proposto que a pressão por seus herbívoros especialistas parece

encontrar-se amplamente distribuída na área de estudo, e não agregada ao redor de densidades de coespecíficos, também sugerimos que o micro-hábitat, especialmente a umidade do solo parece ser melhor preditora da sobrevivência da espécie do que a herbivoria.

No Capítulo 3, portanto, testamos a ocorrência de associação da espécie com o hábitat de solo, como proposto no capítulo 2. Para isso, adotamos uma abordagem conjunta com o estudo da distribuição espacial, possibilitando a inferência de outros mecanismos possivelmente relacionados com a dinâmica da espécie, além do micro-hábitat. Caracterizamos o padrão de distribuição espacial através do uso de metodologias espaciais de segunda-ordem complementares: K-Ripley e O-ring, e testamos a questão da associação com hábitat a partir de “*torus translation*”, uma metodologia relativamente nova que incorpora a autocorrelação espacial entre troncos coespecíficos. Além de detectarmos um padrão de distribuição agregado, com escalas críticas de agregação variáveis entre as classes de tamanho investigadas, encontramos que a espécie apresenta uma associação positiva com o tipo de solo alagável (Neossolo), onde sua densidade relativa foi 30% maior em comparação com os outros tipos de hábitat. Os adultos, além de terem se mostrado positivamente associados a esse solo, também apresentaram uma associação negativa com os solos mais arenosos e menos úmidos. Os jovens, encontrados em relativamente baixa densidade, não mostraram associação com nenhum hábitat de solo. Sugerimos que a tolerância ao encharcamento e às condições anóxicas, bem como a ocorrência de hidrocoria como uma de suas formas de dispersão, os principais fatores favoráveis à sua sobrevivência e rápido desenvolvimento ontogenético nessas condições de solo. Utilizamos informações sobre a ecologia de *C. brasiliense* já disponibilizadas por outros estudos para inferir ou excluir possíveis fatores relacionados com sua distribuição espacial, e a associação com hábitat e o experimento de herbivoria (Capítulo 2) como testes desses possíveis fatores.

Nas considerações finais, reunimos todas as informações propostas e testadas sobre os mecanismos que atuam na dinâmica de *C. brasiliense* e sugerimos que o padrão espacial agregado detectado para a espécie pode ser decorrente da interação entre três fatores principais: (1) associação diferenciada com ambos tipos de solos, alagáveis e arenosos; (2) ocorrência simultânea e complementar de três agentes dispersores da espécie (vento, morcego e água) e (3) alta competição intra-específica dependente da densidade, ao longo do estágio ontogenético. Finalizamos com a construção de um modelo hipotético acompanhado de previsões testáveis sobre a distribuição espacial e dinâmica da espécie. Estes resultados atribuem à ação conjunta de processos bióticos e abióticos a possível resposta para complementarmos o entendimento sobre o padrão espacial encontrado, como já sugerido por outros estudos nos trópicos.

ABSTRACT

Several theories, including different factors and mechanisms, have been postulated to explain the high tree species coexistence in tropics, which remains an unsolved question that continues to pose a challenge to plant ecologists. Population-level tree dynamics studies contribute to a better understanding of the processes acting on community-level. The aim of the present study was to investigate some aspects related to the dynamics of a common tree species, *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae), in a Restinga Alta forest in Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. We investigated if seedling survival and fitness were related to density-dependent herbivory, tested if the species presented an association with soil habitats and characterized its spatial patterns distribution in the study area.

In General Introduction (Chapter 1) we enumerated the main theories developed so far to explain high tropical diversity, which include many processes acting on the tree species dynamics. Traditionally, models focused on density-dependent factors were frequently contrasted with models based on habitat or niche partitioning, but we know nowadays that both are acting simultaneously to determine community structure. For this reason we described in general lines both models. We also discussed how detected spatial patterns of a species may give account for underlying processes responsible for the generated patterns and the need of experimental tests after such inferences. Additionally, we resumed Janzen-Connell model which embases next chapter and was also the starting point of this dissertation. We did a brief contextualization about Janzen-Connell model and reviewed main results of investigations of its effects in others study areas using alternatives methodologies. As the next two chapters were developed in the same study area and with the same species, we also included their descriptions in the general introduction.

In order to test the Janzen-Connell model (Chapter 2), we designed an experiment to evaluate *C. brasiliense* seedlings survival and fitness under three treatments: protection against herbivory, distance from conespecific adults and tree parental density. We found that the distance and density-dependent effects did not act as predicted by the model for our study species. Despite the high herbivory damages it suffered, its seedlings showed tolerance and compensatory growth responses. We proposed that pressure by host-specific herbivores seems to be widespread in the study area instead of aggregated around conespecific densities. Patterns detected also suggest that soil moisture is a better predictor for the species survival than herbivory.

On chapter 3, therefore, we tested if density of this species presented any association with

soil habitats, as suggested in chapter 2. We used an approach conjunct with the spatial distribution, permitting the inference of other underlying processes possibly related to the species dynamics besides the micro-habitat. We characterized the spatial distribution patterns using two complementary second-order point pattern statistics, K-Ripley and O-ring, and tested the habitat association using the *torus translation* procedure that incorporates spatial autocorrelation between conspecific stems. Besides detecting clumped distribution patterns, with variable critical scales with the analyzed size classes, we also detected a positive habitat association with temporally flooded soil (Neossolo), where its relative density was 30% greater comparing to others soils types. Adult stage was also positively associated with Neossolo and, in the other hand, was negatively associated with Espodosolo arênico, which is characterized by lower moisture soil levels. Young stage corresponded to only a quarter of all species stems and did not show any association with soils habitats. We suggest that flooding and anoxic conditions tolerance, as well as the occurrence of hydrochory among its dispersion types, the main factors favorable to survival and fast ontogenetic development in these soil conditions. We used information about *C. brasiliense* ecology from other studies to infer or exclude possible related factors with its spatial distribution and the habitat association and Janzen-Connell tests to complement these supposed factors.

On Final Considerations we synthesize all proposed and tested information about underlying processes acting on *C. brasiliense* dynamics and suggest that the clumped spatial pattern detected may be an interaction result of three main factors: (1) differential association with both temporally flooded and unflooded soils, (2) occurrence of three simultaneous and complementary seed dispersal agents (gravity, bats and water) and (3) high density-dependent intra-specific competition through ontogenetic stages. We finalize proposing a hypothetical scenario with testable predictions about the species spatial pattern detected to *C. brasiliense* in the study area. These results attribute to grouping acting effects of both abiotic and biotic processes the possible answer to complement our understanding about tree spatial patterns founded, as suggested by other studies in the tropics.

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

INTRODUÇÃO GERAL

MECANISMOS RELACIONADOS À DIVERSIDADE ARBÓREA NOS TRÓPICOS

A alta diversidade de árvores nos trópicos é, há décadas, estudada por diversos ecólogos vegetais (Denslow 1980, Gentry 1982, 1992, Condit *et al.* 1996, Leigh 2004) que tentam entender como um número tão grande de espécies consegue coexistir em pequenas escalas espaciais, ou seja, os altos valores da alfa-diversidade característicos dessas regiões (Schupp 1992).

Em estudos na floresta amazônica brasileira de terra firme, por exemplo, foram amostradas em apenas um hectare mais de 280 espécies arbóreas com diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual a 10 cm (Oliveira e Mori 1999; Ter Steege *et al.* 2003). No Equador, altos índices de alfa-diversidade também foram encontrados, chegando a 307 espécies por hectare para árvores com DAP maior ou igual a 10 cm (Valencia *et al.* 1994).

Esses altos valores de diversidade arbórea instigaram os ecólogos vegetais, ainda mais quando comparados com os levantados para florestas temperadas, de apenas 1.166 espécies de árvores em toda sua extensão de cobertura na Europa, América do Norte e Ásia juntas, ou seja, em 4.200.000 Km² (Latham & Ricklefs 1993), contra 1.175 espécies arbóreas em apenas 0,52 Km² de floresta tropical em Borneo ou ainda 1.104 em 0,25 Km² no Equador (Wright 2002).

Na contínua tentativa de explicar esta alta diversidade característica dos trópicos, muitas teorias e modelos foram postulados, geralmente baseados no princípio da exclusão competitiva, o qual é apontado como o principal fator de dominância nas comunidades (Wright 2002). Segundo esse princípio, a competição entre espécies limita a diversidade quando os competidores superiores são favorecidos quanto a sua abundância e levam a exclusão das outras

espécies, em um ambiente estável e previsível.

Mais de cem mecanismos que evitam ou previnem a exclusão competitiva já foram propostos (Wright 2002). Alguns estudos (Palmer 1994, Givnish 1999, Wright 2002) organizaram esses mecanismos testáveis (Tab.1) em torno de seis condições requeridas para haver exclusão competitiva. Quanto maior o número de violações dessas condições, maior é o número de espécies que podem coexistir e menor, conseqüentemente, a chance de haver exclusão competitiva. Esta alta diversidade nos trópicos implica, portanto, em baixas densidades das espécies, levando grande parte destas teorias a ser freqüentemente explicada também com embasamento na hiperdispersão de árvores tropicais (Condit *et al.* 2000).

Já que muitos mecanismos explicativos da diversidade tropical arbórea estão centrados na dispersão e baixas densidades de suas populações e por conseqüência remeterem a padrões espaciais, Wiegand *et al.* (2007) sugerem que o pré-requisito para a avaliação e teste de teorias ecológicas é a descrição e análise da distribuição das espécies, caracterizando-o como um tema particularmente importante na ecologia (Comita *et al.* 2007). A teoria da segregação do nicho e a de limitação na dispersão, por exemplo, hipotetizam que a heterogeneidade ambiental, interações biológicas e a dispersão limitada podem causar a emergência de um padrão espacialmente agregado para as espécies (Ashton 1969, Grubb 1977, Hubbell 1979), enquanto a teoria Janzen-Connell prediz que a ampla dispersão e o alcance das sementes para locais longes das árvores parentais evitam a influência negativa de patógenos, herbívoros e predadores de sementes, levando a um padrão espacial menos agregado ao longo dos estágios ontogenéticos (Wiegand *et al.* 2007).

Tradicionalmente, modelos desenvolvidos para explicar a coexistência dentro de comunidades de florestas tropicais que focavam em fatores dependentes da densidade (Janzen 1970, Connell 1971) freqüentemente eram contrastados com modelos baseados na segregação de habitats e nichos (Ashton 1969, Grubb 1977).

Tabela 1. Principais hipóteses propostas para explicar a manutenção da diversidade de plantas nos trópicos relacionadas com a respectiva condição violada, das seis condições necessárias para haver exclusão competitiva (adaptada de Wright 2002).

<i>Hipóteses que explicam a diversidade de plantas e as respectivas condições (para haver exclusão competitiva) que estas violam</i>	
Condições para haver exclusão competitiva	Hipóteses que violam a condição
(1) Espécies raras não são Favorecidas demograficamente	Modelo Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) Mortalidade compensatória (Connell <i>et al.</i> 1984)
(2) Espécies têm a oportunidade de competir	Limitação de recrutamento (Hubbell <i>et al.</i> 1999) Baixas densidades populacionais no subosque (revisto Wright 2002)
(3) Heterogeneidade ambiental e temporal	Regeneração de nicho ou dinâmica de clareiras (Grubb 1977, Denslow 1987) Distúrbio intermediário (Connell 1978) Muitos autores (revisto Sollins 1998, Svenning 2001)
(4) O tempo é suficiente para permitir a exclusão	Equilíbrio dinâmico (Huston 1994) Flutuações populacionais ao acaso (Hubbell 1979)
(5) O crescimento é limitado por um recurso	Segregação de nicho (Ashton 1993, Tilman & Pacala 1993)
(6) Não há imigração	Efeito de Massa (Shmida & Wilson 1985, Stevens 1992)

O modelo *Janzen-Connell* foi um dos pioneiros entre os principais mecanismos atualmente considerados responsáveis pela manutenção da alta diversidade nos trópicos. Em resumo, Janzen (1970) e Connell (1971) propuseram que quando sementes e plântulas estão localizadas mais próximas aos adultos coespecíficos, apresentam altas densidades e tornam-se mais suscetíveis à predação e ação de patógenos especialistas nos parentais. Como consequência dos efeitos dependentes da densidade, há uma redução na sobrevivência desses propágulos coespecíficos nas áreas próximas aos parentais, aumentando a chance de outras espécies de plantas as colonizarem e contribuindo para a coexistência de muitas espécies raras em escalas espaciais locais (Janzen 1970, Ausgspurger 1983).

Apesar de ter sido proposto a mais de trinta e cinco anos atrás e mesmo tendo sido foco de muitos estudos realizados nas décadas de 70 e 80 (Howe & Smallwood 1982, Clark & Clark 1984, Clark & Clark 1985, entre outros), e nas décadas seguintes (Condit *et al.* 1992, Terborgh & Wright 1994, Gilbert *et al.* 1994, Packer & Clay 2000, Harms *et al.* 2000), a importância relativa dos efeitos Janzen-Connell para árvores individuais e sua população permanece controversa e pode estar sendo sistematicamente subestimada por estudos que não consideram o efeito cumulativo sobre o desempenho das plantas ao longo do tempo (Wright 2002).

Harms *et al.* (2000) demonstraram que mesmo uma redução parcial no recrutamento próximo a coespecíficos pode aumentar a alfa-diversidade, e muitos outros autores (Wright 2002, Blundell & Peart 2004, Adler & Müller-Landau 2005, Terborgh *et al.* 2008) defendem que o mecanismo Janzen-Connell tem um papel chave na manutenção da diversidade vegetal nas florestas tropicais.

Já a segregação de nicho também permanece como uma proeminente hipótese para explicar a manutenção da diversidade de espécies arbóreas tropicais (Ashton 1969, Connell 1978, Leigh *et al.* 2004). Árvores e arbustos tropicais freqüentemente exibem distribuições não-randômicas de acordo com variáveis ambientais, através de escalas espaciais de muitos hectares até muitos km² (Gentry 1992, Debski *et al.* 2002, Comita *et al.* 2007,). Tais observações têm levado os ecólogos a invocar a diferenciação de nicho de acordo com habitats e recursos ambientais como uma explicação para a manutenção da diversidade local em comunidades hiperdiversas (Ashton 1969, Tilman & Pacala 1993).

Uma manifestação da segregação de nicho consiste na especialização de habitat, a partir da qual diferentes espécies de árvores têm melhor desempenho em diferentes habitats, onde são competitivamente dominantes e relativamente mais abundantes (Hubbell & Foster 1992, Tilman & Pacala 1993, Harms *et al.* 2001). Entretanto, todas as espécies de plantas dependem do mesmo leque de recursos e os adquirem de formas similares, tornando difícil a explicação da

coexistência através da diferenciação de nicho apenas, especialmente em comunidades diversas, como as florestas tropicais (Silvertown 2004). A escassez de recursos nos quais árvores adultas podem se especializar levou Grubb (1977) a propor que a repartição de hábitat é mais provável de ocorrer durante os primeiros estágios de vida e que a coexistência é possível através da repartição no nicho de regeneração (Comita *et al.* 2007).

Estudos sobre a segregação de nicho durante a fase de regeneração em comunidades arbóreas inicialmente focaram na repartição de espécies ao longo de gradientes de disponibilidade de luz (Denslow 1980, 1987, Canham 1989, Kobe 1999, Brokaw & Busing 2000). Mais recentemente, numerosos estudos têm revelado associações de espécies com topografia e disponibilidade de água e nutrientes em escalas locais em diversas florestas no mundo (*i.e.*, Clark *et al.* 1998, Svenning 1999, Brokaw & Busing 2000, Davis *et al.* 2000, Plotkin *et al.* 2000, Webb & Peart 2000, Harms *et al.* 2001, Tatenos & Takeda 2003, Cannon & Leighton 2004, Valencia *et al.* 2004, Gunatilleke *et al.* 2006).

Para determinar a contribuição relativa da especialização do hábitat para a manutenção da diversidade de florestas tropicais, portanto, é necessária uma rigorosa quantificação das relações entre distribuições das espécies e variáveis do hábitat (Harms *et al.* 2001), bem como a identificação das causas provavelmente relacionadas com estes padrões (Burslem *et al.* 1995, Clark *et al.* 1999, Webb & Peart 2000).

Devido à complexidade inerente aos ecossistemas tropicais, onde atuam simultaneamente diversos processos ecológicos e fatores abióticos na definição da estrutura da comunidade vegetal, torna-se difícil identificar quais fatores são preponderantes e determinantes para a alta diversidade. Sendo assim, a importância relativa e a hierarquia dos diversos fatores apontados como responsáveis pela alta diversidade permanecem uma incógnita (Cintra 1997, Chave & Leigh 2002, John *et al.* 2007, Wiegand *et al.* 2007, Nishimura *et al.* 2008).

MODELO JANZEN-CONNELL: O QUE PROPÕE E COMO FOI ESTRUTURADO

Janzen em 1970 e Connell em 1971 lançaram, independentemente, hipóteses semelhantes na tentativa de explicar a alta diversidade de árvores nas florestas tropicais, dando origem ao conhecido modelo Janzen-Connell.

No artigo em que Janzen (1970) propôs seu modelo, sugeriu que os estudos em ecologia vegetal desenvolvidos na época estavam muito voltados para a investigação da origem das espécies tropicais (“*Where did all the tropical tree species come from?*”). Para ele, sabia-se até então que estas formações vegetais apresentavam muitas espécies arbóreas e baixas densidades de adultos de cada espécie comparadas com as florestas da zona temperada. Propôs, então, uma terceira generalização: para a maioria das espécies de árvores tropicais, os adultos não produziam coespecíficos em suas regiões adjacentes, apesar de serem as regiões onde a maioria das sementes caía. Isso seria a causa dos adultos de uma determinada espécie serem mais regularmente distribuídos do que se a probabilidade de ocorrência dos mesmos em um ponto da floresta fosse proporcional ao número de sementes dispersas naquele ponto. Segundo suas idéias, essa suposta distribuição regular levava a um outro tipo de questionamento: como um número tão grande de espécies coexiste em uma escala espacial tão pequena? (ou, “*How do you Pack so many into a Forest?*”).

Com esse artigo, Janzen (1970) quis escapar da ênfase dada aos estudos sobre a diversidade tropical até então, segundo ele, centrados na utilização diferenciada de recursos ambientais por diferentes espécies na geração de uma comunidade diversa e mudar para uma abordagem relacionada com o papel que os consumidores desempenham em gerar e manter essa base de recursos ambientais tão diversa. Ele aponta seu estudo como sendo, portanto, uma extensão da hipótese de predação de Paine (1966), mas sendo aplicada para a comunidade de plantas.

Segundo Paine (1966): “*a diversidade local de espécies animais é diretamente*

relacionada ao número de predadores no sistema e sua eficiência em prevenir espécies únicas de monopolizar alguns importantes requisitos limitantes". Em seu novo modelo, a pressão exercida pelos predadores animais na hipótese da predação de Paine (1966) é substituída pela pressão de predadores e patógenos especialistas de sementes e plântulas em comunidades de plantas.

Segundo Janzen (1970), dois processos comuns a maioria das florestas são responsáveis por gerar comunidades arbóreas tropicais com muitas espécies, baixas densidades de cada espécie e distribuição regular dos adultos: (1) os propágulos das espécies sendo fonte de alimento para predadores especialistas e (2) o número de sementes declinando com a distância do adulto parental ou grupo de coespecíficos.

Em relação ao processo (1), Janzen (1970) distinguiu dois tipos diferentes de predadores especialistas, ambos comumente parasitas em árvores adultas, mas predadores em suas plântulas. O primeiro grupo ele chamou de predadores "distância-dependentes", e estabeleceu que a probabilidade de um juvenil ser consumido por um predador deste tipo é uma função da distância ecológica entre este *juvenil* e *árvores adultas* da mesma espécie. Já o segundo grupo são os predadores "densidade-dependentes", cuja probabilidade de uma planta juvenil ser consumida por este tipo seria primariamente uma função da distância ecológica entre este *juvenil* e *outros juvenis* da mesma espécie.

Janzen (1970) explica que muitos predadores podem agir de ambas maneiras em resposta à distância ou densidade, dependendo, entre outros fatores, da estação, disponibilidade de fontes de alimentos alternativas, e a densidade relativa de plantas juvenis. Entretanto, esperava que os dois tipos interagissem diferentemente em relação aos tamanhos variáveis de copa de sementes e ao modo de dispersão das espécies alvo, o que foi o motivo da distinção.

Já em relação ao processo (2), Janzen (1970) assume que, independente do modo de dispersão de sementes, a quantidade de propágulos de qualquer espécie em uma área declina com

o aumento da distância das árvores parentais e é conseqüentemente mais alta nas adjacências das mesmas. Portanto, as atividades de ambos tipos de predadores especialistas (distância ou densidade-dependentes) são centradas nas áreas ao redor dos adultos parentais alvo, diminuindo a chance dos propágulos nessas áreas de sobreviverem ou tornarem-se árvores adultas maduras. Hipoteticamente, isto explicaria porque os adultos nos trópicos seriam mais regularmente distribuídos, prevenindo (como em Paine 1966) que qualquer espécie torne-se comum o suficiente para excluir outras espécies, e mantendo o alto número de espécies arbóreas.

O modelo consiste de três diferentes curvas (Fig. 1): (I) a área de influência da copa de sementes (número de sementes por unidade de área), que declina em função da distância do adulto parental; (P) a chance *per capita* de uma semente sobreviver até a maturidade, a qual aumenta em função da distância do adulto parental; e (PRC) a curva de recrutamento da população (produto das curvas I e P), que descreve a densidade da prole que sobrevive até a maturidade para diferentes distâncias do adulto parental.

Figura 1. Esquema do modelo Janzen-Connell. A densidade de sementes dispersas por unidade de área diminui com a distância da árvore parental (curva I), enquanto a de probabilidade de sobrevivência de plântulas coespecíficas aumenta com a distância da árvore parental (curva P). A resultante das duas curvas gera uma “curva de recrutamento da população” (PRC) a qual prediz o recrutamento ótimo a uma certa distância da árvore parental (adaptado de Janzen 1970).

Janzen (1970) descreve graficamente como essas três curvas mudam com:

- (i) *O tamanho médio da área de influência da copa de sementes* → Faz inferências sobre como o tamanho da copa e o tipo e frequência de predação pré-dispersão potencialmente diminuem a intensidade e padrões do alcance da sombra de sementes da copa, ou seja, agem como fatores que alteram a curva I;
- (ii) *Diferentes modos de dispersão de sementes* → Indica duas características importantes relacionadas aos agentes dispersores: (a) quanto mais rápidos estes removem as sementes, maior é a sobrevivência das sementes que estavam sujeitas a mortalidade pré-dispersão e (b) uma grande, mas menos intensa área de alcance de sementes pode aumentar a distância entre novos adultos e o parental, e isso está diretamente relacionado com as diferentes curvas I geradas por diferentes modos de dispersão. Por exemplo, dispersões pelo vento ou grandes mamíferos geram curvas exponencialmente negativas (ou seja, intensas e de curto alcance); curvas geradas por dispersão por roedores e pássaros com retenção das sementes por curto tempo caem monotonicamente (médios alcance e intensidade); já dispersão por pássaros, morcegos e mamíferos com maior tempo de retenção das sementes geram curvas de grande alcance e baixa intensidade em cada distância; entre outros.
- (iii) *A natureza dos predadores de sementes e plântulas* → Realça a importância do grau de especialização dos predadores para o modelo funcionar. Sem especialização, os predadores são generalistas e não concentram sua área de forrageio ao redor do adulto, o que faria com que a curva P fosse mais horizontal do que esperado pelo modelo, ou seja, a chance de sobrevivência seria semelhante para cada distância. Entretanto, baseado em outros estudos, Janzen (1970) afirma que nos trópicos a vasta maioria dos predadores são especialistas e sugere que insetos são geralmente obrigatoriamente especialistas, enquanto vertebrados podem ser facultativamente especialistas.

Janzen (1970), ainda, relaciona como cada uma dessas respostas das curvas irá

influenciar no aumento ou diminuição da distância em que novos coespecíficos serão recrutados em relação aos já existentes, ou seja, no formato da curva de recrutamento PRC, e como isso afetará a probabilidade que a espécie em questão excluirá competitivamente outras espécies ou reduzirá suas densidades populacionais.

Levando em conta todos estes fatores, Janzen (1970) prediz que, coletivamente, todos os adultos de uma espécie na floresta irão gerar uma superfície (“surface”) de probabilidade de recrutamento. Esta superfície é menor ao redor dos parentais e de agrupamentos de coespecíficos, já que nessas áreas haverá uma maior atração de seus predadores específicos e um conseqüente menor recrutamento.

Ele também explora várias instâncias nas quais o formato desta superfície será perturbado e descreve como vários outros fatores (amostragem, dificuldade de identificação e observação dos predadores, efeitos sinérgicos com os predadores, entre outros) podem tornar difícil a detecção dos efeitos preditos pelo modelo na distribuição dos propágulos.

Segundo sua intenção comentada no início do artigo, Janzen (1970), por fim, deixa cinco predições gerais testáveis em relação ao modelo proposto:

Predição 1 - se sementes forem colocadas ou plantadas em variadas distâncias de uma árvore parental em baixa densidade (para evitar predadores densidade-dependentes), sua sobrevivência até um estágio de plântula bem desenvolvida deverá aumentar com a distância em relação ao parental. Os agentes de mortalidade devem ser predadores especialistas de sementes e plântulas. Tais observações são possíveis em sementes naturalmente dispersas também.

Predição 2 - a porcentagem de mortalidade de sementes de uma árvore deve ser inversamente correlacionada com sua distância de outros adultos férteis coespecíficos.

Predição 3 - onde acidentes históricos produziram diferentes densidades de adultos reprodutivos de uma dada espécie, a média de mortalidade de sementes nesses parentais deve ser uma função inversa da densidade de adultos reprodutivos.

Predição 4 - se sementes ou plântulas forem colocadas em pequenos lotes de diferentes densidades nos habitats usuais dessas plântulas, a sobrevivência de qualquer juvenil deve ser uma função inversa ao número de indivíduos no lote.

Predição 5 - se nós categorizarmos os adultos das espécies arbóreas tropicais segundo sua distribuição em regularmente espaçados, distribuídos ao acaso ou agregados, as espécies regularmente espaçadas devem mostrar um melhor ajuste com a primeira e quarta predições.

Logo depois que Janzen (1970) publicou seu modelo, Connell (1971) independentemente publicou um artigo no qual ele propõe uma hipótese muito similar, na qual a distribuição das espécies é governada por predadores. Connell baseou seus estudos em árvores e recifes de corais. Apesar das similaridades, Connell (1971) argumenta que efeitos dependentes da distância decorrentes da ação de predadores *sobre as sementes* não são tão importantes na manutenção da alta diversidade nas florestas tropicais, como descrito por Janzen (1970). Connell (1971), por sua vez, sugeriu que o efeito da mortalidade é mais forte após a germinação, durante a fase de *plântulas*, e não de sementes.

Ele baseou seu argumento nos resultados encontrados por uma pesquisa que ele e colaboradores realizaram em florestas da Austrália (como citado em Connell 1971). Eles colocaram sementes ao longo de um transecto na floresta, sobre árvores adultas co-específicas e heteroespecíficas, a duas densidades: (1) alta, com 100 sementes por m² e (2) baixa, com uma semente por m². Após um ano, quase todas as sementes estavam mortas, concluindo que a maioria das sementes são mortas ao longo do tempo, independente de sua posição ou densidade. Connell (1971) ainda conclui que as sementes somente conseguirão escapar da predação quando, por alguma razão, as populações de seus predadores específicos forem reduzidas.

Por outro lado, Connell (1971) argumenta que plântulas estabelecidas sob a área de influência do parental sofrem efeitos negativos da “sombra” de sua copa, têm seu crescimento suprimido e eventualmente sucumbem ao ataque de predadores oriundos do próprio parental ou

do solo abaixo dele. Por causar alta mortalidade de plântulas sob os adultos parentais coespecíficos, Connell (1971) também enfatiza a importância do grau de especialização desses predadores, da mesma maneira como descrito por Janzen (1970), mas prediz maior mortalidade da progênie apenas devido a herbívoros que normalmente estão associados com os adultos (dependentes da distância). Adicionalmente, propõe que o efeito desses herbívoros declina com o aumento da altura da planta, sugerindo que a mortalidade dependente da distância é mais forte nos primeiros estágios (Clark & Clark 1984, Hyatt *et al.* 2003).

Em seu artigo, Connell (1971) focou na descrição das condições sob as quais a efetividade dos predadores específicos de sementes e plântulas, na manutenção da diversidade arbórea tropical, poderia ser incrementada ou reduzida. Ele cita diversos estudos e seus próprios cujos resultados indicam que flutuações no ambiente físico aparecem como responsáveis por reduzir o grau de especialização dos predadores e suas habilidades em regular o número de suas presas. Para a comunidade de plantas, isso significa que extremas flutuações ambientais suprimem a pressão por herbivoria, permitindo que plântulas escapem da predação sob adultos coespecíficos e se tornem hábeis em alcançar um desenvolvimento que seja tolerante ao ataque dos herbívoros e, portanto, aumentem consideravelmente suas chances de sobrevivência.

Connell (1971) também faz afirmações semelhantes às de Janzen (1970), como por exemplo, que insetos são geralmente os predadores específicos responsáveis pelo ataque aos propágulos e que os predadores têm maior grau de especialização nos trópicos do que na zona temperada, já que não estão sujeitos a extremas flutuações no clima.

Concluindo, Connell (1971) também atribui aos predadores especialistas de plântulas um papel central na geração e manutenção da alta diversidade de árvores encontrada nos trópicos. Para ambos (Janzen 1970 e Connell 1971) a mortalidade densidade e distância-dependente é forte o suficiente para agir como um mecanismo de compensação que previne espécies comuns de tornarem-se tão comuns a ponto de causar a extinção local de espécie raras.

HISTÓRICO DOS ESTUDOS JÁ REALIZADOS SOBRE O MODELO JANZEN-CONNELL

Nas últimas quatro décadas uma vasta quantidade de estudos foi conduzida por diferentes autores que adotaram numerosas abordagens para testar a complexa série de pressupostos, predições e hipóteses geradas pelo modelo Janzen-Connell.

Uma grande parte dos testes em relação ao modelo, conduzidos até o início dos anos 80, foi revista por Clark & Clark (1984), que encontraram, até aquela data, cerca de 50 estudos. Já no final dos anos 90, Cintra (1997) calculou mais de 70 estudos testando os efeitos dependentes da densidade. Até 16 de setembro de 2008, a partir da base de dados *Web of science* e utilizando como palavra-chave o termo “Janzen-Connell”, foram encontrados 114 estudos, não considerando outros que poderiam ser localizados com outras palavras-chaves. Entre esses, a maioria (quatro vezes mais) foi conduzida em florestas tropicais, com poucos nas regiões temperadas, além de se mostrarem desigualmente distribuídos entre anos de publicação (Fig. 2).

Apesar de parecer elegantemente simples em sua concepção, o modelo Janzen-Connell não é igualmente simples de ser testado. Na verdade, o modelo apresenta uma série complexa de hipóteses, pressupostos e predições, que levaram a uma diversidade de abordagens na sua avaliação (Schupp 1992). Provavelmente relacionados a essa complexidade, os resultados dos estudos testando o modelo têm sido altamente variáveis.

Figura 2. Distribuição entre (a) anos de publicação e (b) regiões dos estudos sobre o modelo Janzen-Connell, encontrados a partir de pesquisa na *Web of Science* utilizando “Janzen-Connell” como palavra-chave.

Logo após propor o modelo, o próprio Janzen desenvolveu estudos que detectaram os efeitos propostos. Primeiro Janzen (1971a) encontrou que dois tipos de insetos diferentes pareciam ser responsáveis pela morte da maioria das plântulas juvenis de *Dioclea megacarpa* em uma floresta decídua na Costa Rica. Posteriormente sugeriu escape de propágulos de *Cassia grandis* de predadores no tempo e no espaço (Janzen 1971b), associação de besouros predadores de sementes com padrões de mortalidade para uma palmeira em Porto Rico (Janzen 1972a) e efeitos negativos dependentes da densidade para sementes de *Sterculia apetala* na Costa Rica (Janzen 1972b).

Howe & Smallwood (1982), revisando as principais características da dispersão de

sementes e suas vantagens para a propagação das plantas, chamaram o modelo proposto por Janzen (1970) como “Hipótese de Escape”, contribuindo para sua divulgação. Apontaram os herbívoros como forças seletivas responsáveis por mediar adaptações morfológicas para a dispersão de sementes e frutos. Entretanto, consideraram o modelo apenas parcialmente, enfocando o desproporcional sucesso de sementes que escapavam das proximidades do parental em relação aquelas que eram dispersas logo abaixo.

Clark & Clark (1984) “batizaram” as hipóteses propostas por Janzen (1970) e Connell (1971) como modelo *Janzen-Connell*, e fizeram a primeira revisão reunindo os principais resultados obtidos sobre os efeitos da herbivoria dependentes da distância e da densidade até aquela data. Logo no início do texto consideram que, apesar do modelo ter sido amplamente aceito desde sua proposição, poucos estudos tinham dado evidências suficientes para suportá-lo, e que dados de padrões espaciais recentes na época, estavam sendo usados como base para rejeitar suas previsões (ver Hubbell 1979, 1980, Fleming & Heithaus 1981). Nesse estudo Clark & Clark (1984) mostraram que plântulas de *Dipteryx panamensis* na Costa Rica sofreram 100% de mortalidade quando localizadas até 8 m do adulto parental, num período de 7 a 20 meses.

Forget (1991) conduziu um estudo comparativo entre duas espécies de árvores (*Virola michelli* e *Moronobea coccinea*) totalmente diferentes em relação à fenologia, tamanho de semente, distância de dispersão e tempo de germinação. Em ambas espécies os padrões de estabelecimento foram consistentes com o modelo. Condit *et al.* (1992), em Barro Colorado, observaram que juvenis de 15 em 80 espécies arbóreas tinham maior probabilidade de passar para uma classe de tamanho maior quando se encontravam mais distantes de um adulto parental.

Barone (1996), testando o modelo também em Barro Colorado, notou que em 3 de 6 espécies de árvores as plântulas localizadas a 10 metros do adulto coespecífico mais próximo sofriam uma maior herbivoria em suas folhas jovens que as plântulas mais distantes.

Ainda, segundo revisão feita por Coley & Barone (1996), vários estudos mostraram que

espécies tropicais respondem ao padrão proposto pelo modelo quando se analisou a predação de sementes e alguns quanto à mortalidade de plântulas.

Por outro lado, um experimento realizado por dois anos com duas espécies arbóreas comuns em floresta no Peru, por Cintra (1997), suportou apenas parcialmente as predições do modelo; sendo que a sobrevivência da progênie foi dependente não apenas do número inicial de sementes e plântulas e da distância do adulto coespecífico, mas também da idade dos propágulos; do ano particular de estudo; do tipo de predador envolvido (insetos ou mamíferos) e das escalas espaciais analisadas.

Sementes de *Chlorocardium rodiei* em uma floresta Guiana, também contrariando parcialmente o modelo, apresentaram a mesma probabilidade de serem atacadas por besouros num período de 21 meses em diversas distâncias testadas. Entretanto, aquelas que foram dispersas nas maiores distâncias do adulto parental tiveram maior chance de se estabelecer devido a uma maior demora no ataque (Hammond *et al.* 1999).

O que se observa quando os estudos sobre os efeitos Janzen-Connell são revisados é que, apesar de muitos deles terem suportado fortemente suas predições, vários outros não foram concordantes, e o modelo também foi muito criticado (Burkey 1994). Em relação à predação dependente da distância, uma explicação alternativa para as altas taxas de mortalidade verificadas nas proximidades dos adultos, segundo os críticos do modelo, seria que essas possam ser decorrentes de competição intra-específica. Esta competição implicaria que os propágulos dispersados nas proximidades do adulto estariam em desvantagem competitiva já que, além de competir com outros propágulos, também competiriam com o adulto parental pelos mesmos recursos.

Um outro argumento contra o modelo é que enquanto altas densidades de sementes e plântulas podem atrair predadores dependentes da densidade em uma escala local, a probabilidade de um propágulo individual ser atacado é menor nessas altas densidades do que

em densidades intermediárias, criando um efeito de “segurança em número” para grandes escalas (Hubbell 1980). Este efeito seria atribuído, principalmente, a saciedade dos predadores quando o alimento encontra-se em altos níveis (hipótese da saciedade, Janzen 1971, Silvertown 1980).

Nessa linha de crítica, um dos principais trabalhos discordantes dos padrões esperados pelo modelo foi o de Hubbell (1980) que defendeu que a intensidade de chuva de sementes próxima à planta-mãe compensaria os fatores de mortalidade dependentes de densidade, promovendo um recrutamento maior ao redor da mãe e uma distribuição da maioria das espécies tropicais mais adensada do que seria esperado pelo modelo. Entretanto, esses dois fatores (alta competição intra-específica ou segurança em número) de interferência nos padrões propostos pelo modelo foram previstos por Janzen (1970) no próprio artigo de proposição do modelo, e em outros estudos posteriores (Janzen 1971, 1974).

Em contrapartida, outros estudos sugeriram que o enfoque dado aos estudos poderia ser a fonte de controvérsia sobre o modelo. Também na década de 80, Augspurger (1983) já apontava que a maioria dos estudos que tinha sido publicado até então apresentava um mapeamento estático de propágulos mais velhos e árvores juvenis, ignorando a possibilidade de mudança nos padrões espaciais de ambos, mudanças temporais em uma única coorte, e/ou mudanças temporais afetando diferenças nos padrões de sobrevivência de plântulas entre coortes consecutivas.

Na década seguinte, Schupp (1992), a partir de experimento com sementes de *Faramea occidentalis*, encontrou que a sobrevivência dependente da densidade e da distância foi variável de acordo com a escala considerada. Sugeriu que efeitos dependentes da densidade na escala de poucos metros não podem se traduzir em efeitos na escala da população, confirmando empiricamente a consideração feita por Augspurger (1983).

Cintra (1997), quase quinze anos depois, refez parcialmente as considerações de Augspurger (1983), e reforçou que o enfoque dos estudos ainda mantinha-se em análises de

padrões espaciais em apenas um período de tempo, na fase pré-germinativa, evidenciando a questão da escala temporal e espacial única geralmente considerada nesses estudos.

Em revisão de estudos que testaram o modelo Janzen-Connell, Hammond & Brown (1998) sugeriram que uma fonte de confusão para dados de predação de sementes (o que não acontece com herbívoros ou patógenos) refere-se à variedade de efeitos de predação que podem resultar de diferentes tipos de predadores. Eles encontraram que 15 de 19 estudos sobre predação de sementes por insetos suportaram o modelo, contra apenas 2 de 27 estudos quando a predação era decorrente de vertebrados. Atribuíram esses diferentes resultados como sendo uma consequência das escalas espaciais nas quais estes diferentes grupos de predadores percebem seu ambiente (Romo *et al.* 2004), apesar de estudos focando em ataque por herbívoros vertebrados não suportarem o modelo em nenhuma escala (Leigh *et al.* 2004). Ausência de resposta pode ocorrer se outros fatores, que não a abundância relativa de sementes, determinam o comportamento dos predadores (Manson & Stiles 1998).

A literatura recente, por outro lado, tem começado a explorar séries de dados extensivos para a floresta com o objetivo de quantificar o quanto os efeitos densidade-dependentes são abrangentes (Harms *et al.* 2000) e a escala temporal e espacial na qual eles se propagam (*i.e.*, Peters 2003). Tais estudos têm encontrado crescentes evidências de que um grande número de espécies arbóreas é realmente afetado pela dependência da densidade em florestas tropicais. Estendendo o estudo para a escala da comunidade, Harms *et al.* (2000), por exemplo, demonstraram que mesmo uma redução parcial de recrutamento próximo a coespecíficos pode aumentar a alfa-diversidade.

Para Wright (2002), que revisou vários mecanismos considerados cruciais na manutenção da diversidade arbórea nos trópicos, o efeito Janzen-Connell pode ser muito mais importante do que considerado até então. Segundo ele, a redução do recrutamento próxima a adultos coespecíficos foi sistematicamente subestimada por estudos de curta-duração que enfocavam

apenas o desempenho de plântulas nos primeiros meses ou utilizavam pequenas plântulas com idade desconhecida.

Porém, uma meta-análise dos resultados de uma grande quantidade de estudos experimentais foi conduzida por Hyatt *et al.* (2003), enfocando a primeira predição do modelo de Janzen (1970). Eles não encontraram, no geral, suporte para o modelo entre estes estudos e afirmaram que futuros testes eram desnecessários. Mas, analisando a revisão feita por Hyatt *et al.* (2003) percebe-se que a maioria dos estudos tende a se concentrar ou na mortalidade de sementes ou na influência nas taxas de recrutamento, ficando a investigação da sobrevivência e desempenho de plântulas ao longo do tempo em segundo plano.

Mas, nos últimos anos, dando continuidade a seus estudos, mas em parcelas permanentes de 50 ha em florestas do Barro Colorado e em outras localidades no mundo, e tratando os dados com séries temporais longas, o próprio Hubbell (2004) encontrou resultados concordantes com a hipótese Janzen-Connell, e apontou algumas falhas em seus estudos anteriores (Hubbell 1979, 1980). Em sua análise final concluiu que os mecanismos dependentes da densidade têm sim um papel no aumento da fração do conjunto regional de espécies arbóreas e deixou duas questões a serem respondidas por outros estudos: “*Como o aumento local da diversidade de plântulas transforma-se em diversidade de adultos em grandes escalas*” e “*Como estimar a diversidade de espécies arbóreas que não resultou dos efeitos Janzen-Connell*”, retomando, portanto a discussão do modelo.

Estes exemplos ilustram o desenvolvimento que tem sido feito na descoberta de possíveis fontes de interferência nos testes do modelo, e demonstram que essa variação só pôde ser percebida ao longo do tempo, com a exploração do mesmo por diversos estudos. É óbvio, também, que devido a limitações e praticidades não é possível contornar todas essas fontes de variação quando os testes do modelo são conduzidos, mas é importante levá-las em conta durante a interpretação dos resultados obtidos.

DESCRIÇÃO DA ÁREA E ESPÉCIE DE ESTUDO

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido entre outubro de 2006 e abril de 2008 no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), criado a partir do Decreto nº 40.319 de 1962 (Instituto Florestal 2008). A Ilha do Cardoso, pertencente ao município de Cananéia, faz parte do complexo estuarino lagunar Iguape-Cananéia-Paranaguá e situa-se no extremo sul do litoral paulista ($25^{\circ}03'05''$ – $25^{\circ}18'18''$ S e $47^{\circ}53'48''$ – $48^{\circ}05'42''$ W) (Fig. 3; Barros *et al.* 1991). É a maior ilha do estado de São Paulo, possuindo uma área com cerca de 22.500 ha e constituindo um dos principais remanescentes contínuos de mata atlântica da região (Sugiyama 1998).

A Ilha do Cardoso possui uma forma irregular: mais larga ao norte e estreitando-se em direção ao sul, sendo que sua topografia é predominantemente montanhosa, com a região central ocupada por um maciço de rochas cristalinas, de mais de 800 m de altura e com uma faixa estreita na porção sul, ocupada por planícies. Ao leste, a ilha é banhada pelo oceano atlântico e a oeste é separada do continente pelo canal de Trapandé (Negreiros *et al.* 1974).

Diferentes formações vegetais ocupam a área da ilha, apresentando forte relação com as características do solo: campo de altitude nos morros com solos rasos e afloramento das rochas, floresta ombrófila de encosta nos solos com maior declive, vegetação de dunas nos solos arenosos e manguezais nos solos lodosos (Negreiros *et al.* 1974, Sampaio *et al.* 2005). A floresta de restinga ocorre predominantemente nos solos podzóis hidromórficos de planície (Espodossolo Ferrocárbico Hidromórfico arênico, típico e hístico) que são resultado de sedimentação marinha recente e caracterizados pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte e baixa fertilidade (Negreiros *et al.* 1974, Gomes 1995). Próxima à atual linha de costa, parte da floresta de restinga ocorre sobre Neossolo Quartzênico Hidromórfico espódico (Gomes 1995) e apresenta alguns locais com lençol freático mais raso, com alagamento do solo que pode ser permanente ou apenas em épocas de chuva, geralmente de outubro a março (Sampaio *et al.* 2005).

MUNICÍPIO DE CANANÉIA

PORÇÃO NORTE DA ILHA DO CARDOSO

ILHA DO CARDOSO

Figura 3. Localização e detalhe da área de estudo na restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Na floresta alta de restinga foi delimitada uma parcela permanente de 10,24 ha (320m x 320m) (Fig. 3) pelo Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, programa Biota-Fapesp, Processo nº 1999/09635 (chamado a partir deste ponto de PP-Biota). Esta parcela foi subdividida em 256 subparcelas contíguas de 400 m² e todos os indivíduos arbóreos (com DAP = 4,8 cm) da área foram mapeados, medidos, plaqueados e identificados ao nível de espécie (Sampaio *et al.* 2005).

A partir dos dados climáticos coletados pela estação meteorológica do Projeto PP-Biota, entre janeiro de 2002 e janeiro de 2008, ao nível do mar, Faria (2008) construiu um climadiagrama (segundo Walter *et al.* 1975) da Ilha do Cardoso (Fig. 4). A temperatura média anual na Ilha do Cardoso foi de 22,3°C, com mínima das temperaturas mínimas absolutas de 6,3°C e máxima das máximas de 40, 2°C, e com precipitação média anual de 2216 mm. De acordo com Barros *et al.* (1991), o clima da ilha é classificado no sistema de Köppen (1948) como do tipo *Cfa*, megatérmico superúmido (Thorntwaite 1948), sem estação seca definida, sem déficit hídrico durante o ano e com excesso de água no verão. O climadiagrama revelou que não há déficit hídrico, mas que os meses mais secos são junho, julho e agosto (Faria 2008).

Estudos de caracterização vegetal e riqueza realizados na floresta de restinga da Ilha do Cardoso (Barros *et al.* 1991, Sugiyama 1998, Sampaio *et al.* 2005), apesar de poucos numerosos e de terem adotado diferentes áreas e períodos de amostragem, mostram que a área apresenta médias de diversidade aproximadas às ricas formações florestais tropicais. De acordo com os dados de estrutura da comunidade levantados pelo projeto PP-Biota em 256 parcelas contíguas de 20 x 20 m foram encontrados 15.681 indivíduos arbóreos, distribuídos em 121 espécies, 84 gêneros e 43 famílias. Ainda segundo o banco de dados do PP-Biota, em relação à composição florística, as espécies mais representativas são *Euterpe edulis* Mart., *Xylopia langsdorfiana* A.St.-Hill & Tul. e *Amaioua intermedia* Mart., sendo Myrtaceae e Lauraceae as famílias melhor representadas com base no número de espécies.

Figura 4. Climadiagrama (segundo Walter *et al.* 1975) da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Dados climáticos da estação meteorológica do projeto temático PP-Biota instalada na Ilha do Cardoso (janeiro de 2002 a janeiro de 2008) (retirado de Faria 2008).

ESPÉCIE ESTUDADA

Calophyllum brasiliense Camb. (Clusiaceae) foi a espécie escolhida para investigar os aspectos estudados. Enquanto *Calophyllum* remete à “folha bonita”, segundo sua etimologia, *brasiliense* faz referência ao Brasil. Já seu nome comum, guanandi, é proveniente da língua tupi (gwaña’di) e significa “o que é grudento”, característica relacionada à forte presença de látex em seu caule e folhas (Souza 2006).

O gênero *Calophyllum* compreende cerca de 175 espécies, entre árvores e arbustos, principalmente encontradas em florestas baixas tropicais do sudoeste asiático (Stevens 1980). Já a espécie *Calophyllum brasiliense*, apesar de ter sua distribuição geralmente condicionada à

disponibilidade de umidade pelo solo (Marques & Joly 2000, Fischer & Santos 2001), apresenta alta plasticidade ecológica (Kawaguici & Kageyama 2001). É encontrada em florestas higrófilas da América do Sul e Central (Leitão-Filho 1982, Holl 1998), estando presente em todas as regiões fitoecológicas no Brasil (Kawaguici & Kageyama 2001).

C. brasiliense ocorre em Floresta Ombrófila Densa (Guimarães *et al.* 1988) e de Restinga (Barros *et al.* 1991, Sugiyama 1998) na Mata Atlântica, em florestas Estacionais Semidecíduais (Carvalho *et al.* 1996) nas margens de rios, na Floresta Amazônica sobretudo nos igapós (Velooso *et al.* 1991), em floresta de Cerradão (Duringan & Leitão-Filho 1995), em matas de galeria (Silva Junior *et al.* 1998) e no pantanal mato-grossense (Pott & Pott 1994).

Apresenta relativa importância econômica, sendo sua madeira utilizada para a confecção de cercos de pesca, embarcações e moradias, práticas observadas na Ilha do Cardoso, e também sendo explorada para fins comerciais em regiões amazônicas (Holl 1998, Fischer & Santos 2001). Mais recentemente vem sendo produzida comercialmente no estado de São Paulo para exploração de sua madeira e sementes. Também é utilizada na apicultura por suas flores serem melíferas, além de ter grande aplicação medicinal (Souza 2006). É bastante utilizada em reflorestamentos e projetos de recuperação ambiental, já que suas sementes são atrativas à fauna, e especialmente em matas ciliares, por ser uma espécie resistente a inundações periódicas (Duringan & Nogueira 1990, Marques & Joly 2000).

Quanto aos seus aspectos ecológicos esta espécie é classificada como secundária tardia (Duringan & Nogueira 1990, Vilela *et al.* 1993) ou clímax tolerante à sombra, apresentando regeneração natural na sombra (King 2003). É uma espécie de grande porte, com altura média de 20 m, e que não se propaga vegetativamente (Scarano *et al.* 1997).

As árvores de *C. brasiliense* caracterizam-se por apresentar flores hermafroditas ou com sexos separados, com características similares no tamanho e na morfologia. Sua época de floração é variável, em virtude de sua ampla área de ocorrência, sendo as abelhas os principais

vetores de polinização (Fischer & Santos 2001).

O processo reprodutivo do guanandi inicia-se entre três e seis anos de idade em plantio em solo fértil e bem drenado, e em condições naturais, aos dez anos (Carvalho 1994). Seus frutos são drupas esféricas com uma grande semente de 18 a 23 mm de diâmetro e a espécie apresenta três tipos de dispersão, sendo predominante a dispersão zoocórica (Fischer & Santos 2001). Os frutos são dispersos primariamente por morcegos como *Artibeus lituratus*, *A. obscurus*, *Carollia perspicillata* e *Pygoderma bilabiatum*, que carregam os frutos por longas distâncias antes de comerem sua polpa e descartarem as sementes sob sítios de alimentação (Fischer & Santos 2001, Mello *et al.* 2005).

A barocoria também é um tipo de dispersão primária do guanandi, a partir da qual os frutos caem diretamente abaixo da copa, formando um banco de sementes no solo (Kawaguici & Kageyama 2001). As sementes ainda podem ser secundariamente dispersas pela água que as carrega e as deposita corredeira abaixo (Marques & Joly 2000a). A hidrocoria é comum devido a sua ocorrência freqüente junto aos cursos de água, porém suas sementes não germinam quando submersas, mas mantêm-se viáveis e flutuam (Marques & Joly 2000b).

Geralmente seus frutos ficam disponíveis nas árvores-mãe durante cerca de dez meses e caracterizam-se por serem potencialmente dormentes e permanecerem no solo por longos períodos (Scarano *et al.* 1997). Sua dormência pode ser quebrada por danos causados por vertebrados e fungos, podendo germinar logo após a dispersão, porém o tipo de hábitat influencia diretamente a germinação das sementes (Fischer & Santos 2001), e possivelmente, o estabelecimento dos jovens e árvores adultas (Kawaguici & Kageyama 2001).

C. brasiliense (Fig. 5) está entre as espécies mais comuns na parcela permanente do projeto PP-Biota, com densidade de adultos de $40,91 \pm 0,13 \text{ ind.ha}^{-1}$ (média $\pm$ desvio padrão) e com alta densidade de plântulas (Faria 2008), possuindo alto índice de valor de importância na área (Relatório PP-Biota 2006).

Figura 5. *Calophyllum brasiliense* na área de estudo: a) adulto; b) plântula e c) agrupamento de adultos coespecíficos na parcela permanente PP-Biota, Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

A escolha de *C. brasiliense* como espécie alvo levou em consideração algumas de suas características, potencialmente favoráveis para auxiliar o desenvolvimento e entendimento dos aspectos avaliados.

Primeiramente, consideramos que as informações prévias existentes sobre sua biologia poderiam complementar os aspectos diretamente testados no presente estudo, embasar inferências e auxiliar no entendimento sobre sua dinâmica e distribuição espacial. Sua ocorrência comum na área, apesar de ter dificultado o estabelecimento do delineamento experimental,

devido à distância mínima necessária entre adultos coespecíficos, foi um fator de escolha por facilitar a obtenção do número de plântulas previstas para o experimento. Algumas características ecológicas da espécie detectadas em nosso estudo piloto serviram como critérios adicionais, principalmente tolerância ao transplante, sobrevivência em diferentes condições microambientais e detecção de ocorrência de herbivoria, pois permitiram a manipulação e a própria realização do experimento. Ainda, a importância econômica de *C. brasiliense*, especificamente sua utilização em planos de restauração, também justifica um melhor entendimento e complementação de seu conhecimento ecológico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, F.R. & MÜLLER-LANDAU, H.C. 2005. When do localized natural enemies increase species richness? *Ecology Letters* 8:438-447.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:155-196.
- ASHTON, P.S. 1993. Species richness in plant communities. *In: Conservation biology* (Fiedler, P.L. & Jain, S.K. eds.). Chapman & Hall, New York, p. 4-22.
- BARONE, J.A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a Moist Tropical Forest. *Journal of Animal Ecology* 67(3):400-409.
- BARROS, F., MELO, M.M.R.F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G. & JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. *In Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso* (M.M.R.F.Melo, F. Barros, M.G. Wanderley, M. Kirizawa, S.L. Jung-Mendaçolli & S.A.C. Chiea, eds.). Instituto de Botânica, São Paulo, v.1.
- BLUNDELL, A.G. & PEART, D.R. 2004. Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology* 85(3):704-715.
- BROKAW, N. & BUSING, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15(5):183-188.
- BURKEY, T.V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* 97(4):533-540.
- BURSLEM, D.F.R.P., GRUBB, P.J. & TURNER, I.M. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. *Journal of Ecology* 83:113-122.

- CANHAM, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3):548-550.
- CANNON, C.H. & LEIGHTON, M. 2004. Tree species distribution across five habitats in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 15:257-266.
- CARVALHO, P.E.R. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa Floresta, Colombo, PR.
- CARVALHO, D.A., OLIVEIRA-FILHO, A.T. & VILELA, E. 1996. Flora arbustivo-arbórea de mata ripária do médio Rio Grande. *Cerne* 2(2):48-68, Lavras.
- CHAVE, J. & LEIGH, E.G. JR. 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62:153-168.
- CINTRA, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13(5):641-658.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124(6):769-788.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66(6):1884-1892.
- CLARK, D.B., PALMER, M.W. & CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662-2675.
- CLARK, J.S., MACKLIN, E. & WOOD, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68(2):213-235.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:305-35.
- COMITA, L.S., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95:482-492.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and

- the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140(2):261-286.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P., LAFRANKIE, J.V., SUKUMAR, R., MANOKARAN, N., FOSTER, R.B., ASHTON, P.S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84(4): 549-562.
- CONDIT, R., ASHTON, P.S., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., ITOH, A., LAFRANKIE, J.V., LEE, H.S., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R., YAMAKURA, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In: Dynamics of populations* (P.den Boer and G. Gradwell *eds.*). Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. p.298-313.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- CONNELL, J.H., TRACEY, J.G. & WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54(2):142-164.
- DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* 88(3):528-534.
- DEBSKI, I., BURSLEM, D.F.R.P., PALMIOTTO, P.A., LAFRANKIE, J.V., LEE, H.S., MANOKARAN, N. 2002. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12(2):47-55.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 18:431-51.

- DURINGAN, G. & NOGUEIRA, J.C.B. 1990. Recomposição de matas ciliares. Instituto Florestal de São Paulo, Série Registros 4, 14p.
- DURINGAN, G. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1995. Florística e fitossociologia de Matas Ciliares do Oeste Paulista. Revista do Instituto Florestal do Estado de São Paulo 7(2):197-239.
- FLEMING, T.H. & HEITHAUS, R. 1981. Frugivorous bats, seed shadowns, and the structure of tropical forests. Biotropica 13(2):45-53.
- FARIA, M. B. B. 2008. Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil. Departamento de Ecologia. São Paulo, Brasil, Universidade de São Paulo. Dissertação de mestrado: 130.
- FISCHER, E. & SANTOS, F.S. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. Journal of Tropical Ecology 17: 903-909.
- FORGET, P.M. 1991. Comparative recruitment patterns of two non-pioneer canopy tree species in French Guiana. Oecologia 85(3):434-439.
- GATSUK, L.E., SMIRNOVA, O.V., VORONTZOVA, L.I., ZAUGOLNOVA, L.B. & ZHUKOVA, L.A. 1980. Age stages of plants of various growth forms: a review. Journal of Ecology 68:675-696.
- GENTRY, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Annals of the Missouri Botanical Garden 69(3):557-593.
- GENTRY, A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. Oikos 63(1):19-28.
- GILBERT, G.S., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. Oecologia 98:100-108.
- GIVNISH, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. Journal of Ecology 87(2): 193-210.
- GOMES, F. H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do

- Cardoso-SP. Piracicaba, SP, Esalq/USP. Tese de doutorado: 108 p.
- GRUBB, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 53:107-145.
- GUIMARÃES, E.F., MAUTONE, L., MATTOS FILHO, A. 1988. Considerações sobre a floresta pluvial baixo-montana: composição florística em área remanescente no município de Silva Jardim, Estado do Rio de Janeiro. *Boletim da Fundação Brasileira para Conservação da Natureza* 23:45-53.
- GUNATILLEKE, C.V.S., GUNATILLEKE, I.A.U.N., ESUFALI, S., HARMS, K.E., ASHTON, P.M.S., BURSLEM, D.F.R.P., ASHTON, P.S. 2006. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:371-384.
- HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. *In: Dynamics of tropical communities* (Newbery, D., Brown, N.D. & Prins, H.T.T. eds.). Blackwell Scientific, Cambridge, p. 55-78.
- HAMMOND, D.S., BROWN, V.K. & ZAGT, R. 1999. Spatial and temporal patterns of seed attack and germination in a large-seeded neotropical tree species. *Oecologia* 119:208-218.
- HARMS, K.E.; WRIGHT, S.J., CALDERON, O.; HERNANDÉZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404:493-495.
- 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.
- HOLL, K.D. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109(1):187-195.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*

13:201-228.

HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.

HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.

HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Short-term population dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63:48-61.

HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., O'BRIEN, S.T., HARMS, K.E., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S.J., LAO, S.L. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283(5401):554-557.

HUBBELL, S.P. 2004. Two decades of research on the BCI forest dynamics Plot: Where we have been and where we are going? In: *Four Neotropical Forests* (Gentry, A. ed). Yale University Press, New Haven, p. 520-541.

HUSTON, M.A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.

HYATT, L.A., ROSENBERG, M.S., HOWARD, T.G., BOLE, G., FANG, W., ANASTASIA, J., BROWN, K., GRELLA, R., HINMAN, K., KURDZIEL, J.P., GUREVITCH, J. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103(3):590-602.

INSTITUTO FLORESTAL 2008. *Unidades de Conservação – Parque Estadual da Ilha do Cardoso*. <http://www.iflorestal.sp.gov.BR/unidadesconservacao/index.asp>.

JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.

JANZEN, D.H. 1971a. Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *American Naturalist* 105:97-112

- JANZEN, D.H. 1971b. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. Ecology 52: 964-79.
- JANZEN, D.H. 1972a. Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. Ecology 53:258-61.
- JANZEN, D.H. 1972b. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. Ecology 53:350-61.
- JANZEN, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica 6(2):69-103.
- JOHN, R., DALLING, J.W., HARMS, K.E., YAVITT, J.B., STALLARD, R.F., MIRABELLO, M., HUBBELL, S.P., VALENCIA, R., NAVARRETE, H., VALLEJO, M., FOSTER, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. PNAS 104(3):864-869.
- KAWAGUICI, C.B. & KAGEYAMA, P.Y. 2001. Diversidade genética de três grupos de indivíduos (adultos, jovens e plântulas) de *Calophyllum brasiliense* em uma população de mata de galeria. Scientia Forestalis 59:131-143.
- KING, R.T. 2003. Succession and micro-elevation effects on seedling establishment of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) in an Amazonian river meander forest. Biotropica 35(4):462-471.
- KOBE, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. Ecology 80(1):187-201.
- LATHAM, R.E. & RICKLEFS, R.E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In: Species diversity: historical and geographical perspectives (R.E. Ricklefs & D. Schluter eds.). University of Chicago Press, Chicago, p. 294-314.
- LEIGH, E.G., DAVIDAR, P., DICK, C.W., PURYAVAUD, J.P., TERBORGH, J. TER STEEGE, H. WRIGHT, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of

- trees? *Biotropica* 36(4):447-473.
- LEIGH, E. 2004. The diversity of tropical trees: the role of pest pressure – introduction. *In*: Losos, E. & Leigh, E. G. (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- LEITÃO-FILHO, H.F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do estado de São Paulo. *Silvicultura em São Paulo* 16(1):197-206.
- MANSON, R.H. & STILES, E.W. 1998. Links between microhabitat preference and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82(1):37-50.
- MARQUES, M.C. M. & JOLY, C.A. 2000a. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 107-112.
- MARQUES, M.C.M. & JOLY, C.A. 2000b. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Botanica Brasilica* 14(1):113-120.
- MELLO, M.A.R., LEINER, N.O., GUIMARÃES, P.R., JORDANO, P. 2005. Size-based fruit selection of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) by bats of the genus *Artibeus* (Phyllostomidae) in a Restinga area, Southeastern Brazil.
- NEGREIROS, O.C., CARVALHO, C.T., CESAR, S.F., DUARTE, F.R.DESHLER, W.O. & THELEN, K.D. 1974. Plano de manejo para o Parque Estadual da Ilha do Cardoso. *Boletim Técnico do Instituto Florestal* 9:1-57.
- NISHIMURA, S., YONEDA, T., FUJII, S., MUKHTAR, E., KANZAKI, M. 2008. Spatial patterns and habitat associations of Fagaceae in a hill dipterocarp forest in Ulu Gadut, West Sumatra. *Journal of Tropical Ecology* 24:535-550.
- OLIVEIRA, A.A. & MORI, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme Forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8:1219-44.

- PACKER, A. & CLAY, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Science* 404(6775):278-2000.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complex and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- PALMER, M.W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica* 29:511-530.
- PETERS, H.A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6:757-765.
- PLOTKIN, J.B., POTTS, M.D., LESLIE, N., MANOKARAN, N., LAFRANKIE, J., ASTON, P.S. 2000. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in Tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207:81-99.
- POTT, A. & POTT, V.J. 1994. Plantas do Pantanal. Boletim da Embrapa, Embrapa - SPI, 320 p.
- RELATÓRIO PP-BIOTA. 2006. Disponível em <http://www.lerf.esalq.usp.br/parbole>.
- ROMO, M., TUOMISTO, H. & LOISELLE, B.A. 2004. On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat-dispersed rain Forest tree. *Oecologia* 140:76-85.
- SAMPAIO, D., SOUZA, V.C., OLIVEIRA, A.A., PAULA-SOUZA, J., RODRIGUES, R.R. 2005. Árvores da restinga: guia ilustrado para identificação das espécies da Ilha do Cardoso. Editora Neotrópica, São Paulo.
- SCARANO, F.R., RIBEIRO, K.T., MORAES, L.F.D., LIMA, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater forest in Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14(6):793-803.
- SCHUPP, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree-diversity: population implications and the importance of spacial scale. *American Naturalist* 140:526-530.
- SHMIDA, A. & WILSON, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12(1):1-20.

- SILVA JÚNIOR, M.C., NOGUEIRA, P.E., FELFILI, J.M. Flora lenhosa de matas de galleria no Brasil Central. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer 2:57-75.
- SILVERTOWN, J. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. Biological Journal of the Linnean Society 14:235-250.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. Trends in Ecology & Evolution 19(11):605-611.
- SOLLINS, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? Ecology 79:23-30.
- SOUZA, A.M. 2006. Estrutura genética de populações naturais de *Calophyllum brasiliense* Camb. na bacia do Alto Rio Grande. Tese de doutorado, UFLA, 166 p.
- STEVENS, P.F. 1980. A revision of the Old World species of *Calophyllum* (Guttiferae). Journal of the Arnold Arboretum 61(3):425-690.
- STEVENS, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. American Naturalist 140:893-911.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. Boletim do Instituto de Botânica 11:119-159.
- SVENNING, J.C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. Journal of Ecology 87(1):55-65.
- SVENNING, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). Bot. Rev 67:1-53.
- TATENO, R. & TAKEDA, H. 2003. Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. Ecological Research 18:559-571.
- TERBORGH, J. & WRIGHT, S.J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. Ecology 75(6):1829-1833.

- TERBORGH, J., NUÑEZ-ITURRI, G., PITMAN, N.C.A., VALVERDE, F.H.C., ALVAREZ, P., SWAMY, V., PRINGLE, E.G., PAINE, T.C.E. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89(6):1757-1768.
- TER STTEGE, H.; PITMAN, N.; SABATIER, D.; CASTELLANOS, H.; VAN DER HOUT, P.; DALY, D.C.; SILVEIRA, M.; PHILLIPS, O.; VASQUEZ, R.; VAN ANDEL, T.; DUIVENVOORDEN, J.; OLIVEIRA, A.A.; EK, RENKE; LILWAH, R.; THOMAS, R.; VAN ESSEN, J.; BAIDER, C.; MAAS, B.; MORI, S.; TERBORGH, J.; VARGAS, P.N.; MOGOLLO, H.; MORAWETZ, W. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12:2255-2277.
- THORNTHWAITE, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38(1):55-94.
- TILMAN, D. & PACALA, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. *In: Species diversity in ecological communities* (Ricklefs, R.E. & Schluter, D. eds.). University of Chicago Press, Chicago, p. 13-25.
- VALENCIA, R., BALSLEV, H. & PAZ Y MIÑO, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- VALENCIA, R., FOSTER, R.B., VILLA, G., CONDIT, R., SVENNING, J.C., HERNANDÉZ, C., ROMOLEROUX, K., LOSOS, E., MAGARD, E., BALSLEV, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92:214-229.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R., LIMA, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 123 p.
- VILELA, E.A., OLIVEIRA-FILHO, A.T., GAVILANES, M.L., CARVALHO, D.A. 1993. Espécies de matas ciliares com potencial para estudos de revegetação no alto Rio Grande, sul

- de Minas. *Revista Árvore* 17(2):117-128.
- WALTER, H., HARNICKEL, E. & MUELLER-DOMBOIS, D. 1975. Climate diagram maps of the individual continents and the ecological climate regions of the Earth. Supplement to the *Vegetation Monographs*. Berlin: Springer-Verlag.
- WEBB, C.O. & PEART, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88:464-478.
- WIEGAND, T., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., OKUDA, T. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology* 88(12):3088-3102.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. 130:1-14.

CAPÍTULO 2

**EFEITOS DA HERBIVORIA, DISTÂNCIA E DENSIDADE DE COESPECÍFICOS NA
SOBREVIVÊNCIA E DESEMPENHO DE PLÂNTULAS DE *CALOPHYLLUM*
BRASILIENSE (CLUSIACEAE) EM FLORESTA DE RESTINGA ALTA NA ILHA DO
CARDOSO, CANANÉIA, SP.**

RESUMO

Os efeitos dependentes da densidade e da distância propostos pelo modelo Janzen-Connell são apontados como um dos mecanismos responsáveis pela manutenção da alta diversidade arbórea nos trópicos. Apesar de terem sido amplamente estudados nas décadas de 70 e 80, sua importância relativa para árvores individuais e suas populações permanece controversa. Este estudo testou os efeitos Janzen-Connell a partir da avaliação da sobrevivência e do desempenho de plântulas de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) em relação à distância e à densidade de adultos coespecíficos e a correlação destes com a herbivoria. Para testar as predições do modelo, foram transplantadas 1200 plântulas de *C. brasiliense* em 10 blocos experimentais (centrados em um adulto coespecífico focal cada um), em um delineamento do tipo *split-plot*. Nós combinamos duas condições de exposição à herbivoria (parcelas protegidas vs. expostas) a três níveis de distância (3, 10 e 20 m) em cada bloco, sendo que metade dos blocos foi composto por apenas um adulto coespecífico isolado e a outra metade por um agrupamento, gerando o terceiro tratamento: dois níveis de densidades de adultos coespecíficos (isolados vs. agrupados). Era esperado que as plântulas mais próximas aos adultos coespecíficos tanto isolados como agrupados exibissem: menor sobrevivência, menor desempenho, e maiores índices de herbivoria; e que quando os herbívoros fossem excluídos, não seria notado o efeito da distância e densidade dos adultos coespecíficos. Também era esperado que o efeito do agrupamento fosse maior do que o de adultos isolados na presença dos herbívoros. No final do experimento, foram comparados os níveis de herbivoria, os descritores de crescimento (altura, número de folhas e número de entrenós) e a mortalidade entre plântulas (1) em diferentes distâncias, (2) expostas e protegidas da herbivoria e (3) sob as duas densidades de adultos coespecíficos. O índice de herbivoria foi cerca de duas vezes maior para plântulas expostas à ação dos herbívoros do que para as protegidas, garantindo a eficiência do tratamento. Estas mesmas plântulas (expostas) apresentaram também um maior incremento (20% mais) no número de entrenós, sugerindo que a

espécie pode apresentar uma resposta compensatória a altos níveis de herbivoria. Os outros descritores de crescimento (altura e número de folhas) não apresentaram nenhuma resposta aos danos por herbivoria. Entretanto, o efeito da herbivoria foi dependente da distância e da densidade de adultos coespecíficos. Quando transplantadas sob *agrupamentos de adultos coespecíficos*, as plântulas expostas localizadas a 10 m (distância intermediária) apresentaram maior dano foliar do que as expostas localizadas nas proximidades (3 m) do adulto coespecífico focal. Já quando transplantadas sob *adultos isolados*, não houve efeito da distância para as plântulas expostas a herbivoria. Em relação à mortalidade, as plântulas não sofreram os efeitos esperados pelo modelo Janzen-Connell relacionados com a distância e a densidade de adultos coespecíficos. Pelo contrário, as plântulas localizadas aos 20 m, apesar de não terem apresentado o maior dano foliar, foram as que apresentaram maior mortalidade, sugerindo que fatores relacionados ao micro-habitat podem ser mais determinantes do que a herbivoria para a sobrevivência da espécie. Além do efeito do micro-habitat, esta ausência do padrão esperado pode estar relacionada tanto com a tolerância de suas plântulas à herbivoria, como com a ocorrência comum da espécie e a conseqüente distribuição não-agregada de seus herbívoros especialistas na área. Os resultados aqui apresentados contestam a importância dos efeitos distância e densidade dependentes propostos pelo modelo para uma espécie comum na nossa área de estudo.

Palavras-chave: modelo Janzen-Connell, herbivoria, efeitos dependentes da densidade, sobrevivência e crescimento de plântulas, micro-habitat, crescimento compensatório, *Calophyllum brasiliense*

ABSTRACT

Density and distance-dependent effects proposed by Janzen-Connell model have been appointed as one of the responsible mechanisms for maintenance of high tropical tree diversity. Although it has been widely studied in the 70s and 80s, its relative importance for individual trees and their population remains controversial. This study tested Janzen-Connell effects by verifying survivorship and growth of *Calophyllum brasiliense* seedlings related to the conspecific adults distance and density and the correlation of these two aspects with herbivory. In order to test the model predictions, we transplanted 1200 *C. brasiliense* seedlings in ten experimental blocks, each one centered in a focal adult, in a split-plot design. We combined two conditions of protection against herbivores (protected and unprotected plots) versus three distance levels (3, 10 and 20 m) in each block. Half of the blocks were composed by only one isolated conspecific adult and another half by a conspecific group, creating a third treatment: conspecific adult densities (isolated versus grouping conspecifics). We predicted that seedlings located closer to both isolated and grouped densities conditions conspecifics adults would show: lower survivorship, lower performance and higher herbivores damage and also that when herbivores were excluded the conspecific adults distance and density would not be noticed. We also expected that grouping adult effect would be stronger than the isolated one, especially when herbivores were included. We compared initial and final measurements of herbivory levels, growth descriptors (height, leaves and internodes number) and number of survivor seedlings (1) in different distances, (2) unprotected and protected from herbivores and (3) under the two conspecific adult densities. Leaf area removal was twice stronger for unprotected seedlings than for protected, confirming the efficiency of the treatment. These same seedlings (unprotected) also showed higher internodes number increment (20% more), suggesting compensatory growth response to high herbivory damage for this species. The other growth descriptors (height and leaves number) did not present any response to herbivory damage. Nevertheless, herbivory effect

was dependent on distance and density of conspecific adults. When transplanted beneath *grouped conspecific adults*, unprotected seedlings located at 10 m (intermediate distance) showed higher foliar damage than unprotected ones located closer (3 m) to conspecific focal adult. When transplanted beneath *isolated conspecific adults*, there was no detected distance effect to unprotected seedlings in relation to herbivory. In relation to mortality, *C. brasiliense* seedlings did not suffer the expected effects of conspecific adults distance and density as proposed by Janzen-Connell model. In contrast, seedlings located at 20 m presented higher mortality, despite the fact that they did not present higher foliar damage, which suggests that micro-habitat effects may be more determining than herbivory to this species survivorship. Besides micro-habitat effect, this lack of expected pattern could be related to seedling tolerance to herbivory damage as much as to large occurrence of this species and consequent not-aggregated distribution of its host-specific herbivores in the study area. The results here presented refute the relative importance of distance and density-dependents effects proposed by Janzen-Connell model, at least for a common species in our study site.

Key-words: Janzen-Connell model, herbivory, density-dependent effects, seedling survivorship and growth, micro-habitat, compensatory growth, *Calophyllum brasiliense*

INTRODUÇÃO

Os mecanismos que determinam a grande diversidade nos trópicos são há décadas estudados e permanecem como uma questão intrigante na ecologia vegetal (Dobzhansky 1950, Connell 1978, Hubbell 1980, Wright 2002, Leigh *et. al.* 2004). Dentre estes, os efeitos densidade-dependentes propostos pelo modelo Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) são apontados como fundamentais na manutenção da alta coexistência de espécies arbóreas (Clark & Clark 1985, Terborgh & Wright 1994, Harms *et. al.* 2000, Peters 2003).

O modelo assume uma redução no desempenho e na probabilidade de sobrevivência de propágulos quando estes são dispersos próximos ao adulto coespecífico, onde se tornam mais suscetíveis à herbivoria e à ação de patógenos especialistas presentes no parental. Como consequência, o recrutamento ótimo deve ocorrer a certas distâncias médias da árvore-mãe, apesar de haver um maior número de sementes dispersas logo abaixo da copa da mesma. Assim, as proximidades do adulto se tornam disponíveis para a colonização por outras espécies (Janzen 1970), contribuindo para a alta coexistência de espécies em pequenas escalas espaciais.

As predições para os efeitos dependentes da densidade podem ser inferidas tanto ao nível individual como populacional (Chauvet *et. al.* 2004). Para o individual é esperado que o recrutamento aumente com a distância da árvore parental, até um limite restrito pela disponibilidade de propágulos, e para o populacional que seja negativamente correlacionado com a densidade de adultos coespecíficos (Schupp 1992). Por extensão, o modelo faz predições para toda a comunidade (Terborgh *et. al.* 2008), já que, a princípio, quanto maior for a redução do recrutamento ao redor dos adultos, maior será o número de espécies que podem coexistir na comunidade de árvores (Hubbell 1980).

Apesar da forte evidência dos efeitos dependentes da distância nos trópicos (Clark & Clark 1984, Terborgh *et. al.* 2008), alguns estudos não encontraram padrões concordantes com

suas predições (Hubbell 1979, Condit *et al.* 1992, Hyatt *et. al.* 2003). Para Wright (2002) os estudos feitos até então provavelmente subestimaram os efeitos propostos pelo modelo, já que a maioria não considerou o efeito cumulativo do tempo e os investigou em plantas de diferentes tamanhos e idades desconhecidas. Já Augspurger (1984) e Cintra (1997) destacaram as heterogeneidades ambientais por variações em fatores abióticos (*i.e.*, quantidade de luz incidente, umidade e nutrientes do solo) como possíveis causas de obscurecimento de tais efeitos.

A partir de revisão em Hyatt *et al.* (2003) percebe-se também que, ainda que Connell (1971) tenha sugerido que o efeito da herbivoria seja mais forte em plântulas do que em sementes, a maioria dos estudos tendeu a se concentrar ou na mortalidade de sementes ou na influência nas taxas de germinação, ficando a investigação da sobrevivência e do desempenho de plântulas em segundo plano.

Assim, mesmo que o modelo tenha sido proposto há mais de 35 anos, e apesar dos muitos esforços para testá-lo (ver revisões em Clark & Clark 1984, Hammond & Brown 1998, Hyatt *et. al.* 2003), os resultados permanecem inconclusivos sobre quando os efeitos negativos relacionados à distância do coespecífico ocorrem ou em que intensidade podem variar entre as diferentes espécies (Howe *et. al.* 1985, Cintra 1997, Terborgh *et. al.* 2002). Além disso, ainda há uma demanda por identificar esses efeitos experimentalmente (Gilbert 2002, Terborgh *et al.* 2008).

O presente estudo tem como objetivo testar se a sobrevivência e o desempenho de plântulas são afetados pela distância e pela densidade de adultos coespecíficos, bem como a correlação desses aspectos com a herbivoria, para uma espécie arbórea comum (*C. brasiliense*) de floresta de restinga.

HIPÓTESE E PREDIÇÕES

A hipótese levantada para este estudo é que os efeitos dependentes da densidade associados à herbivoria afetam negativamente a habilidade de regeneração de *Calophyllum brasiliense*.

Se os efeitos dependentes da distância e da densidade de adultos coespecíficos estiverem atuando, e se o principal fenômeno relacionado for a herbivoria, então as previsões para a sobrevivência e o desempenho das plântulas de *C. brasiliense* serão: quanto mais próximas ao adulto coespecífico ou sob adultos agrupados: (1) menor será a sobrevivência; (2) menor será o desempenho; (3) maiores serão os índices de herbivoria e (4) excluindo a herbivoria, não será notado o efeito da distância e densidade dos adultos coespecíficos.

METODOLOGIA

LOCAL DE INSTALAÇÃO DO EXPERIMENTO

O experimento foi instalado na floresta alta de restinga, na área da parcela permanente de 10,24 ha delimitada pelo Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” (PP – Biota), programa BIOTA-FAPESP Processo nº 1999/09635. Neste, todos os indivíduos arbóreos (com DAP > 4,8 cm) da área foram mapeados, plaqueados e identificados ao nível de espécie (Sampaio *et al.* 2005) e um mapa de solos ultradetalhado foi desenvolvido (Gomes 2005, Gomes *et al.* 2007).

A partir das informações disponibilizadas pelo PP-Biota, foi possível produzir um mapa de distribuição dos adultos reprodutivos de *C. brasiliense* com DAP (diâmetro a altura do peito) a partir de 14 cm. Este diâmetro mínimo se relaciona à altura mínima - de 8 m - para

que os adultos da espécie comecem a produzir flores e frutos segundo Marques & Joly (2000) e observações na área de estudo. O mapa de distribuição da espécie de estudo foi combinado ao mapa de solos, gerando uma visualização da distribuição dos adultos da espécie de acordo com o tipo de solo na parcela permanente (Fig. 1). A partir do mapa de distribuição da espécie, e após checagem em campo, foram escolhidos dez adultos focais de *C. brasiliense* (Fig. 1) nos quais foram centrados os blocos experimentais.

Fig. 1. Mapa de distribuição dos adultos reprodutivos (DAP > 14 cm) de *C. brasiliense* na parcela permanente na restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, combinado ao mapa de solos. Os pontos vermelhos representam os adultos focais de *C. brasiliense*, nos quais os blocos experimentais foram centrados e os pontos pretos os adultos coespecíficos não-focais. Diferentes cores representam os diferentes tipos de solos.

DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

O experimento foi composto por dez blocos centrados em um adulto de *C. brasiliense* cada (Fig. 2 a), chamado a partir daqui de adulto focal. Dos dez blocos, cinco foram constituídos por um adulto focal isolado e cinco por um adulto focal agrupado com mais quatro adultos coespecíficos, localizados a no máximo 2,5m dos respectivos adultos focais (Fig. 2c), formando o primeiro fator: densidade de adultos coespecíficos. Nos dez blocos, a partir de cada adulto focal, foram dispostas seis parcelas pareadas, combinando três níveis de distância do adulto (3 m, 10 m e 20 m; Fig. 2b) a duas condições de exposição à herbivoria (parcelas protegidas e parcelas expostas, Fig. 3). Esse delineamento configurou um modelo experimental do tipo *split-plot*, com dois fatores fixos em bloco – distância ao adulto coespecífico e proteção contra herbivoria - e um fator distribuído por todo o experimento – densidade de adultos coespecíficos (Gotelli & Ellison 2004).

Os adultos focais deveriam (i) estar a uma distância mínima de 50 m um do outro para evitar possíveis interferências entre os blocos experimentais, (ii) possuir um raio de 30 m não distribuído sobre Neossolo, tipo de solo alagável, para excluir possível efeito da umidade do solo na sobrevivência e desempenho das plântulas, (iii) estar localizados fora de clareiras para evitar possível efeito de diferentes intensidades luminosas na sobrevivência e desempenho das plântulas e (iv) não apresentar vizinhos coespecíficos adultos (exceto os incluídos nos blocos experimentais) em um raio de 30 m para evitar sobreposição dos efeitos dependentes da densidade de outros parentais sobre as plântulas transplantadas.

Distribuição dos blocos experimentais de *C. brasiliense* na área de estudo

(a)

LEGENDA

- ▲ Blocos experimentais
- Adultos de *Calophyllum brasiliense*
- Parcelas protegidas
- Parcelas expostas

Detalhe dos blocos experimentais

(b) Adulto isolado

(c) Agrupamento de adultos

Figura 2. Delineamento experimental, representando (a) a distribuição dos adultos de *C. brasiliense* (DAP > 14 cm) na parcela permanente de 10,24 ha e a localização dos blocos na área de estudo; detalhe dos blocos experimentais com seis parcelas pareadas em diferentes distâncias do adulto focal (b) compostos por um adulto coespecífico isolado e (c) por agrupamento de adultos coespecíficos.

As parcelas expostas tiveram uma cobertura de tela de “nylon” de mesma malha das parcelas protegidas (Fig. 3), a fim de minimizar possíveis diferenças de intensidade luminosa entre os tratamentos, e pressupondo-se maior incidência de raios de luz que atravessam o dossel vindo da face superior da parcela.

Figura 3. Parcelas experimentais de plântulas instaladas na floresta de Restinga alta na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Parcelas protegidas (à direita) e expostas à herbivoria (à esquerda) tiveram mesma cobertura de tela de *nylon* para minimizar diferenças de intensidade luminosa.

TRANSPLANTE DAS PLÂNTULAS DE *C. BRASILIENSE*

Em outubro de 2006, em cada parcela de 1,0 m x 1,0 m (expostas e protegidas), foram transplantadas 20 plântulas de *C. brasiliense* de idades aproximadamente similares, segundo critério de altura adotado em Gatsuk *et. al.* (1980). As plântulas foram dispostas em cinco fileiras de quatro indivíduos cada, distantes 20 cm uma da outra, totalizando 1200 indivíduos etiquetados. As plântulas foram escolhidas em bancos de plântulas naturais localizados nas adjacências da parcela permanente, em áreas com o mesmo tipo de solo, e transportadas em baldes com água até a área de transplante.

Antes do transplante, foram retirados quaisquer outros propágulos - sementes ou

plântulas – coespecíficos e de outras espécies que estivessem dentro de cada parcela, com o cuidado de não revolver o solo e manter a serapilheira o mais intacta possível.

Apesar de o plantio ter sido realizado em período chuvoso, nos dois meses seguintes foram necessários dois replantios, um em cada mês, para suprimir os efeitos do estresse do transplante. A alta mortalidade das plântulas (30,25% no primeiro mês e 10,40% no segundo) pode estar relacionada principalmente a danificação das raízes secundárias, e conseqüentemente estresse hídrico. Estes três meses seguidos entre o primeiro plantio e os dois meses de replantio não foram considerados para a tomada de medidas.

TOMADA DE MEDIDAS

O período total de duração do experimento foi de 15 meses, iniciando em Janeiro de 2007 e finalizando em Abril de 2008. A periodicidade da tomada de medidas foi diferenciada para cada variável dependente e escolhida de acordo com o tempo suficiente para detectar diferenças entre as respectivas medidas, sendo este definido a partir de experimento piloto.

Além das variáveis respostas investigadas, foram incluídos dois fatores complementares que eventualmente pudessem influenciar nos efeitos dependentes da densidade: número de plântulas co-específicas nas proximidades dos tratamentos, considerando que os herbívoros respondem à densidade de plântulas, segundo Janzen (1970), e umidade do solo, considerando que a sobrevivência da espécie de estudo apresenta forte associação com a capacidade do solo em reter umidade, segundo Marques & Joly (2000).

(1) MORTALIDADE – A cada mês, estimamos visualmente e registramos todas as plântulas mortas por herbivoria, ou seja, cortadas desde a base ou com perda gradual de área foliar por minadores, mastigadores e cortadores. As plântulas com mortalidade decorrente de causas

diagnosticadas por efeitos de danos mecânicos ou estresse hídrico, apesar de também terem sido registradas e terem correspondido a 40%, foram excluídas das análises por se tratarem de mortalidade não relacionada à herbivoria.

(2) NÍVEIS DE HERBIVORIA - As plântulas tiveram todas as suas folhas marcadas e classificadas bimestralmente com base na porcentagem de área foliar perdida e de acordo com as classes de herbivoria adaptadas de Dirzo & Dominguez (1995) (Tab. 1). Por se tratar de um estudo de acompanhamento dos níveis de herbivoria ao longo do tempo, e não apenas pontuais, além das seis classes originais, foi incluída a classe 6, que serviu para classificar folhas que morreram no decorrer das medidas temporais do experimento. Conforme as folhas novas iam surgindo, também eram marcadas, classificadas e incorporadas no cálculo do índice de herbivoria bimestral.

Tabela 1. Classes de herbivoria utilizadas para classificar as folhas segundo porcentagem de perda do limbo foliar (adaptada de Dirzo & Dominguez 1995).

Classe de herbivoria	Porcentagem de área foliar perdida
0	folhas intactas
1	> 0% até 6%
2	> 6% até 12%
3	>12% a 25%
4	>25% até 50%
5	>50% até 100%
6	folhas mortas

A partir das classes foi calculado o índice de herbivoria (IH) para cada plântula, segundo a fórmula: $IH = \sum n_i(i) / N$, onde i = categoria de área foliar consumida (1 a 6), n_i = número de folhas em cada categoria, N = número total de folhas.

Dano foi definido como a remoção de tecido foliar com potencial fotossintético, causado por herbívoros mastigadores, cortadores, sugadores, raspadores ou minadores (Fig. 4 a,b,c). A herbivoria por galhadores (Fig. 4d) não foi incluída na classificação por considerarmos que não há perda do tecido fotossinteticamente ativo em decorrência do tipo de dano causado por eles em plântulas de *C. brasiliense*, já que o tecido superficial permanece verde. Entretanto, a ocorrência de galhas foi registrada separadamente e não foi relevante, sendo que apenas 8% das folhas apresentaram galhas. Os outros tipos de danos (Fig. 5), causados por líquens ou patógenos, mecânicos, entre outros, não foram contabilizados como porcentagem de limbo foliar perdido por herbívoros para evitar que os índices de herbivoria fossem superestimados.

Figura 4. Foto dos tipos de herbivoria encontrados em plântulas de *C. brasiliense* na restinga alta da Ilha do Cardoso. Foram considerados como perda do tecido fotossinteticamente ativo os danos causados por (A) minadores, (B) mastigadores/cortadores, e (C) sugadores/raspadores. As galhas (D) não foram contabilizadas no cálculo do índice.

Figura 5. Foto dos danos encontrados em folhas de plântulas de *C. brasiliense* na restinga alta da Ilha do Cardoso que não foram considerados decorrentes de herbivoria: (A) patógenos/licuens, (B) deformações da folha, (C) limbo foliar seco, (D) danos mecânicos.

(3) PLÂNTULAS COESPECÍFICAS AO REDOR – Considerando os possíveis efeitos decorrentes da densidade de plântulas co-específicas sobre a pressão de herbivoria, no quarto mês do experimento (Abril 2007) foram contadas todas as plântulas co-específicas de ocorrência natural localizadas em um raio de 3 m ao redor das parcelas expostas à herbivoria.

(4) DESCRITORES DE CRESCIMENTO - A cada três meses foram tomadas medidas do comprimento do caule (do nível do substrato até o término do meristema apical), do número de entrenós e de folhas.

(5) CARACTERIZAÇÃO DO SOLO – Duas amostras desestruturadas de solo com 10 cm de profundidade foram coletadas adjacentes a cada parcela. Foi calculada a capacidade de retenção de umidade pelo solo para cada parcela através de metodologia proposta em Meguro (2000).

ANÁLISE ESTATÍSTICA

A partir do modelo tipo *split-plot*, com dois fatores em bloco - distância em relação ao adulto coespecífico e proteção contra herbivoria - e um terceiro fator para o total do experimento - a densidade de adultos coespecíficos, cada plântula foi considerada uma repetição e a média da parcela, a réplica. A diferença entre as médias finais e iniciais das parcelas para o índice de herbivoria e para os descritores de crescimento, bem como o número de plântulas mortas e sobreviventes, foram consideradas as variáveis dependentes.

Para a análise final de todas as variáveis, um dos blocos isolados foi descartado, pois a parcela exposta na distância de 10 m do adulto coespecífico sofreu 100% de mortalidade logo no segundo mês do experimento, aparentemente decorrente de estresse hídrico. A parcela pareada protegida contra herbivoria também apresentou alta mortalidade, cerca de 80%.

Para os dados de mortalidade, as análises foram feitas com modelos lineares generalizados de efeitos mistos, compostos a partir do modelo linear generalizado com erro binomial (Crawley 2007) e de modelos de efeitos mistos (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007). O modelo linear generalizado com erro binomial leva em conta a distribuição dos erros binomiais da medida de mortalidade, enquanto os de efeitos mistos consideram a dependência espacial entre fatores fixos e aleatórios, sendo o bloco o fator aleatório. Foi considerado tanto o modelo completo, onde todos os tratamentos são analisados em conjunto, como o modelo simplificado, onde os tratamentos que não têm efeito são gradativamente retirados até permanecerem apenas os que de fato geraram o efeito detectado.

Já para verificar se os valores médios da parcela para os descritores de crescimento e índices de herbivoria diferiam entre as medidas iniciais e finais, foram feitas permutações (Manly 1997), reamostrando 1000 vezes sem reposição os dados obtidos em cada tratamento. Quando os fatores fixos avaliados eram a distância do adulto coespecífico e a proteção contra herbivoria, os dados eram reamostrados por bloco e, quando o fator era a densidade de adultos

coespecíficos a reamostragem era feita com o total de dados.

Como estatística de interesse da permutação foi utilizada a somatória das diferenças absolutas das médias para cada tratamento em relação à média geral. As médias iniciais e finais foram consideradas diferentes quando menos de 50 dos valores da estatística de interesse entre as 1000 obtidas através da reamostragem eram maiores do que a observada, ou seja, com $\alpha = 0,05$. Para a análise *post hoc* foi utilizado o mesmo teste, mas comparando par a par os tratamentos de interesse. Para as aleatorizações usamos Resampling Add-In for Excell v2.0 (Blank *et al.* 2000).

Para compor as médias de cada descritor de crescimento só foram utilizadas as plântulas que sobreviveram até o final da última medida temporal. Isso evitou que fossem contabilizadas menos plântulas para a última medida temporal em comparação com a primeira, tornando as análises bastante conservativas.

Para os dados de herbivoria, foram tomadas as seguintes decisões para evitar média dos índices por parcela sub ou superestimada: (1) plântulas com mortalidade decorrente de estresse hídrico foram desprezadas, (2) plântulas com mortalidade *indireta* pelos efeitos da herbivoria, ou seja, aquelas que apresentaram altos índices de herbivoria antes de morrer, utilizamos o valor de índice de herbivoria da última medida temporal, (3) plântulas com mortalidade *direta* por herbivoria, ou seja, aquelas em que a perda do limbo foliar apresentava sinais típicos de ação contínua de minadores ou de corte de toda a folha, utilizamos como valor de índice de herbivoria a classe 6, (4) índices das plântulas vivas também foram contabilizadas para a média da parcela.

Para verificar os efeitos da densidade de plântulas coespecíficas sobre a pressão por herbivoria foi feita uma correlação entre o número de plântulas ao redor de cada parcela exposta e a diferença no índice de herbivoria. Para a comparação da capacidade de retenção da umidade do solo, entre as parcelas sob diferentes tratamentos, foi considerado o valor médio obtido a partir das duas amostras desestruturadas de solo. Também foram feitas aleatorizações (Manly 1997), reamostrando 1000 vezes sem reposição os dados obtidos em cada tratamento.

RESULTADOS

Distância, densidade de adultos coespecíficos e mortalidade

Não foram encontrados efeitos da densidade de adultos coespecíficos nem da proteção contra herbivoria na mortalidade das plântulas de *C. brasiliense*. Por outro lado, independentemente da densidade de adultos e da presença de herbívoros, a mortalidade de plântulas teve efeito da distância do adulto coespecífico. As plântulas localizadas aos 20 m dos adultos coespecíficos apresentaram maior mortalidade ($Z = 2,904$; $p = 0,003$; Fig. 6) em relação às localizadas nas outras distâncias.

Figura 6. Mortalidade de plântulas de *C. brasiliense* em restinga alta na Ilha do Cardoso sob os diferentes tratamentos: distância do adulto coespecífico (3, 10 e 20 m), densidade de adultos coespecíficos (agrupado e isolado) e proteção contra herbivoria (parcelas expostas e protegidas).

Distância, densidade de adultos coespecíficos e herbivoria

O índice de herbivoria foi maior para plântulas expostas a ação dos herbívoros do que para plântulas protegidas ($p = 0,008$; Tab. 2). Porém, tal efeito dependeu da distância e da densidade de adultos coespecíficos ($p < 0,001$). Quando as plântulas expostas estavam localizadas a 10 m de agrupamentos de adultos coespecíficos, apresentaram maiores índices de herbivoria do que aquelas expostas a 3 m ($p = 0,011$; Fig. 7). Enquanto que para plântulas expostas localizadas sob apenas um adulto coespecífico não foi verificado o efeito da distância ($p = 0,577$; Fig. 7).

Tabela 2. Diferenças com resultados das permutações (valores de probabilidade de erro tipo I associado) para herbivoria e crescimento das plântulas de *C. brasiliense* em função dos tratamentos distância do adulto parental, densidade de adultos coespecíficos, proteção contra herbivoria e interações entre os três fatores. (*mort*) mortalidade (*dif.IH*) incremento índice de herbivoria (*dif.comp*) incremento comprimento (*dif.entr*) incremento no número de entrenós (*dif.nfolh*) incremento no número de folhas

Tratamento	<i>Dif.IH</i>	<i>dif.comp</i>	<i>dif.entr</i>	<i>Dif.nfolh</i>
Distância do adulto parental	0,717	0,470	0,154	0,133
Proteção contra herbivoria	0,008	0,881	0,006	0,531
Agrupamento de coespecíficos	0,992	0,723	0,752	0,832
Interação Distância x Proteção	(< 0,001)	0,287	0,080	0,073
Interação Agrupamento x Proteção	(< 0,001)	0,977	0,370	0,974
Interação Agrupamento x Distância	0,635	0,641	0,662	0,358
Interação Agrup x Dist x Proteção	(< 0,001)	0,740	0,874	0,387

Nível de significância = $\alpha = 0,05$

Figura 7. Incremento no índice de herbivoria de plântulas expostas e protegidas contra a herbivoria em relação às três distâncias do adulto coespecífico e às duas condições de agrupamento. Os símbolos representam os blocos e as linhas tracejadas ligam as médias nas três diferentes distâncias em cada tratamento que os blocos estão submetidos.

Densidade de plântulas coespecíficas ao redor das parcelas experimentais

Não foi encontrada relação entre a densidade de plântulas coespecíficas ao redor das parcelas expostas e o incremento no índice de herbivoria ($r = -0,194$; $p = 0,331$).

Distância, densidade de adultos coespecíficos e crescimento

Não foi encontrado efeito da proteção contra herbivoria nem da distância e do agrupamento de adultos coespecíficos no incremento em altura e número de folhas das plântulas ($p > 0,05$ para todas as combinações; Tab. 2). Por outro lado, o incremento no número de entrenós foi maior para plântulas expostas do que para as protegidas contra herbivoria, independente da densidade e distância de adultos coespecíficos ($p = 0,006$; Tab. 2; Fig. 8).

Figura 8. Incremento no número de entrenós de plântulas expostas e protegidas contra a herbivoria em relação às três distâncias do adulto coespecífico e às duas condições de agrupamento. Os símbolos representam os blocos e as linhas tracejadas ligam as médias nas três diferentes distâncias em cada tratamento que os blocos estão submetidos.

Umidade do solo

A capacidade do solo em reter umidade não foi diferente entre as diferentes distâncias ($p= 0,523$) e nem entre agrupamentos e adultos isolados ($p= 0,537$). Parcelas expostas e protegidas contra herbivoria também não apresentaram diferenças quanto à capacidade de retenção de umidade do solo ($p= 0,406$). As interações entre os tratamentos também não foram significativas.

DISCUSSÃO

Distância e densidade de adultos coespecíficos

Segundo as predições do modelo proposto por Janzen (1970), e complementado por Connell (1971), a sobrevivência de propágulos deveria aumentar com a distância do adulto parental e deveria ser inversamente proporcional à densidade de adultos coespecíficos.

Apesar de vários estudos com árvores tropicais terem encontrado efeitos distância e densidade-dependentes (Clark & Clark 1981, Wright 1983, Augspurger 1983, De Steven & Putz 1984, Cintra 1997, Lambers *et al.* 2002, entre outros), a sobrevivência de plântulas de *C. brasiliense* estudadas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso não corroborou as predições nem ao nível individual (distância-dependência) nem ao nível populacional (densidade-dependência) do modelo Janzen-Connell.

A sobrevivência longe (20 m) dos adultos coespecíficos, ao contrário do esperado, foi menor do que nas proximidades deles (3 m). Essa ausência de padrão de sobrevivência relacionado aos efeitos da herbivoria distância-dependentes também foi verificada por outros estudos (ver revisão em Clark & Clark 1984). Hyatt *et al.* (2003), através de meta-análise com 152 estudos com 35 famílias de plantas de cinco continentes, sugerem que a distância da árvore parental não aumenta a sobrevivência de propágulos.

Condit *et al.* (1992) encontraram recrutamento indiferente à distância para 38 de 80 espécies de plantas estudadas no Panamá, inclusive para duas espécies também pertencentes a família Clusiaceae (*Calophyllum longifolium* e *Garcinia acuminata*). Eles sugeriram que outros fatores (*i.e.*, micro-habitat condicionado à influência do adulto, aspectos relacionados à reprodução vegetativa, distúrbios por clareiras, entre outros) podem ser mais importantes para os padrões espaciais de sobrevivência detectados do que a pressão por herbivoria.

De fato, Marques & Joly (2001), estudando a dinâmica de *C. brasiliense* em florestas

higrófilas, encontraram que a herbivoria foi uma causa secundária de mortalidade nas plântulas da espécie. Verificaram que todos os estágios ontogenéticos da espécie apresentaram forte associação com hábitat, principalmente em relação à disponibilidade de água pelo solo.

No presente trabalho (Capítulo 3) também encontramos para a espécie forte associação com o hábitat alagado na mesma área de estudo. Apesar de não termos testado a preferência por hábitat de solo para suas plântulas, este resultado sugere que a espécie de estudo pode responder a diferenças no micro-hábitat, como encontrado por *Scarano et al.* (1997), o que possivelmente estaria relacionado à maior mortalidade encontrada na distância de 20 m dos coespecíficos.

Entretanto, Cintra (1997) defende que estudos que consideram um ou poucos anos na avaliação da sobrevivência de plântulas são estáticos, e podem não detectar diferenças entre anos nos padrões espaciais de mortalidade ligados ao modelo Janzen-Connell, como verificado por seu estudo com *Astrocaryum* no Peru. Augspurger (1983), por exemplo, encontrou picos de curvas de recrutamento em diferentes distâncias em diferentes anos para várias espécies de árvores tropicais. Schupp (1992) também encontrou variação temporal na intensidade com que os fatores afetam a mortalidade das plântulas ocorreram.

Por outro lado, a escala na qual estes efeitos acontecem em florestas tropicais é pobremente entendida, apesar do crescente reconhecimento que muitos processos ecológicos sejam escala-específicos e que os dependentes da densidade possam ocorrer em múltiplas escalas nas populações de plantas (Schupp 1992, Gunton & Kunin 2007).

Em suas predições, Janzen (1970) relaciona a taxa de mortalidade distância e densidade-dependente a uma maior densidade de herbívoros abaixo da copa e próxima a agrupamentos de adultos coespecíficos. Apesar de muitos estudos serem consistentes com a hipótese mortalidade-dependente para árvores tropicais, na maioria dos casos, as causas da densidade ou distância-dependência não foram identificadas (Clark & Clark 1984, Bell *et. al.* 2006, Freckleton & Lewis 2006, Augspurger & Willkinson 2007).

No presente estudo, além de não ter sido observado o padrão esperado na sobrevivência das plântulas, foi observada uma maior herbivoria para plântulas expostas a ação dos herbívoros nas distâncias intermediárias em relação ao agrupamento de adultos parentais, ao invés das distâncias mais próximas, contrariando também o previsto pela teoria. Já o fato dos níveis de herbivoria terem sido mais altos em plântulas expostas do que nas protegidas nas mesmas distâncias garante que o tratamento aplicado foi eficiente.

Vários estudos têm encontrado herbívoros especialistas para *C. brasiliense* (Holl & Lulow 1997, Harada & Adis 1998, Ribeiro *et. al.* 1998, Madeira *et. al.* 2003, Marques *et. al.* 2006). Apesar de no final do nosso experimento as plântulas localizadas em parcelas expostas terem apresentado níveis de herbivoria relativamente altos (classe 3 = 12% a 25% de dano, em média) quando comparados com outros estudos (Coley 1983, de La Cruz & Dirzo 1987, Filip *et al.* 1995), não houve uma pressão por herbivoria decrescente com a distância do adulto coespecífico. Isto sugere que a distribuição dos possíveis herbívoros especialistas de *C. brasiliense* possa ser ao acaso na área de estudo, e não agregada ao redor dos adultos como proposto pelo modelo.

Cintra (1997) só encontrou maior predação por insetos em *Astrocaryum* próximas a adultos coespecíficos em pequenas escalas espaciais e não encontrou um padrão dependente da distância para *Dipteryx*. Chauvet *et al.* (2004), estudando duas espécies comuns de floresta tropical, também não encontraram diferença na proporção de sementes consumidas em relação à distância de adultos parentais.

Por outro lado, se considerarmos a escala de distância a partir da qual o padrão Janzen-Connell começa a ser detectado, podemos até assumir que os herbívoros especialistas realmente estejam nas proximidades do adulto. Entretanto, a explicação alternativa para níveis maiores de herbivoria nas plântulas localizadas a 10 m do agrupamento de adultos em relação àquelas localizadas logo abaixo da copa pode estar relacionada com o quanto um adulto pode ser

“aparente” para os herbívoros (Teoria da aparência, Feeny 1976). Segundo tal teoria, plantas mais “aparentes” para os herbívoros teriam maior probabilidade de serem encontradas por eles. No nosso estudo, essa maior “aparência” estaria relacionada com a maior biomassa dos adultos, a qual teria mais eficiência em atrair os herbívoros (especialistas ou generalistas) do que a biomassa das plântulas.

Isso faria com que a pressão de herbivoria imediatamente próxima à copa ficasse mais concentrada no adulto, diminuindo a pressão de herbivoria nas plântulas localizadas nessa área (a 3 m). Já em uma distância considerada intermediária pelo experimento (a 10 m), mas talvez ainda próxima a copa para o raio de ação dos herbívoros especialistas, a pressão continuaria relativamente alta, mas a influência da copa não seria mais tão evidente, causando índices de herbivoria mais acentuados nessas plântulas. Aos 20 m, apesar de termos biomassa de plântulas semelhantes, o raio de ação dos herbívoros seria diminuído.

É importante ressaltar que no início desse estudo, as três distâncias apresentaram densidades de plântulas (ao redor) semelhantes, não havendo o fator de maior densidade de plântulas nas proximidades dos adultos (como previsto pelo modelo). Segundo o modelo proposto, nesse caso, estamos investigando apenas a resposta distância-dependente dos herbívoros e não densidade-dependente.

Independente do fator que tenha causado a detecção de maiores índices de herbivoria nas plântulas expostas nas distâncias intermediárias em relação às mais próximas dos agrupamentos coespecíficos, estas plântulas mais atacadas não apresentaram maior taxa de mortalidade, nem quando comparadas com as outras distâncias nem quando se consideraram as plântulas expostas (como um todo) em relação às plântulas protegidas, sugerindo que *C. brasiliense* pode ser tolerante a certos níveis de dano foliar. Tolerância é a habilidade de uma planta em sustentar certos níveis de dano por herbivoria sem uma correspondente redução em seu desempenho (McNaughton 1983, Paige & Whitham 1987). Becker (1983) também não encontrou nenhuma

redução na sobrevivência para juvenis de duas espécies de *Shorea* quando estes foram expostos a 25% de remoção da área foliar.

Essa tolerância possivelmente diminui a importância da pressão por herbívoros na espécie estudada e pode ser um fator importante para explicar a sua alta densidade na área (Barros *et. al.* 1991, Sugiyama 1998) e sua ampla distribuição geográfica (Leitão-Filho 1982, Fischer & Santos 2001). Marques & Joly (2000), também em estudo com *C. brasiliense*, encontraram que a predação teve papel secundário na mortalidade de plântulas da espécie. Long *et. al.* (2007) mostraram que espécies tolerantes a herbivoria sobreviveram e cresceram mesmo na presença de forte pressão por herbivoria e, que algumas, ainda, apresentaram um aumento em sua densidade.

Por outro lado, Dominguez & Dirzo (1994), a partir de estudos experimentais, mostraram que folívoros podem reduzir profundamente o desempenho de plântulas expostas a 25% de dano foliar. No presente estudo, o único descritor de desempenho que respondeu aos efeitos da herbivoria foi o número de entrenós. Entretanto, foi verificado um maior incremento no número de entrenós justamente nas plântulas que sofreram significativamente maiores índices de herbivoria, sugerindo ser uma resposta compensatória aos danos sofridos, e não uma redução no desempenho como encontrado por outros estudos (Whitham & Mopper 1985, Bergelson & Crawley 1992).

Alguns estudos (Trumble *et al.* 1993, Rosenthal & Kotanen 1994, entre outros) têm mostrado que uma estratégia que pode mitigar o impacto negativo do ataque de herbívoros é a mobilização de reservas estocadas e a alteração nos padrões de alocação do carbono para acelerar a substituição de folhas danificadas. As plântulas passam a investir em novas folhas, e conseqüentemente, em novos entrenós, como uma tentativa de compensar a queda na capacidade fotossintética (Honkanen *et al.*, 1994). Contraditoriamente, essa resposta compensatória parece não ter ocorrido na mesma intensidade para o incremento no número de folhas entre os tratamentos de plântulas expostas e protegidas. Segundo Chabot & Hicks (1982), a importância

de folhas individuais para uma planta pode variar muito com o tamanho da planta e as condições ambientais a que está sujeita.

Essas indicações de crescimento compensatório também reforçam a hipótese de tolerância para *C. brasiliense*, já que intensos danos foliares por herbivoria em suas plântulas não reduziram seu desempenho e nem aumentaram a probabilidade de mortalidade, podendo também ser responsáveis pela diminuição da importância dos efeitos dependentes da distância para a espécie.

Distribuição de *C. brasiliense* na floresta de restinga alta

Outro aspecto que possivelmente reduz a importância dos efeitos Janzen-Connell no padrão de sobrevivência e desempenho das plântulas é a própria distribuição dos coespecíficos da espécie. Adultos de *C. brasiliense* apresentam-se distribuídos em toda a área de estudo em alta densidade, sendo a terceira espécie mais comum na restinga alta. Esta alta densidade de adultos, com vizinhança co-específica a distâncias não muito grandes pode ter obscurecido os padrões de sobrevivência distância-dependentes.

Alguns estudos no Panamá (De Steven & Putz 1984, Forget 1993) encontraram padrões de mortalidade de sementes relacionados à predação apenas para distâncias em relação aos coespecíficos superiores a 50 m, as quais são praticamente inexistentes para *C. brasiliense* na área estudada. Esse fator de múltipla influência da alta densidade de adultos, associado à conseqüente pressão não-agregada dos herbívoros, pode ter resultado em padrões de mortalidade discordantes dos esperados pelo modelo e desempenho de plântulas semelhantes entre os tratamentos de distância e densidade de adultos coespecíficos.

Quando Janzen (1971) propôs sua hipótese, sugeriu ainda que o padrão deveria ser mais aparente em espécies com populações de adultos regularmente distribuídos do que para aquelas com distribuições aleatórias ou agrupadas. Por ser uma espécie muito comum na área, *C.*

brasiliense ocupa toda a área da parcela e apresenta distribuição de seus adultos mais agrupada do que regularmente espaçada (ver Capítulo 2 dessa tese). De fato, em estudo de demografia em floresta higrófila, Marques e Joly (2000) mostraram que todas as classes de tamanho de *C. brasiliense* apresentaram padrão de distribuição agregado.

Já para Boudreau & Lawes (2008) a manutenção da diversidade de espécies via respostas dependentes da densidade requer que estes processos prevaleçam em espécies que sejam mais comuns em comparação com as raras, restringindo a abundância de espécies comuns. Condit *et al.* (1992), estudando os efeitos Janzen-Connell, também reforçaram que das seis espécies em que foram detectados padrões de repulsão no recrutamento em relação à árvore mãe, quatro estavam entre as espécies mais abundantes na área de estudo. Wills *et al.* (1997) demonstraram que a mortalidade dependente da densidade opera em 80% das espécies mais comuns (árvores e arbustos) em Barro Colorado, incluindo as dez espécies mais numerosas.

Entre as árvores tropicais, há uma evidência conflitante na relação entre abundância de espécies e a extensão com que os efeitos dependentes da densidade ocorrem (Boudreau & Lawes 2008). Os efeitos dependentes da densidade e da distância na sobrevivência ou no desempenho algumas vezes foram reportados como sendo mais severos em espécies comuns do que em raras (Wills *et al.* 1997, Webb & Peart 1999), outras vezes como sendo o inverso (He *et al.* 1997, Harms *et al.* 2000, Ahumada *et al.* 2004), e outras ainda mostrando-se amplamente distribuídos, sem alguma relação com a abundância local de espécies (Harms *et al.* 2000, Peters 2003).

De qualquer forma, mesmo para estudos que detectam efeitos densidade-dependentes no padrão de sobrevivência e desempenho inicial de espécies arbóreas, o quanto realmente a distribuição dos propágulos determina a distribuição dos indivíduos adultos coespecíficos é ainda uma questão em aberto na ecologia vegetal (Hubbell 1980, Condit *et al.* 1994, Harms *et al.* 2000).

CONCLUSÃO

Os efeitos negativos dependentes da distância e da densidade há tanto apontados como um dos responsáveis pela alta coexistência de espécies arbóreas não influenciaram a mortalidade e o desempenho das plântulas de *C. brasiliense* crescendo em floresta alta de restinga na Ilha do Cardoso.

Também não corroborando o modelo, as plântulas localizadas a distâncias intermediárias dos parentais apresentaram maiores níveis de herbivoria do que as localizadas sob suas copas, sugerindo uma distribuição dos herbívoros especialistas não-agregada ao redor dos adultos ou reforçando a importância da escala espacial na detecção dos efeitos dependentes da distância, como já levantado por outros estudos.

Esta falta de padrão associado aos efeitos Janzen-Connell pode estar relacionada tanto com características ecológicas como fisiológicas dessa espécie, principalmente sua tolerância à herbivoria e o crescimento compensatório apresentados por suas plântulas, bem como sua ocorrência comum na área e a conseqüente ampla dispersão de seus predadores específicos.

Futuros estudos observacionais e experimentais sobre o modelo Janzen-Connell na área devem priorizar a investigação da sobrevivência e desempenho de plântulas para espécies que tenham informações mais detalhadas sobre os herbívoros atuantes na planta alvo, garantindo o cumprimento do pressuposto de especialização do modelo proposto por Janzen.

Além disso, estudos que acompanhassem a planta durante seu recrutamento, e até a passagem para o estágio juvenil, poderiam detectar variações temporais e de escala espacial, bem como prever respostas da espécie até a fase adulta. Entretanto, é possível que para outras espécies similarmente tolerantes a altos níveis de dano foliar ou com crescimento compensatório a importância da herbivoria dependente da densidade seja secundária para seu padrão de sobrevivência e desempenho.

Uma maior mortalidade de plântulas localizadas mais distantes dos adultos parentais, por sua vez, parece sugerir uma possível influência das condições microclimáticas sobre os efeitos Janzen-Connell, como já levantado por estudos anteriores. Ainda, a escala na qual as plântulas respondem a essas diferenças parece ser muito sutil, reforçando a necessidade de ponderar tais variações de micro-habitat tanto em abordagens experimentais como observacionais.

Estudos com espécies raras aparentemente facilitariam a detecção dos padrões dependentes da densidade propostos pelo modelo, já que a distância mínima necessária entre adultos coespecíficos para evitar sobreposição dos efeitos seria mais facilmente garantida. Entretanto, o conflito gerado devido à detecção dos efeitos Janzen-Connell algumas vezes em espécies comuns, outras em raras, motiva testes experimentais que relacionem os padrões dependentes da densidade com quaisquer abundâncias de espécies.

De qualquer forma, se o modelo proposto independentemente por Janzen (1970) e Connell (1971) realmente é importante para a manutenção da diversidade em florestas tropicais, *C. brasiliense*, uma espécie com alta densidade, com crescimento compensatório e tolerância à herbivoria não corroborou o modelo, apontando as condições de microhabitat como possivelmente melhores preditoras de seu desempenho e sobrevivência na área de estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHUMADA, J.A., HUBBELL, S.P., CONDIT, R. & FOSTER, R.B. 2004. Long-term tree survival in neotropical forest – The influence of local biotic neighborhood. *In: Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network* (Losos, E. & Leigh, E.G. eds.). Chicago, University of Chicago Press.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 20: 189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6):1705-12.
- AUGSPURGER, C.K. & WILLKINSON, H.T. 2007. Host specificity of pathogenic *Pythium* species: implications for tree species diversity. *Biotropica* 39(6):702-708.
- BARROS, F., MELO, M.M.R.F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G. & JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. *In* Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso (M.M.R.F.Melo, F. Barros, M.G. Wanderley, M. Kirizawa, S.L. Jung-Mendaçolli & S.A.C. Chiea, eds.). Instituto de Botânica, São Paulo, v.1.
- BECKER, P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of *Shorea* seedlings. 241-252 *in* S.L.Sutton, T.C. Whitmore, and A. C. Chadwick, ed. Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- BELL, T., FRECKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters* 9:569-574.
- BERGELSON, J. & CRAWLEY, M.J. 1992. Herbivory and Ipomopsis aggregate: the disadvantages of being eaten. *American Naturalist* 139(4):870-882.
- BLANK, S., SEITER, C. & BRUCE, P. 2000. Resampling Stats Add-in for Excell software.

Resampling Stats Inc.

BOUDREAU, S. & LAWES, M.J. 2008. Density- and distance-dependent seedling survival in a ballistically dispersed subtropical tree species *Philenoptera sutherlandii*. *Journal of Tropical Ecology* 24:1-8.

CHABOT, B. L. & HICKS, D. J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:229-259.

CHAUVET, S; FEER, F. & FORGET, P.M. 2004. Seed fate of two Sapotaceae species in a Guianan rain forest in the context of escape and satiation hypotheses. *Journ. Trop. Ecol.* 20:1-9.

CINTRA, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:641-658.

CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1981. Effects of seed dispersal by animals on the regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia* 49:73-75.

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

CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 79: 1884-1892.

COLEY, P. D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426 – 433.

CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: change within limits. *Bioscience* 42: 822-828.

CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R. B. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75:671-680.

CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen*, p.298-313.

- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CRAWLEY, M.J. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, England. 949p.
- DE STEVEN, D. & PUTZ, F.E. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- DIRZO, R. & DOMINGUEZ, C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. *In* Seasonally dry tropical forests (S.H. Bullock, E. Medina & H.A.P. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p.304-325.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist*. 38: 209-221.
- DOMINGUEZ, C.A. & DIRZO, R. 1994. Effects of defoliation on a proleptic tropical species: an experimental study with *Erythroxylum havanense* in a Mexican dry forest. *Ecology*.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *In*: Recent Advances in Phytochemistry (Wallace J.W. & Mansell R.L. eds.). Vol. 10:1-40.
- FILIP, V.; DIRZO, R.; MAASS, J.M. & SARUKHAN, J. 1995 Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27:78-86.
- FISCHER, E. & SANTOS, F.S. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 903-909.
- FORGET, P.M. 1993. Postdispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionacea) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* 94:255-261.
- FRECKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proc. R. Soc. B* 273:2909-2916.
- GATSUK, L.E., SMIRNOVA, O.V., VORONTZOVA, I., ZAUGOLNOVA, L.B. & ZHUKOVA, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68:675-696.
- GILBERT, G.S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual*

Review of Phytopathology 40:13-43.

GOMES, F.H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP. Tese de doutorado, Esalq, USP. Piracicaba, SP. 108 p.

GOMES, F.H., VIDAL-TORRADO, P., MACIAS, F., GHERARDI, B., PEREZ, X.L.O. 2007. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso, SP: Caracterização e classificação. Rev Bras Ciências do Solo **31**: 1563-1580.

GOTELLI, N.J. & ELLISON, A.M. 2004. A Primer of Ecological Statistics. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, 510 p.

GUNTON, R.M. & KUNIN, W.E. 2007. Density effects at multiple scales in an experimental plant population. Journal of Ecology 95:435-445.

HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. Pp. 51-78. *In*: Dynamics of tropical communities (Newberry, D.M., Prins, H.H.T. & Brown, N.D. eds). Blackwell Science, Oxford.

HARADA, A.Y. & ADIS, J. 1998. Ants obtained from trees of a “jacareuba” (*Calophyllum brasiliense*) forest plantation in Central Amazonia by canopy fogging: first results. Acta Amazonica 28:309-318.

HARMS, K.E.; WRIGHT, S.J., CALDERON, O.; HERNANDÉZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. Nature 404:493-495.

HE, F.L., LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. Journal of Vegetation Science 8(1): 105-114.

HOLL, K.D. & LULOW, M.E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. Biotropica 29(4):459-468.

HONKANEN, T.E.; HAUKIOJA, T.E. & SUOMELA, J. 1994. Effects of simulated defoliation

and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies. *Funct. Ecol.* 8:631-639.

HOWE, H.F., SCHUPP, E.W. & WESTLEY, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66(3): 781-791.

HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.

HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*. 35:214-299.

HYATT, L.A., ROSENBERG, M.S., HOWARD, T.G., BOLE, G., FANG, W., ANASTASIA, J., BROWN, K., GRELLA, R., HINMAN, K., KURDZIEL, J.P., GUREVITCH, J. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103:590-602.

JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.

LAMBERS, J.H.R., CLARK, J.S. & BECKAGE, B. 2002. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417:732-735.

LEIGH, E.G. JR., DAVIDAR, P., DICK, C.W., PURYRAVAUD, J.P., TERBORGH, J., TER STEEGE, H., WRIGHT, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36(4):447-473.

LEITÃO-FILHO, H.F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. *Silvicultura em São Paulo* 16A:197-206.

LONG, Z.T., PENDERGAST, T.H. & CARSON, W.P. 2007. The impact of deer on relationships between tree growth and mortality in an old-growth beech-maple forest. *Forest ecology and management* 252:230-238.

MADEIRA, J.A., MAIA, V.C. & MONTEIRO, R.F. 2003. Gall makers (Cecidomyiidae,

- Díptera) on *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): descriptions and biology. Arquivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro). 61(1):31-48.
- MANLY, B.F.J. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in Biology. Glasgow: Chapman & Hall.
- MARQUES, M.C.M. & JOLY, C.A. 2000. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. Acta Botan. Brasil. 14(1):120-133.
- MARQUES, M.I., ADIS, J., SANTOS, G.B., BATTIROLA, L.D. 2006. Terrestrial arthropods from tree canopies in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. 50(2):257-267.
- MCNAUGHTON, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40:329-336.
- MEGURO, M. 2000. Métodos em ecologia vegetal. Universidade de São Paulo, São Paulo. p.65-66.
- PAIGE, K.N. & WHITHAM, 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. American Naturalist 129:407-416.
- PETERS, H.A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. Ecology Letters 6:757-765.
- PINHEIRO, J.C. & BATES, D.M. 2000. Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer-Verlag, New York.
- RIBEIRO, K.T., MADEIRA, J.A. & MONTEIRO, R.F. 1998. Does flooding favour galling insects? Ecological Entomology 23(4):491-494.
- ROSENTHAL, J.P. & KOTANEN, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. Trends in Ecology and Evolution 9:145-148.
- SAMPAIO, D., SOUZA, V.C., OLIVEIRA, A.A., PAULA-SOUZA, J., RODRIGUES, R.R.

2005. Árvores da restinga: guia ilustrado para identificação das espécies da Ilha do Cardoso. Editora Neotrópica, São Paulo.
- SCARANO, F.R., RIBEIRO, K.T., MORAES, L.F.D. & LIMA, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:793-803.
- SCHUPP, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree-diversity: population implications and the importance of spacial scale. *American Naturalist* 140:526-530.
- SHEIL, D.D., & MAY, R.M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluation in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology* 84:91-100.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 11:119-159.
- TERBORGH, J. & WRIGHT, S.J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology* 75:1829–1833.
- TERBORGH, J. PITMAN, N. SILMAN, M. SCHICHTER, H. & NUNEZ, V. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. *In: Seed dispersal and frugivory: ecology evolution and conservation* (Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. eds.). CABI Publishing, New York.
- TERBORGH, J., NUÑEZ-ITURRI, G., PITMAN, N.C.A., VALVERDE, F.H.C., ALVAREZ, P., SWAMY, V., PRINGLE, E.G., PAINE, T.C.E. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89(6):1757-1768.
- TRUMBLE, J.T.; KOLODNY-HIRSCH, D.M. & TING, I.P. 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annu. Rev. Entomol.* 38:93-119.
- WHITHAM, T.G. & MOPPER, S. 1985. Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. *Science* 228:1089-1091.
- WEBB, C.O. & PEART, D.R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of

Bornean rain forest trees. *Ecology* 80(6): 2006-2017.

WILLS, C., CONDIT, R., FOSTER, R.B., HUBBELL, S.P. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 1252-1257.

WRIGHT, S.J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds, and the effect of distance to the parent palm. *Ecology* 65:1016-1021.

WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. 130:1-14.

CAPÍTULO 3

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ASSOCIAÇÃO COM HÁBITAT PARA UMA ESPÉCIE
COMUM DE FLORESTA DE RESTINGA ALTA (*CALOPHYLLUM BRASILIENSE* -
CLUSIACEAE) NA ILHA DO CARDOSO, CANANÉIA, SP**

RESUMO

Dentre os vários mecanismos propostos como responsáveis pela geração e manutenção da diversidade nas florestas tropicais, há um evidente enfoque no papel desempenhado pela segregação espacial e temporal das condições e recursos necessários para a regeneração, crescimento e sobrevivência por diferentes espécies. A associação de uma espécie com o hábitat é uma das manifestações dessa segregação. Padrões de distribuição das espécies têm sido comumente utilizados para inferir associação com hábitat frente à heterogeneidade ambiental, ainda que nosso entendimento sobre os mecanismos que levam a estes padrões seja incipiente. Os objetivos desse estudo foram (1) caracterizar a distribuição espacial para duas classes de tamanho (adultos e jovens) de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) na restinga alta da Ilha do Cardoso, (2) investigar a relação de dependência entre as distribuições das duas classes de tamanho avaliadas, bem como (3) testar se os padrões de distribuição espacial exibidos para a espécie apresentavam associação com tipos de hábitat de solo. Para as análises espaciais utilizamos duas metodologias complementares, K-Ripley e O-ring, adotando como modelos nulos a Completa Aleatoriedade Espacial para a caracterização do padrão de distribuição e a Completa Independência Espacial para a dependência entre classes de tamanho. Para testar a associação com hábitat, utilizamos a técnica de *Torus translation*, que incorpora a estrutura espacial tanto do hábitat quanto do padrão de distribuição da espécie. Os adultos da espécie mostraram-se agrupados para escalas espaciais entre 6 e 24 m segundo K de Ripley, com escala crítica de agregação a 6 m, segundo O-ring, enquanto para os jovens, apesar de também termos detectado padrão de distribuição agregado, as escalas variaram para 16 a 83 m, com duas escalas críticas de agregação: 16m e 59m. Além disso, não foi encontrada dependência da distribuição espacial dos jovens em relação aos adultos. O padrão espacial da espécie como um todo se mostrou agregado em escalas semelhantes às encontradas para os adultos e positivamente

associado com solos alagáveis (Neossolo), com densidade 30% maior nesses tipos de habitats. Os adultos, além de terem se mostrado positivamente associados ao Neossolo, também foram negativamente associados ao Espodossolo arênico, que apresenta menor umidade de solo. Os jovens, por sua vez, corresponderam a apenas cerca de um quarto dos indivíduos avaliados e não apresentaram associação com nenhum tipo de habitat de solo. Acreditamos que esse padrão agregado seja decorrente da interação entre três fatores principais: (1) associação diferenciada entre tipos de solos, (2) presença simultânea e complementar de três agentes de dispersão da espécie (gravidade, morcego e água); (3) ocorrência de competição intra-específica dependente da densidade ao longo dos estágios ontogenéticos.

Palavras-chaves: *Associação com habitat; análise espacial; K-Ripley; Oring; “Torus translation”; Calophyllum brasiliense; dispersão; competição intra-específica.*

ABSTRACT

Among several mechanisms proposed as responsible for the origin and maintenance of high tree diversity in tropical rain forests, there have been a considerable focus on the role of spatial or temporal partitioning of conditions and resources needed for regeneration, growth and survival of different species. Habitat specialization is one manifestation of resource-based niche segregation. Species distribution patterns have often been used to infer habitat-specialization in heterogeneous environments, despite our misunderstanding about underlying processes that cause these patterns. The aims of this study were to: (1) characterize spatial patterns (univariate case) for two *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) ontogenetic stages, young and adults, in the Restinga Alta of Ilha do Cardoso, (2) investigate if distribution patterns of young and adult stages are dependent (bivariate case), and (3) test patterns of habitat association for both size classes for different soils types. In order to analyze the spatial structure we used two complementary second-order point pattern statistics, K-Ripley and O-ring, under Complete Spatial Randomness (CSR) and Complete Spatial Independence (CSI) null models in univariate and bivariate cases, respectively. To test habitat association we used the *torus translation* procedure that incorporates the spatial structure of both habitats and plant population, while altering the positions of habitats in respect to the trees. Adult stage showed aggregation at spatial scales between 6 and 24 m according to K-Ripley function, with a critic aggregated scale at 6 m, according to O-ring function. For young stage, although we also detected clumped distribution pattern, it was at different scales, varying between 16 and 83 m with two critics scales: 16 and 59 m. We did not detect young distribution pattern dependent on the adults. Spatial pattern for the entire population showed aggregation at similar scales of adults and was positively associated with temporally flooded soil (Neossolo), in which its relative density was 30% greater. Adult stage was positively associated with Neossolo too and was also negatively associated with

Espodossolo arênico, that is characterized for lower moisture soil levels. Young stage was correspondent to only a quarter of all species stems and did not show any association with soil habitats. We believe that the clumped pattern detected is a result of the of three main factors: (1) differential association with both temporally flooded and unflooded soils, (2) existence of three simultaneous and complementary seed dispersal agents (gravity, bats and water) and (3) occurrence of density-dependent intra-specific competition through ontogenetic stage development.

Key-words: *Habitat association; Spatial patterns analysis, K-Ripley; O-ring; Torus translation; Calophyllum brasiliense; seed dispersal, intra-specific competition.*

INTRODUÇÃO

Florestas tropicais exibem padrões marcantes de riqueza de plantas (Gentry 1988, Wright 1992, Philips *et al.* 1994, Givnish 1999) e caracterizam-se por distribuições agregadas das espécies em várias escalas espaciais (Condit *et al.* 1992, He *et al.* 1997). Vários mecanismos são propostos como responsáveis pela geração e manutenção dos padrões de distribuição espacial e diversidade nessas florestas, apesar do pouco consenso que existe em torno deles (Debski *et al.* 2002).

Modelos desenvolvidos na década de 70 para explicar a coexistência dentro de comunidades de florestas tropicais, por exemplo, focavam em fatores dependentes da densidade (Janzen 1970, Connell 1971) e freqüentemente eram contrastados com modelos baseados na segregação de habitats e nichos (Ashton 1969, Grubb 1977).

Givnish (1999) e Wright (2002) revisaram os principais mecanismos relacionados aos modelos propostos sobre diversidade tropical. O papel desempenhado pela segregação espacial e temporal das condições e recursos necessários para a regeneração, crescimento e sobrevivência por diferentes espécies dentro de um ambiente abiótico heterogêneo é apontado por eles, e por muitas das hipóteses propostas (Ashton 1977, Strong 1977, Denslow 1980, Terborgh 1985, Poorter *et al.* 1994, Clark *et al.* 1998), como sendo determinante para a manutenção da riqueza nas comunidades em escala local.

Propõe-se que uma das formas de manifestação da segregação de nicho é a especialização por um determinado habitat (Condit *et al.* 2000), que possibilita que diferentes espécies apresentem melhor aptidão em diferentes habitats, no qual elas são competitivamente dominantes e relativamente mais abundantes (Givnish 1999).

Alguns estudos têm investigado a associação de habitat em escala local (Harms *et al.* 2001, Plotkin *et al.* 2002, Bunyavejchewin 2003, Valencia *et al.* 2004, Potts *et al.* 2004, Gunatilleke *et al.* 2006, Noguchi *et al.* 2007, Nishimura *et al.* 2008, entre outros) e encontrado

um número de espécies relativamente grande que apresenta especialização por algum tipo de hábitat. Pesquisas realizadas em parcelas permanentes de 50-ha (Condit *et al.* 2000) encontraram evidentes padrões de distribuição não-randômica para as árvores mapeadas, sugerindo que muitas das espécies sejam hábitat-especialistas, em relação à topografia ou ao solo.

Por outro lado, tais estudos também enfatizam que a segregação de hábitat é apenas um dos fatores que contribui para a manutenção da diversidade, agindo concomitantemente com diversos outros (Ricklefs *et al.* 1999). Sugerem, ainda, que a regulação da distribuição espacial das espécies por fatores abióticos geralmente está associada, ou é até mesmo confundida, com efeitos bióticos (Latham & Ricklefs 1993, Thomson *et al.* 1996).

Por exemplo, Debski *et al.* (2002) testaram a distribuição espacial e preferência por hábitat edáfico para árvores do gênero *Aporosa* em uma floresta na Malásia, e mostraram que essas espécies congênicas formavam assembléias distintas, com distribuições espacialmente relacionadas a determinados tipos de hábitats. Apesar disso, também atribuíram à segregação espacial de hábitat apenas um papel parcial para a coexistência dessas espécies.

Para inferir especialização de hábitat frente à heterogeneidade ambiental, padrões de distribuição espacial das espécies têm sido comumente utilizados (Perry *et al.* 2002), sob o pressuposto de que as distribuições das plantas refletem seus respectivos nichos realizados (Harms 1997). Porém, a utilização de tais análises de distribuição já foi intensamente debatida em ecologia vegetal (Levin 1992), já que não tem sido possível isolar os efeitos dos diversos mecanismos que podem levar a padrões espaciais semelhantes, como por exemplo, interações com outras espécies, competidores, predadores, dispersão limitada, entre outros (Thomson *et al.* 1996, Barot *et al.* 1999).

Ainda que as distribuições não-randômicas de diversas espécies dificultem a atribuição de relações de causa-efeito (Thomson *et al.* 1996), elas nos remetem à questão da especialização de hábitat, sugerindo que testes de associação com hábitat, por sua vez, possam contribuir mais

para nosso entendimento sobre os padrões espaciais detectados (Harms 1997).

Uma consideração a ser feita sobre análises recorrentes de associação com hábitat, por outro lado, é que estas também podem falhar à medida que assumem independência entre indivíduos coespecíficos (Harms 1997), enquanto, na verdade, estão sujeitas a autocorrelação espacial, segundo a qual amostras localizadas umas próximas às outras têm uma maior tendência a ser similares (Dale 1999). Isso porque um pressuposto geralmente assumido é que as árvores são independentemente distribuídas em relação a seus coespecíficos (Greig-Smith 1979, Condit *et al.* 1996, Clark *et al.* 1998), o qual é freqüentemente violado por padrões produzidos pela dispersão limitada e pelo recrutamento (Plotkin *et al.* 2000, Harms *et al.* 2001).

A partir da utilização de uma nova técnica estatística (*torus translation*), Harms *et al.* (2001) mostraram que para uma mesma área de estudo muito menos espécies apresentavam de fato associações positiva ou negativa com o hábitat do que havia sido encontrado por estudos anteriores (Condit *et al.* 2000), que assumiram o pressuposto de distribuição independente entre coespecíficos.

De qualquer forma, a distribuição concordante de espécies com fatores ambientais parece ocorrer, ainda que nosso entendimento sobre os mecanismos que levam a estes padrões e sobre o quanto eles refletem especialização por hábitat ou outras causas de agrupamento seja incipiente (Veenendaal *et al.* 1996). O entendimento das relações entre a distribuição das espécies e fatores abióticos, em suas diversas escalas, pode ainda dar indícios sobre a contribuição relativa da especialização de hábitat para a manutenção da diversidade tropical (Harms 1997).

Nesse sentido, o presente estudo teve como objetivos (1) caracterizar a distribuição espacial para os adultos e jovens de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) na restinga alta da Ilha do Cardoso, (2) investigar a relação de dependência entre as distribuições destas duas classes de tamanho avaliadas, bem como (3) testar a ocorrência de associação da espécie com tipos de habitats de solo.

METODOLOGIA

COLETA DOS DADOS

Os dados utilizados para a análise espacial e para a associação com hábitat de solo foram coletados dentro do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, programa BIOTA-FAPESP Processo nº 1999/09635 (PP-Biota). A parcela de 10,24 ha (320 X 320 m), instalada em restinga alta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), foi subdividida em 256 subparcelas contíguas de 400 m² (20 X 20 m), nas quais todos os indivíduos arbóreos (com DAP $\geq$ 4,8 cm) foram plaqueados, mapeados, medidos e identificados ao nível de espécie (www.lerf.esalq.usp.br).

A partir do diâmetro mínimo de inclusão adotado pelo PP-Biota foram selecionados todos os indivíduos de *Calophyllum brasiliense* presentes na área. Estes foram divididos em duas classes de diâmetro: 4,8 cm $\leq$ DAP $\leq$ 14,0 cm, representando os jovens e DAP $>$ 14,0 cm, equivalente aos adultos. Adaptamos tal classificação segundo as estruturas de classes de tamanho por estágio ontogenético propostas por Marques & Joly (2000) e Kawaguici & Kageyama (2001) para *C. brasiliense*: (1) plântulas – DAP $\leq$ 1,0 cm; (2) juvenis – 1,0 cm $<$ DAP $\leq$ 5,0; (3) jovens – 5,0 $<$ DAP $\leq$ 14,0 cm; (4) adultos – DAP $>$ 14,0 cm.

O Projeto PP-Biota também produziu um mapa de solos ultradetalhado (Fig. 1) (Gomes 2005), o qual foi usado para definir os diferentes tipos de solos para o teste de associação de *C. brasiliense* com hábitat.

Figura 1. Mapa ultradetalhado de solos da parcela permanente na restinga alta da Ilha do Cardoso. A classificação dos tipos de solo apresentados na legenda obedeceu aos critérios estabelecidos pelo Sistema Brasileiro de Classificação de Solos e pela Soil Taxonomy (em itálico) (retirado de Gomes 2005).

O mapa ultradetalhado (Fig. 1) mostra quatro unidades de solos diferentes, as quais foram detalhadas em Gomes (2005) e descritas abaixo:

(1) Neossolo Quartzarênico Hidromórfico Espódico (Neossolo) → cobre uma área de 2,9 ha, próximo a atual linha de costa, na porção norte da parcela. Apresenta a menor altitude na área, estando posicionado a cerca de 1 m do nível do mar. A linha de divisão entre o Neossolo e o restante dos solos corresponde a uma antiga crista praial, com uma pequena elevação de cerca de 1 m, que diminui na direção leste-oeste. Além de ser o tipo de solo periodicamente alagável (e com conseqüente maior umidade), caracteriza-se por apresentar material de origem de idade

mais recente em comparação com o restante da parcela. Também apresentam maior teor de argila e maior pH.

(2) Espodossolo Ferrocárbico Hidromórfico arênico + Espodossolo Ferrocárbico Hidromórfico típico (Espodossolo Arênico) → é o tipo de solo que possui a maior extensão dentro da parcela permanente (6,37 ha) e também ocorre em maiores altitudes (4 m do nível do mar). Apresenta alta porcentagem de areia, baixa umidade, altos teores de *Fe* e *Al* e os mais baixos pHs.

(3) Espodossolo Ferrocárbico Hidromórfico hístico + Organossolo Tiomórfico Sáprico Típico (Espodossolo Hístico) → corresponde a 0,82 ha e está localizado nas cotas de altitude menos elevadas dentro dos espodossolos. Sua posição mais abaciada tem possível relação com os elevados teores de carbono que apresenta em sua superfície, com horizontes de constituição predominantemente orgânica.

(4) Espodossolo Ferrocárbico Hidromórfico hístico (Espodossolo Hídrico) → apresenta a menor área (0,15 ha) entre os tipos de solos, localizando-se apenas no canto sudoeste da parcela permanente.

Para quantificar os efeitos do tipo de solo na distribuição da espécie de estudo, a superfície de cada uma das 256 subparcelas de 20 x 20 m foram assumidas como sendo um plano expresso por suas coordenadas X,Y, e Z, onde X e Y são as coordenadas em relação a parcela permanente de 10,24 ha e Y é o tipo de solo ao qual pertencem (Fig. 2). Para a parcela pertencer a um determinado tipo de solo, 80% de sua área total tinha que ser ocupada por ele. Parcelas de transição entre dois tipos de solo foram definidas quando cada tipo de solo presente ocupou mais de 20% da área total da parcela. Utilizamos a classificação até o quarto nível de diferenciação apresentada na figura 1, obtendo o mapa da figura 2.

Figura 2. Mapa de solos gerado para analisar a associação de *C. brasiliense* em relação ao hábitat de solo, na parcela permanente sobre restinga do projeto PP-Biota. A superfície de cada subparcela (de 20 x 20 m) foi assumida como sendo pertencente a um determinado tipo de solo: (1) Neossolo – representado pela cor vermelha; (2) Espodossolo Arênico – amarela; (3) Espodossolo Hístico – branca; (4) Áreas de transição – alaranjada.

ANÁLISE DOS DADOS

ANÁLISES ESPACIAIS

Para as análises espaciais foram utilizadas duas análises de segunda ordem complementares: *K-Ripley* (K) e *O-ring* (g) (Ripley 1981, Wiegand *et al.* 1999). Estatísticas de segunda ordem são baseadas na distribuição de distâncias de pares de pontos e descrevem

correlações espaciais de pequena escala em relação ao padrão estrutural dos pontos. Para padrões de pontos homogêneos e isotrópicos, as características de segunda-ordem dependem apenas da distância entre os pontos, mas não da direção ou localização dos mesmos (Ripley 1981).

Algumas estatísticas de segunda ordem, como as usadas nesse estudo, usam a informação de todas as distâncias entre todos os pontos e geram mais informações sobre a escala espacial do padrão do que estatísticas que usam apenas as distâncias entre vizinhos mais próximos (Diggle 1983). Estes tipos de análises descrevem as características do padrão observado para uma variedade de escalas de distâncias, podendo detectar padrões mistos, como por exemplo, dispersão para distâncias menores e agregação para maiores (Wiegand & Moloney 2004). Esta é uma propriedade muito importante, pois a ocorrência dos processos ecológicos aos quais as plantas estão sujeitas em geral é dependente da escala e suas características podem mudar ao longo dessas escalas (Levin 1992).

Além da vantagem de permitir a detecção do padrão espacial em diferentes escalas simultaneamente, essas duas estatísticas ainda permitem (1) que o padrão espacial observado seja comparado com diferentes modelos nulos conhecidos (*p. ex.* Poisson), (2) investigar o padrão espacial relacionado com características complementares dos pontos (*i.e.*, altura, diâmetro, entre outros), e (3) verificar o nível de dependência entre as distribuições espaciais de dois grupos quaisquer de plantas, como espécies diferentes ou estágios ontogenéticos (Capretz 2004).

A função K-Ripley (K) calcula a expectativa de vizinhos esperados *até* certa distância (d) dividida pela intensidade (λ) do padrão, para cada um dos pontos no mapa:

$$\lambda_1 K_{11}(r) = E[\#(\text{pontos vizinhos de padrão 1 } \leq r \text{ de um ponto arbitrário de padrão 1})],$$

onde: λ_1 = intensidade do padrão 1, $E[]$ = operador de expectativa, # significa o “número de”. Sob Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), $K_{11}(r) = \pi r^2$.

Sua função complementar O-ring (g), que é gerada pela substituição do círculo de $K(r)$ por um anel de espessura constante e raio “ r ”, dá o número de pontos esperados *para* uma distância (r), também para cada um de todos os pontos analisados:

$$O_{11}(r) = \lambda_1 g_{11}(r) = E[\#(\text{pontos vizinhos de padrão 1 para uma distância } r \text{ de um ponto arbitrário de padrão 1})],$$

onde: λ_1 = intensidade do padrão 1, $E[\]$ = operador de expectativa, # significa o “número de”. Sob Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), $O_{11}(r) = \lambda_1$.

A função $g_1(r)$ é relacionada à função K-Ripley ($K(r)$) da seguinte forma:

$$g_1(r) = (d K_1(r) / dr) / (2\pi r)$$

Tanto para $K(r)$ como para $g(r)$, variando o raio “ r ” é possível detectar o número de vizinhos, e conseqüentemente o padrão espacial em diferentes escalas de distâncias (Wiegand & Moloney 2004).

Existem dois casos aplicáveis às análises $K(r)$ e $g(r)$, as análises univariadas e bivariadas, que respondem a questões biológicas diferentes. O objetivo das análises *univariadas* é caracterizar o padrão espacial dos pontos analisados, ou seja, determinar o quanto o padrão é aleatório, regular ou agregado, para diferentes escalas espaciais. Já suas extensões, as funções $K(r)$ e $g(r)$ *bivariadas*, permitem investigar a possível relação de dependência entre as distribuições espaciais de dois grupos de pontos com diferentes características complementares. A análise bivariada é baseada, então, na contagem de vizinhos do tipo 2 em um círculo (ou para um anel) de raio d ao redor de qualquer indivíduo do tipo 1. Esses dois tipos diferentes de pontos (1 e 2) podem ou não ter sido gerados pelos mesmos processos ecológicos, sendo isto o que vai determinar a escolha adequada do modelo nulo a ser utilizado (Wiegand & Moloney 2004).

Nos dois casos, univariado e bivariado, a significância é avaliada pela comparação entre os dados observados com envelopes gerados por múltiplas simulações obtidas pelo método de Monte Carlo de um determinado modelo nulo. Cada simulação gera uma função $L(r)$ ou $g(r)$, e aproximadamente $n/(n+1) * 100\%$ envelopes de confiança são calculados dos maiores e menores valores das funções geradas pelas n simulações do modelo nulo.

O modelo nulo mais usado para o caso univariado é o de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE) e para o bivariado é o de Completa Independência Espacial (CIE), mas outros modelos nulos podem ser utilizados dependendo da questão biológica estudada. Portanto, quando estamos tratando da análise univariada o enfoque de investigação é o de contrapor se um grupo de pontos apresenta distribuição agregada x regular em relação à CAE, enquanto no caso bivariado muda-se o enfoque para atração x repulsão em relação à CIE entre a distribuição de dois tipos de grupos de pontos diferentes (Forget *et al.* 1999).

Para facilitar a visualização dos desvios em relação ao modelo nulo escolhido, ou seja, os valores que não estão contidos nos envelopes de confiança, a análise das duas funções é feita graficamente. No caso da função $K(r)$, a abscissa representa os diferentes raios “ r ” em que o padrão foi avaliado, e a ordenada representa a função $L(s)$, que é uma função transformada da $K(r)$ (Besag 1977), que tem como vantagem remover a dependência de escala de $K(r)$ para padrões independentes e estabilizar a variância (Ripley 1981):

$$L_{12}(r) = \left(\sqrt{\frac{K_{12}(r)}{\pi}} - r \right)$$

Valores de $L_{12}(r) > 0$ indicam atração entre os dois padrões de pontos, ou seja, que existem em média mais pontos de padrão 2 até uma distância r de pontos de padrão 1 do que seria esperado sob Completa Independência especial. Similarmente, valores de $L_{12}(r) < 0$ indicam repulsão entre dois padrões diferentes de pontos até uma certa distância r . Para a função $g(r)$, a interpretação é a mesma, sendo que na abscissa estão os diferentes raios r dos anéis adotados, e na ordenada os valores da própria função. Para o caso univariado os pontos são

colocados como pertencentes ao mesmo padrão ($1 = 2$) e passamos a ter agregação para valores de $L(r)$ ou $g(r)$ maiores do que o esperado sob CAE, ou padrão espacial regular, caso contrário.

Quando a hipótese nula é rejeitada, quanto mais discrepante de zero for o valor da função $L(r)$ observada, maior é o grau de agregação (se o valor for positivo) ou uniformidade (se o valor for negativo) (Wiegand & Moloney 2004). Já a distância correspondente ao $d_{\max}$ do teste estatístico de $g(r)$, que é definida pela máxima discrepância entre as funções $g(r)$ observadas e as funções teóricas sob a hipótese nula, pode ser usada como uma sugestão da escala do processo (Diggle 1983, Mouer 1993, Barot *et al.* 1999). Apesar de a interpretação de $d_{\max}$ não ser diretamente intuitiva (Diggle 1983), a partir de sua definição pode ser deduzido que para padrões agrupados, $d_{\max}$ é uma indicação do quanto um agrupamento é compacto, já que mede a distância média entre pontos dentro de um agregado (Barot *et al.* 1999).

Wiegand & Moloney (2004) pontuam que algumas dificuldades práticas ou armadilhas podem ser encontradas nas análises univariadas, principalmente relacionadas a (1) efeitos de borda, em que alguns círculos ou anéis localizam-se parcialmente fora da área de estudo e apresentam menos pontos do que de fato existem, causando um viés nos valores (ver Ripley 1981, Diggle 1983, Haase 1995 para maiores detalhes) e (2) se o padrão analisado não é homogêneo, ou seja, se a intensidade λ do padrão não é aproximadamente constante na área de estudo - Princípio da estacionariedade do processo (Legendre & Fortin 1989).

Para o primeiro caso, o programa que utilizamos já inclui um método para correção de efeitos de borda na própria implementação numérica para o cálculo das duas funções (ver detalhes no manual do *Programita*). Além disso, adotamos raios máximos que evitaram que houvesse um viés na correção adotada, sendo o padrão para áreas retangulares usar raios que sejam no máximo de mesmo valor que a metade do menor lado da área de estudo (Diggle 1983). Para a questão da homogeneidade do padrão, a sugestão é que se divida a região em sub-regiões homogêneas, caso já se conheça a heterogeneidade ambiental a qual os indivíduos analisados

estão expostos (Wiegand & Moloney 2004). No nosso caso consideramos que os padrões analisados são homogêneos na área de estudo.

Em relação às análises bivariadas, a dificuldade fica por conta da escolha do modelo nulo mais apropriado em relação às hipóteses biológicas a serem testadas, já que existem vários modelos nulos possíveis, de acordo com os padrões que originaram os diferentes grupos de pontos analisados. Wiegand & Moloney (2004) revisam detalhadamente as duas funções, métodos de correções para efeitos de borda, homogeneidade da área de estudo e os diferentes modelos nulos possíveis.

Métodos baseados na função K de Ripley já são largamente usados em ecologia vegetal enquanto sua função complementar O-ring ainda não é usual (Wiegand & Moloney 2004), apesar da explícita vantagem em utilizar anéis ao invés de círculos. O uso de anéis tem a vantagem de que classes de distâncias específicas podem ser isoladas, enquanto os círculos são cumulativos, ou seja, efeitos para distâncias maiores acumulam efeitos das distâncias menores.

Na prática, o cálculo da estatística O-ring envolve uma decisão técnica sobre a largura do anel: o uso de anéis muito estreitos pode produzir distâncias sem pontos suficientes para diferentes classes, enquanto anéis muito largos perdem a vantagem de isolar classes de distâncias específicas. Wiegand & Moloney (2004) enfatizam que essa vantagem da função $g(r)$ em poder isolar diferentes distâncias faz com que as duas funções respondam a questões biológicas sutilmente diferentes.

A função cumulativa $K(r)$ pode detectar agregação ou dispersão *até* uma dada distância “ r ”, sendo apropriada para investigar processos ecológicos que atuem apenas até uma certa escala (*i.e.*, o efeito negativo da competição). Por outro lado, a estatística O-ring permite detectar *escalas críticas* de agregação ou distribuição regular, em relação a distâncias específicas. Por isso, argumentam que o corrente uso da estatística K-Ripley para a detecção de padrões espaciais deva ser complementado pela estatística O-ring. Além disso, segundo os mesmos autores, a

função $g(r)$ tem uma vantagem adicional: ela é uma função de probabilidade de densidade, com uma interpretação de intensidade de vizinhos, que acaba sendo mais intuitivo que uma medida cumulativa.

(i) DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL – análise univariada

A análise univariada foi usada para caracterizar os padrões espaciais da população de *C. brasiliense* e das duas diferentes classes de tamanho (adultos e jovens), separadamente. Para isso, foi adotado o modelo nulo de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), que simplesmente redistribui todos os indivíduos aleatoriamente na área de estudo, de acordo com o número de vezes determinado pelo número de simulações escolhido. O modelo nulo foi testado comparando-se o padrão observado com o envelope de confiança de 95% gerado a partir de 500 simulações randômicas pelo método de Monte Carlo.

Como a área de estudo é um quadrado de 320 x 320 m, o raio máximo adotado para as duas funções foi de 100 m, possibilitando que as análises fossem feitas sem enviesar a correção para efeitos de borda utilizada no cálculo da estatística de interesse. Já o tamanho de grade (“grid cell”) adotado foi no valor de 1, o que significa que a área de estudo foi dividida em quadrados de 10 x 10 m. No caso da função $g(r)$, foi adotado uma largura do anel no valor de 1.

(ii) DEPENDÊNCIA ENTRE O PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS JOVENS EM RELAÇÃO AOS ADULTOS – análise bivariada

A análise bivariada foi usada para verificar se o padrão de distribuição espacial dos jovens ($DAP < 14$ cm) de *C. brasiliense* apresenta dependência em relação à distribuição espacial de seus adultos ($DAP = 14$ cm). Os pontos correspondentes aos jovens e aos adultos foram considerados como pertencentes a grupos diferentes.

Nesse caso, a Completa Independência Espacial (CIE) foi analisada através da técnica de

“*torus translation*” (Ripley 1981, Barot *et al.* 1999), que é usada em casos onde o padrão espacial de um grupo de pontos é dependente do padrão espacial do outro grupo de pontos, o qual, por sua vez, foi criado por algum processo aleatório. Nesse caso, devido ao processo de dispersão de sementes, consideramos que a distribuição dos jovens é teoricamente dependente da distribuição dos adultos.

Através desta técnica, o mapa de estudo é convertido em um toróide que translada aleatoriamente 500 vezes o padrão espacial dos jovens na direção dos eixos em relação aos adultos, os quais têm suas localizações mantidas fixas. A cada translação é calculada a ocorrência de indivíduos adultos em relação ao número de jovens, comparando o observado com a distribuição dos dados simulados, e produzindo envelopes de confiança de 95%.

O raio máximo adotado, o tamanho de grade, a largura do anel e o número de simulações continuaram os mesmos do caso univariado. Todas as análises espaciais foram feitas no software *Programita* (Wiegand & Moloney 2004) e os gráficos e mapas de distribuição espacial foram gerados no *R 2.6.0*. (R Development Core Team 2007).

ASSOCIAÇÃO COM HÁBITAT

A associação com hábitat foi testada usando o método de translação toroidal (“*torus translation*”) (Harms 1997, Harms *et al.* 2001), o qual foi calculado da mesma forma, mas separadamente para três grupos de dados: (1) todas as classes de diâmetros em conjunto, (2) para os adultos e (3) para os jovens da espécie.

Este método, baseado em simulações Monte Carlo, incorpora a estrutura espacial tanto dos habitats quanto do padrão de distribuição dos indivíduos alvo da espécie para gerar distribuições nulas. O mapa de hábitat é desacoplado da distribuição espacial da espécie, e translado através de um toróide bidimensional, nas quatro direções cardinais, enquanto as

coordenadas dos indivíduos permanecem fixas. Apesar dos habitats poderem ser divididos quando transladados, a estrutura espacial física dentro e entre os habitats é mantida, ou seja, os habitats mantêm seus formatos, contigüidades e relações espaciais (Harms 1997, Harms *et al.* 2001).

A cada translação é determinada, então, a proporção de troncos de indivíduos alvo em relação a todos os troncos (densidade relativa) ocorrendo naquele habitat. Ao final temos uma distribuição dos dados simulados que é comparada com a densidade observada dos indivíduos alvo no mapa de habitat original (Harms *et al.* 2001).

A distribuição nula da frequência de indivíduos da espécie alvo é gerada a partir de todas as translações possíveis no mapa de habitats. Como na área de estudo existem 16 subparcelas de 20x20 m ao longo do eixo-X e 16 subparcelas ao longo do eixo-Y, há 256 translações possíveis do mapa de habitat antes de retornarmos ao mapa original. Além das 256 translações possíveis, fizemos adicionalmente uma transposição da matriz de solo, que mantém sua estrutura, mas de forma invertida, repetindo o mesmo procedimento e, com isso, gerando o dobro de translações possíveis para a área de estudo. Ou seja, foram feitas 512 simulações para gerar distribuição das estimativas de densidade relativa da espécie para cada tipo de solo, no cenário da hipótese nula.

A significância estatística deste teste é indicada por valores de α crítico de 0,05. Isso significa que se o valor de densidade observado da espécie alvo em um determinado habitat for maior do que o valor encontrado no modelo *torus* em 95% das translações para aquela combinação da espécie com habitat, então a espécie é considerada positivamente associada com aquele habitat. Quando o valor observado de densidade dos troncos for menor que no modelo *torus* em 95% dos casos, então a espécie é negativamente associada com o habitat.

Os testes de associação com habitat e o mapa de solo foram feitos no R 2.6.0. (R Development Core Team 2007), utilizando a função *torus* desenvolvida por K. Harms e adaptada por A. A. Oliveira.

RESULTADOS

Descrição da estrutura de tamanho de *C. brasiliense*

Foram analisados 411 indivíduos de *C. brasiliense* na área de estudo, sendo que os diâmetros a altura do peito (DAP) variaram de 5,0 cm a 82,7 cm e a frequência de adultos foi quatro vezes maior do que a de jovens (330 e 81 indivíduos, respectivamente), não exibindo uma distribuição entre classes ontogenéticas do tipo J-invertido, típica de espécies arbóreas tropicais. Apesar de não termos incluído plântulas ($DAP \leq 1,0$ cm) e juvenis ($1,0 \text{ cm} < DAP < 4,8$) era esperado que o número de jovens refletisse as classes de tamanhos anteriores, estando pelo menos em maior número que os adultos, já que outros estudos (Marques & Joly 2000, Fischer & Santos 2001) com a espécie verificaram alta densidade das classes iniciais e maiores taxas de transição de juvenis para jovens em relação às transições entre as demais classes de tamanho.

Distribuição espacial de *C. brasiliense*

A distribuição espacial dos jovens (Fig. 3a) e dos adultos (Fig. 3b) de *C. brasiliense*, bem como de todas as classes de diâmetro (Fig. 3c), foi agrupada, mas em diferentes escalas. Quando todos os diâmetros foram considerados, *C. brasiliense* apresentou uma distribuição espacial variável entre aleatória e agrupada, dependendo da escala. De acordo com os valores de $L(r)$, a CAE não foi rejeitada para todas as distâncias analisadas (Fig. 4), sendo que os indivíduos da espécie mostraram-se agrupados para escalas espaciais entre 6 m e 25 m ($p < 0,05$). Para escalas menores de 6 m e maiores que 25 m (até 100 m) não há como descartar o padrão aleatório. Já a função correlata $g(r)$ indicou padrão aleatório para quase todas as distâncias, detectando apenas uma escala crítica de agregação aos 6 m ($p < 0,05$; Fig. 4).

Figura 3. Mapas de distribuição para *C. brasiliense* na parcela permanente PP-Biota em restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, representando a distribuição espacial (a) de todas as classes de diâmetros $\geq 4,8$ cm, (b) dos adultos ($DAP > 14$ cm) e (c) dos jovens ($4,8 \leq DAP \leq 14,0$ cm). Cores diferentes representam os quatro tipos de solos, como classificados na Fig. 2. No mapa (a) os círculos representam os indivíduos de *C. brasiliense* e seus tamanhos são proporcionais aos DAPs observados. Nos mapas (b) e (c) os indivíduos adultos e jovens, respectivamente, estão representados pelos pontos pretos.

Figura 4. Análise espacial para todos os diâmetros de *C. brasiliense* na restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, representando a função $L(r)$ Ripley (acima) e a $g(r)$ O-ring (abaixo). Nas duas funções, os pontos pretos representam a distribuição observada e as linhas inteiras representam os envelopes de confiança de 95% obtidos em 500 simulações Monte Carlo. As linhas pontilhadas representam as distribuições teóricas esperadas sob Completa Aleatoriedade Espacial (CAE).

Quando foram considerados apenas os adultos da espécie (Fig. 5), o padrão de agregação, apesar de ligeiramente maior, mostrou-se muito semelhante ao encontrado para todos os indivíduos: ocorreu de 6 m a 24 m para a função $L(r)$ e novamente foi detectada uma escala crítica aos 6 m segundo a função $g(r)$, com distribuições aleatórias para as outras escalas de distâncias.

Figura 5. Análise espacial para adultos de *C. brasiliense* na restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, representando a função $L(r)$ Ripley (acima) e a função $g(r)$ O-ring (abaixo). Os pontos pretos representam as distribuições observadas, linhas pontilhadas as distribuições esperadas sob CAE e as linhas inteiras os envelopes de confiança (95%).

A distribuição dos jovens também variou entre o padrão aleatório e agregado, mas ocorreu em escalas diferentes das observadas para os adultos (Fig. 6). Segundo a função $L(r)$, os indivíduos além de terem se mostrado agregados para um maior número de distâncias (entre 16 e 83 m), apresentaram um maior grau de agregação ($L(d)_{\max}=10,8$) em relação aos adultos ($L(d)_{\max}=1,9$). Para a função $g(r)$, foram detectadas duas escalas de agregação: uma de 16-17 m, caracterizando pequenos agregados, e outra correspondente a agregados maiores de 59 m. Seus valores $d_{\max}$ indicam que os agrupamentos de jovens ($g(d)_{\max}=2,4$) são ligeiramente menos compactos do que dos adultos ($g(d)_{\max}=2,0$).

Figura 6. Análise espacial para os jovens de *C. brasiliense* na restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, representando as escalas de agregação encontradas segundo a função $L(r)$ Ripley (acima) e a $g(r)$ O-ring (abaixo). Os pontos pretos representam as distribuições observadas, linhas pontilhadas as distribuições teóricas sob CAE e linhas inteiras os envelopes de confiança de 95% obtidos em 500 simulações Monte Carlo.

Dependência entre o padrão de distribuição espacial dos jovens de *C. brasiliense* em relação aos seus adultos coespecíficos

A partir da análise de dependência entre a distribuição dos jovens e dos adultos de *C. brasiliense* não foi identificada nenhuma relação entre seus padrões espaciais (Fig. 7), independentemente da escala, tanto para a função $K(r)$ como para a $g(r)$, ou seja, a distribuição dos indivíduos jovens da espécie não parece ser dependente do padrão espacial dos adultos coespecíficos.

Figura 7. Análise de dependência entre a distribuição espacial dos jovens de *C. brasiliense* e dos adultos coespecíficos na restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, para a função $L(r)$ Ripley (acima) e para a $g(r)$ O-ring. Os pontos pretos representam as distribuições observadas, as linhas pontilhadas as distribuições teóricas sob Completa Independência Espacial (CIE) e as linhas inteiras os envelopes de confiança de 95% obtidos em 500 simulações Monte Carlo.

Associação com hábitat para *C. brasiliense*

Apesar de ser encontrada nos quatro tipos de solos, a espécie como um todo não está aleatoriamente distribuída em relação ao hábitat, ocorrendo preferencialmente no Neossolo (Tab. 1). Entretanto, quando as classes ontogenéticas são testadas separadamente, essa associação positiva com o solo alagável não ocorre para os jovens, que estão distribuídos pela área de estudo independentemente do tipo de solo, mesmo que seu mapa espacial sugira que estes ocorram relativamente menos no Neossolo. Os adultos, por sua vez, além de mostrarem-se positivamente

associados com o solo alagável, também estão negativamente associados com o Espodossolo arênico, solo que apresenta maior quantidade de areia e menor capacidade de reter umidade (Tab. 1).

Tabela 1. Densidade relativa por tipo de solo e associação com hábitat para *C. brasiliense* na parcela permanente da restinga alta da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Área (área ocupada pelo tipo de solo), *Dens total* (densidade absoluta para todas as espécies), *Dens Calo* (densidade absoluta de *C. brasiliense*), *Dens rel Calo* (densidade relativa de *C. brasiliense*); (0) associação neutra e (+) associação positiva com o tipo de solo.

Tipo de solo	Área (ha)	Dens total	Classe de tamanho	Dens Calo	Dens rel Calo	Associação (p)
Espodossolo arênico	6,37	10409	Jovens	65	0.0062	0,12; (0)
			Adultos	161	0.0154	0,04; (-)
			Todas	226	0.0217	0,81; (0)
Espodossolo hístico	0,82	1128	Jovens	4	0.0035	0,35; (0)
			Adultos	21	0.0186	0,57; (0)
			Todas	25	0.0221	0,54; (0)
Áreas de Transição	0,15	2345	Jovens	9	0.0038	0,66; (0)
			Adultos	34	0.0145	0,86; (0)
			Todas	43	0.0183	0,91; (0)
Neossolo	2,9	4608	Jovens	15	0.0032	0,17; (0)
			Adultos	120	0.0260	0,01; (+)
			Todas	135	0.0293	0,03; (+)

Cerca de 135 dos indivíduos de *C. brasiliense* ocorrem no Neossolo, que ocupa uma área de 2,9 ha e se localiza na parte alagável da parcela permanente. Apesar de não ser o tipo de solo onde a espécie apresenta a maior proporção de seus indivíduos (31,4%), é onde apresenta maior densidade relativa, correspondendo a cerca de 3% de todas as árvores no hábitat (4.608 no total), ou seja, a densidade relativa de *C. brasiliense* é cerca de 30% maior no Neossolo em comparação

com a sua média em todos os habitats (2,3%). Seus adultos também apresentam maior densidade relativa (2,6%) nesse tipo de solo comparativamente com a média da classe em todos os tipos de solos (1,8%).

A maior parte dos indivíduos de *C. brasiliense* (52,6%) está presente no Espodossolo arênico, mesmo que a espécie como um todo não esteja significativamente associada a ele e que sua alta frequência seja apenas um reflexo da maior área (6,37 ha) e maior densidade de indivíduos deste solo. Entretanto, os adultos de *C. brasiliense* apresentam uma distribuição negativamente associada ($p = 0,04$) em relação a este tipo de solo, sendo sua densidade relativa menor do que as encontradas nas simulações em 495 das 512 vezes.

Para o Espodossolo hístico e para as áreas de transição, *C. brasiliense* também ocorreu, mas sua distribuição não foi diferente daquela gerada pela distribuição aleatória, independente da classe de tamanho considerada.

Resumindo os resultados apresentados: (1) *C. brasiliense* apresenta estrutura de tamanho com um número de adultos quatro vezes maior do que o de jovens, (2) a distribuição da espécie como um todo e das duas classes de tamanho é agregada, variando apenas as escalas em que os agrupamentos ocorrem, (3) a distribuição espacial dos jovens é independente da distribuição dos adultos, (4) a espécie como um todo é positivamente associada ao solo alagável, sendo que essa associação positiva não ocorre para os jovens. Os adultos, além de também serem positivamente associados com o Neossolo, são negativamente associados com o Espodossolo arênico.

DISCUSSÃO

Estrutura das classes de tamanho de *C. brasiliense*

Ao contrário de outros estudos com espécies arbóreas tropicais (Clark & Clark 1987, De Steven 1994), encontramos para *Calophyllum brasiliense* em nossa área de estudo um número de adultos quatro vezes maior do que de jovens, sugerindo a atuação de algum filtro ecológico ao longo do último ciclo de regeneração da espécie. Fischer & Santos (2001), caracterizando a estrutura de tamanho para a mesma espécie, atribuíram o relativamente menor número de jovens a um baixo recrutamento de indivíduos nas primeiras classes ontogenéticas no período anterior ao estudado.

Por outro lado, uma alta mortalidade de recrutas pode resultar no desaparecimento desta coorte ao longo do tempo, gerando uma falsa impressão de um período com limitação no recrutamento, como mostrado por Johnson *et al.* (1994).

Ainda, uma permanência duradoura dos indivíduos no estágio de plântulas, com rápida passagem pelos estágios intermediários e alcance rápido da maturidade em presença de condições adequadas para o desenvolvimento, poderia levar à mesma estrutura de classes de tamanho (Veblen 1982, Souza *et al.* 2008). De fato, em nossa área de estudo quase não observamos indivíduos juvenis e jovens de *C. brasiliense* (observações pessoais), mas grande quantidade de plântulas e adultos (Faria 2008). Fischer & Santos (2001) também verificaram para a espécie em solos alagados taxas de transição mais rápidas de juvenis para jovens do que de plântulas para juvenis.

Um período de frutificação supra-anual ou em eventos irregulares (Newstrom & Frankie 1994), característico de *C. brasiliense* (Inoue *et al.* 1984, Lorenzi 1992) também pode ter sido responsável pela estrutura de tamanho observada, especialmente se acompanhado de rápidas transições entre estágios ontogenéticos. Fischer & Santos (2001) encontraram para a espécie

intervalos de 41 meses entre episódios reprodutivos consecutivos. Faria (2008) também encontrou um padrão supra-anual de chuva de sementes para a espécie na mesma área e período do presente estudo.

Com a inclusão dos estágios de plântulas e juvenis em estudos futuros poderemos entender qual dos quatro processos estão atuando, isoladamente ou em conjunto, na definição da estrutura de tamanho observada.

Distribuição espacial e associação com hábitat para *C. brasiliense*

Distribuições espaciais mais agrupadas do que regularmente espaçadas entre espécies de árvores nos trópicos são comuns e já representam um fato bem estabelecido em ecologia vegetal (Ashton 1969, He *et al.* 1997, Condit *et al.* 2000, Wiegand *et al.* 2007, Nishimura *et al.* 2008, entre outros). Em concordância com a maioria desses estudos, nós detectamos que *C. brasiliense* apresenta distribuição agrupada em pelo menos alguma escala espacial e nas duas classes de tamanho avaliadas, jovens e adultos. Marques & Joly (2000) também encontraram para a mesma espécie um padrão agregado para todas as classes de tamanho.

Alguns fatores são apontados como responsáveis por distribuições restritas ou agregadas em pequenas escalas espaciais (Debski *et al.* 2000, 2002), especialmente (1) dispersão limitada (Philips & MacMahon 1981, Howe 1989) e (2) associações com variáveis edáficas, tais como umidade do solo (Baillie *et al.* 1987, Gartlan *et al.* 1996) e topografia (Newbery *et al.* 1996), ou ainda (3) disponibilidade de luz (Lieberman *et al.* 1995).

Por outro lado, mudanças nos padrões espaciais ao longo do tempo, que levam distribuições agregadas a tornarem-se menos agregadas ou aleatórias, e até mesmo regularmente espaçadas, são geralmente associadas com a ocorrência de fatores dependentes da densidade por (4) competição intra-específica entre plântulas ou entre plântulas e adultos (He & Duncan 2000) e/ou pela (5) ação de predadores especialistas de sementes e plântulas (Clark & Clark 1984).

A seguir analisamos as informações disponíveis para cada um dos fatores enumerados:

(1) Dispersão não-limitada para *C. brasiliense*

Apesar de apresentarem maior densidade relativa no solo alagável, os indivíduos de *C. brasiliense* na área de estudo encontram-se amplamente distribuídos por toda a parcela permanente, indicando que a produção de sementes aparentemente não encontra limitações em sua distribuição espacial, mesmo que apresente frutificação supra-anual. A escala de agregação dos jovens aos 16 m pode sugerir, por sua vez, que os adultos apresentem certa segregação espacial na produção de sementes, evitando que vizinhos muito próximos reproduzam-se simultaneamente, como já conhecido para outras espécies (Howe & Smallwood 1982, Newstrom & Frankie 1994).

Em relação ao padrão da chuva de sementes, sabemos a partir de outros estudos (Marques & Joly 2000, Fischer & Santos 2001) e observações na área que a espécie apresenta três tipos de dispersores: primariamente por gravidade (barocoria) e morcegos (quiropterocoria) (Mello *et al.* 2005), e secundariamente pela água (hidrocoria) (Kawaguici & Kageyama 2001, Holl 1998, King 2003). Mesmo que em intensidades diferentes, esses três tipos de dispersão provavelmente ocorrem em todos os tipos de solo na área de estudo, já que os adultos reprodutivos também ocorrem em toda a extensão da parcela.

O padrão agrupado de adultos coespecíficos em pequenas escalas espaciais aqui detectado pode ser reflexo da distribuição inicial de plântulas nas proximidades das árvores parentais, resultante da baixa distância de dispersão decorrente da ação da gravidade (Howe & Smallwood 1982), com distâncias máximas médias de 6 m.

Já para a dispersão por morcegos é esperado que haja uma distribuição das sementes para longe das árvores parentais (Heithaus *et al.* 1975, 1978, Bizerril & Raw 1998), em sítios de deposição com distâncias médias que podem ser equivalentes aos 59 m encontrados como uma das escalas críticas de agregação para os jovens. Marques & Joly (2000) atribuíram ao fato das

sementes de *C. brasiliense* serem dispersas por morcegos uma das causas da grande capacidade da espécie em ocupar novos ambientes localizados distantes das árvores-mães, e conseqüentemente, apresentar ampla distribuição. Além disso, a quiropterocoria, já tendo sido registrada para a espécie na mesma área de estudo (Mello *et al.* 2005), provavelmente permite que os propágulos alcancem uma grande variedade de micro-locais de depósito, com diferentes qualidades de condições abióticas (Roberts & Heithaus 1986).

A dispersão secundária pela água, que leva os propágulos corredeira abaixo, de acordo com a micro-topografia, pode estar relacionada, por sua vez, com o grande número de agrupamentos encontrados no Neossolo, alagável e topograficamente mais baixo. Por se caracterizar pela formação de banco de plântulas, o padrão espacial gerado pela hidrocoria em escalas temporais anteriores pode estar reforçando as pequenas escalas críticas de agregação refletidas aos 6 m, apesar de sua inferência ser dificultada por não termos encontrado quase nenhum jovem no período estudado no Neossolo, onde teria maior probabilidade de estar ocorrendo. Enfim, mesmo que cada forma de dispersão caracterize-se por um determinado tipo de padrão de distribuição, a espécie, por justamente apresentar três agentes dispersores diferentes, dificilmente apresentará dispersão limitada às proximidades dos parentais.

(2) Associação com o hábitat edáfico

A associação da distribuição espacial com características edáficas e topográficas particulares é comum para diversas espécies arbóreas nos trópicos (Forget *et al.* 1999, Condit *et al.* 2000, Harms *et al.* 2001, Debski *et al.* 2002) as quais exibem padrões fortemente agregados. Apesar de ocorrer em todos os tipos de solos na área estudada, *C. brasiliense* exibiu uma associação positiva com o Neossolo, sugerindo que a umidade do solo parece ser de fato um fator importante para determinar a ocorrência e a distribuição agrupada da espécie, como já sugerido por outros estudos (Scarano *et al.* 1997, Marques & Joly 2000, Fischer & Santos 2001,

King 2003).

Na área de estudo, *C. brasiliense* além de ter apresentado dispersão nos meses úmidos, principalmente entre dezembro e janeiro, também apresentou padrão espacial de recrutamento típico de hidrocoria, com formação de banco de plântulas em áreas topográficas mais baixas e permanência das sementes em áreas alagadas por longos períodos após a dispersão (Faria 2008 e observações pessoais). Ainda, segundo o estudo sobre a sobrevivência e o desempenho das plântulas da espécie (descrito no capítulo 1) ocorreu a formação de lenticelas nas hastes das plantas localizadas em parcelas onde ocorria alagamento temporário, sugerindo tolerância a anoxia.

Fischer & Santos (2001) atribuíram o sucesso adaptativo de *C. brasiliense* em ambientes inundados a dois fatores principais: sua dispersão hidrocórica, que ocorre principalmente na estação úmida, e sua tolerância à anoxia prolongada. Marques & Joly (2000) e Scarano *et al.* (1997) relacionaram a permanência por grandes períodos de tempo das sementes da espécie em solo inundado a um potencial mecanismo de dormência, que favorece a ocorrência de *C. brasiliense* em relação às outras espécies nesses tipos de hábitat.

Alguns autores têm mostrado, por sua vez, que as associações com hábitat são dependentes das classes de tamanho, principalmente devido a mudanças de requerimento ao longo dos estágios ontogenéticos (Clark & Clark 1992, Smit *et al.* 2006, Comita *et al.* 2007). De fato, encontramos uma forte associação positiva dos adultos com o solo alagável que não foi significativamente acompanhada pela distribuição dos jovens.

Esse padrão, além de poder indicar diferentes requerimentos ambientais entre as duas classes, pode, por outro lado, reforçar a idéia de rápida passagem dos jovens para os estágios maduros em condições ambientais favoráveis, como no Neossolo, por exemplo, tornando-se uma possível explicação para a relativamente baixa densidade de jovens nesse hábitat. Nesse sentido, a associação negativa dos adultos com o Espodossolo arênico, com menor umidade, e sua

conseqüente menor densidade relativa, pode nos levar a supor que a umidade do solo aumenta a probabilidade da espécie em alcançar os estágios maduros (ainda mais quando se considera a inversa alta ocorrência de jovens nesse solo) e torne-a melhor competidora frente às outras espécies em solos alagados.

(3) Disponibilidade de luz e dinâmica de clareiras

Algumas espécies de árvores exibem distribuição espacial de seus indivíduos fortemente relacionada com altos níveis de luz (Grubb 1977, Denslow 1987) ou com a formação de clareiras naturais (Bunyavejchewin *et al.* 2003). Entretanto, Faria (2008) sugere que a estrutura da floresta localizada sobre o Neossolo, em comparação com a sobre os outros tipos de solo na parcela permanente, não apresenta diferenças marcantes entre suas variáveis abióticas, a não ser devido ao afloramento do lençol freático durante o ano inteiro no Neossolo. Podemos supor, então, que a disponibilidade de luz ao longo da parcela é praticamente semelhante, excluindo uma possível vantagem de maiores níveis luminosos no solo onde *C. brasiliense* apresentou associação positiva.

Além disso, apesar de alguns estudos mostrarem que o estabelecimento de *C. brasiliense* foi favorecido por altos índices luminosos (King 2003, Holl 1998), esta espécie é considerada altamente tolerante à sombra (Durigan & Nogueira 1990, Vilela *et al.* 1993, Rondon Neto *et al.* 1999), com regeneração abundante sob intenso sombreamento (Kawaguici & Schiavinni 1995), sendo este fator de menor importância para sua sobrevivência (Marques & Joly 2000, Fischer & Santos 2001).

(4) Competição intra-específica

Efeitos dependentes da densidade relacionados com competição intra-específica são amplamente hipotetizados e em muitas instâncias têm sido mostrados como exercendo um

importante papel na dinâmica das populações de árvores (He & Duncan 2000). Se a competição intra-específica é forte, o padrão espacial de uma população provavelmente torna-se menos agregado ao longo do tempo e há uma repulsão entre as distribuições de coespecíficos (Pielou 1962, Antonovics & Levin 1980, Phillips & MacMahon 1981).

No presente estudo, apesar de não termos encontrado repulsão entre as distribuições espaciais dos jovens e adultos, encontramos um menor grau de agregação dos adultos em relação aos jovens de acordo com as análises espaciais univariadas, sugerindo a atuação de efeitos dependentes da densidade ao longo do desenvolvimento ontogenético. De fato, dentro de uma comunidade, o arranjo espacial mais freqüente encontrado para árvores nos trópicos é uma diminuição do grau de agregação das classes de tamanho menores para as maiores (He *et al.* 1997, Martens *et al.* 1997, Barot *et al.* 1999, Condit *et al.* 2000).

Árvores de muitas espécies, principalmente as que formam banco de plântulas, sofrem auto-regulação com altas taxas de mortalidade em densos agrupamentos coespecíficos (Ford 1975, Connell *et al.* 1984, Kenkel 1988, He & Duncan 2000). Crawley (1986) afirmou que a luz e os nutrientes do solo seriam os recursos mais responsáveis pela competição entre plântulas intra ou interespecíficas. Lewis & Tanner (2000), estudando *Aspidosperma carapanauba* na Amazônia brasileira, também verificaram intensa competição por estes dois recursos, mas sendo mais forte entre plântulas e árvores adultas.

Entretanto, o recurso limitante que regularia a intensidade de tal mecanismo de competição intra-específica para *C. brasiliense* e em que estágio ontogenético ela seria mais determinante para a sobrevivência de seus indivíduos, só seriam possíveis de ser realmente determinados a partir de futuros estudos experimentais. De qualquer forma, a forte associação positiva com o hábitat de solo alagável encontrada para a espécie aponta para um importante papel da umidade do solo enquanto recurso ambiental para o alcance da fase de adultos.

(5) Pressão de herbívoros especialistas

Uma relação discordante entre a curva gerada pela dispersão de sementes e a localização espacial dos propágulos pós-dispersão devido à mortalidade por ação de herbívoros foi primeiramente sugerida no modelo Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971, Clark & Clark 1984). Tais mecanismos dependentes da distância e da densidade relacionados podem, assim como hipotetizado para a competição intraespecífica, resultar em padrões espaciais com uma menor agregação ao longo do tempo (Harms *et al.* 2001).

Entretanto, apesar de termos verificado altos índices de herbivoria para *C. brasiliense* em nosso experimento (descrito no capítulo 1), concluímos que os efeitos Janzen-Connell não atuam como esperado e não são determinantes para a sobrevivência das plântulas, já que a espécie apresenta forte tolerância e crescimento compensatório em resposta aos danos por herbívoros. Além disso, encontramos indícios de uma ampla distribuição dos herbívoros especialistas da espécie na área estudada, não estando condicionada às proximidades dos parentais. Em estudo de população de *C. brasiliense* em florestas inundadas em Brotas por Marques & Joly (2000) foi verificado também que a maior causa de mortalidade das plântulas da espécie foi a variação do leito dos riachos, sendo que a predação foi baixa e teve papel secundário.

Isso reforça a idéia de que efeitos dependentes da densidade sugeridos pela diminuição no grau de agregação no desenvolvimento ontogenético estejam mais provavelmente relacionados com a competição intra-específica do que com a herbivoria, levando a uma distribuição diferente dos estágios posteriores do que seria esperado se estes refletissem o padrão espacial dos jovens.

Reunindo todas as informações discutidas sobre *C. brasiliense* acreditamos que o padrão de distribuição agregado encontrado para a espécie na nossa área de estudo seja decorrente da interação entre três fatores principais: (1) associação diferenciada entre tipos de hábitat com diferentes umidades de solo, (2) presença simultânea e complementar de três formas de dispersão (barocoria, quiropterocoria e hidrocoria) e (3) ocorrência de competição intra-específica

dependente da densidade ao longo dos estágios ontogenéticos. Dessa forma, atribuímos a uma possível ação conjunta de processos abióticos e bióticos a resposta para entendermos seu padrão de distribuição espacial, como também já sugerido por estudos com outras populações de plantas nos trópicos (Debski *et al.* 2002, Potts *et al.* 2004, Valencia *et al.* 2004, Nishimura *et al.* 2008).

Enfim, já que semelhantes padrões de distribuição e de associação com habitats podem ser produzidos por uma variedade de causas alternativas e pela interação de diferentes mecanismos (He *et al.* 1997, Grau 2000), abordagens experimentais são necessárias para determinar a importância relativa dos potenciais mecanismos para produzir os padrões evidenciados (Burslem *et al.* 1995, Clark *et al.* 1995, 1998, Harms *et al.* 2001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANTONOVICS, J. & LEVIN, D. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:155-196.
- ASHTON, P.S. 1977. A contribution of rain forest research to Evolutionary Theory. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64(4):694-705.
- ASHTON, M.S. 1995. Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in the simulated light environments of a rain forest. *Forest Ecol. and Manag.* 72:1-12.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 20:189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- BAKER, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:1-24.
- BAILLIE, I.C., ASHTON, P.S., COURT, M.N., ANDERSON, J.A.R., FITZPATRICK, E.A., TINSLEY, J. 1987. Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3:201-220.
- BESAG, J. 1977. Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society.* 39:193-195.
- BAROT, S., GIGNOUX, J. & MENAUT, J.C. 1999. Demography of a Savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern. *Ecology* 80(6): 1987-2005.
- BIZERRIL, M.X.A. & RAW, A. 1998. Feeding behaviour of bats and the dispersal of *Piper*

arboreum seeds in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:109-114.

BUNYAVEJCHEWIN, S., LAFRANKIE, J.V., BAKER, P.J., KANZAKI, M., ASHTON, P.S., YAMAKURA, T. 2003. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *Forest Ecology and Management* 175: 87-101.

BURSLEM, D.F.R.P., GRUBB, P.J. & TURNER, I.M. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. *Journal of Ecology* 83:113-122.

CAPRETZ, R. L. 2004. Análise dos padrões espaciais de árvores em quatro formações florestais do Estado de São Paulo, através de análises de segunda ordem, como a função K de Ripley. Piracicaba, SP, Esalq/USP. Dissertação de mestrado: 93p.

CLARK, D. A. & D. B. CLARK 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124(6): 769-788.

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

CLARK, D.B., CLARK, D.A. & READ, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rainforest. *Journal of Ecology* 86(1):101-112.

COMITA, L.S., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95:482-492.

CONDIT, R., HUBELL S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist* 140(2): 261-286.

CONDIT, R., HUBBELL, S.P., LAFRANKIE, J.V., SUKUMAR, R., MANOKARAN, N., FOSTER, R.B., ASHTON, P.S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84(4): 549-562.

- CONDIT, R., ASHTON, P.S., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., ITOH, A., LAFRANKIE, J.V., LEE, H.S., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R., YAMAKURA, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In: Dynamics of populations* (P.den Boer and G. Gradwell *eds.*). Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. p.298-313.
- CONNELL, J.H., TRACEY, J.G. & WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rainforest tree diversity. *Ecological Monographs* 54:141-164.
- CRAWLEY, M.J. 1986 The structure of plant communities. *In: Plant Ecology* (M.J. Crawley *ed.*). Blackwell Scientific Pubs., Oxford, UK. 496 p.
- CRAWLEY, M.J. 1990. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 330:125-140.
- DALE, M.R.T. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University press, Cambridge, UK.
- DALLING, J.W., WINTER, K., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., MURAWSKI, D.A., HAMRICK, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82(4):933-945.
- DE STEVEN, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10(3):369-383.
- DEBSKI, I., BURSLEM, D.F.R.P. & LAMB, D. 2000. Ecological processes maintaining differential tree species distributions in an Australian subtropical rain forest: implications for models of species coexistence. *Journal of Tropical Ecology* 16(3):387-415.

- DEBSKI, I., BURSLEM, D.F.R.P., PALMIOTTO, P.A., LAFRANKIE, J.V., LEE, H.S., MANOKARAN, N. 2002. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. *Ecology* 83(7): 2005-2018.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12(2):47-55.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- DENSLOW, J.S., ELLISON, A.M. & SANDFORD, R.E. 1998. Treefall gap size effects and above- and below-ground processes in a tropical wet Forest. *Journal of Ecology* 86:597-609.
- DIGGLE, P.J. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, New York, USA.
- DURINGAN, G. & SILVEIRA, E.R. 1999. Riparian Forest restoration in Cerrado, Assis, SP, Brazil. *Scientia Florestalis* 56:135-144.
- FARIA, M. B. B. 2008. Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil. Departamento de Ecologia. São Paulo, Brasil, Universidade de São Paulo. Dissertação de mestrado: 130.
- FISCHER, E. & F. A. M. SANTOS. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 903-909.
- FORD, E.D. 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *Journal of Ecology* 63:311-333.
- FORGET, P.M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua Americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* 26:408-419.
- FORGET, P. M., MERCIER, F. & COLLINET, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15(3): 301-313.
- FOSTER, R.B.J., ARCE, B. & WACHTER, T.S. 1986. Dispersal and the sequential plant

communities in Amazonian Peru floodplain. *In*: Frugivores and seed dispersal (A.Estrada and T.H.Fleming eds.). Dordrecht, The Netherlands. Pp. 357-370.

GARTLAN, J.S., NEWBERRY, D.M., THOMAS, D.W., WATERMAN, P.G. 1986. The influence of topography and soil-phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* 65:131-148.

GENTRY, A.H. 1988a. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85:156-159.

GENTRY, A.H. 1988b. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1):1-34.

GIVNISH, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87(2): 193-210.

GOMES, F. H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP. Piracicaba, SP, Esalq/USP. Tese de doutorado: 108 p.

GREIGH-SMITH, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67(3):755-79.

GRUBB, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 53:107-145.

GUNATILLEKE, C. V. S., GUNATILLEKE, I.A.U.N., ESURFALI, S., HARMS, K.E., ASHTON, P.M.S., BURSLEM, D., ASHTON, P.S. 2006. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Journal of Trop. Ecol.* 22: 371-384.

HAASE, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. *Journ. of Veget. Science* 6:575-582.

HARMS, K. E. 1997. Habitat-specialization and seed dispersal-limitation in a Neotropical forest. Princeton, USA, Faculty of Princeton. Tese de doutorado: 236 p.

HARMS, K. E., WRIGHT, S.J., CALDERÓN, O., HERNÁNDEZ, A., HERRE, E.A. 2000.

Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.

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. & WHITE, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:419-463.

HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, UK.

HE, F., LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian Tropical rain forest. *Journ. of Veget. Science* 8(1): 105-114.

HE, F. AND R. P. DUNCAN 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology* 88: 676-688.

HEITHAUS, E.R., FLEMING, T.H. & OPLER, P.A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56(4):841-854.

HEITHAUS, E.R. & FLEMING, T.H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs* 48:127-143.

HOLL, K. D. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109(1): 187-195.

HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 201-228.

HOWE, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.

HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.

HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests.

Oikos 35:214-299.

HURTT, G.C. & PACALA, S.W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176:1-12.

INOUE, M.T., RODERJAN, C.V. & KUNIYOSHI, Y.S. 1984. Projeto madeira do Paraná. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Curitiba. 260 pp.

JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104(940): 501-528.

JOHN, R., DALLING, J.W., HARMS, K.E., YAVITT, J.B., STALLARD, R.F., MIRABELLO, M., HUBBELL, S.P., VALENCIA, R., NAVARRETE, H., VALLEJO, M., FOSTER, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS* 104(3): 864-869.

JOHNSON, E. A., MIYANISHI, K. & KLEB, H. 1994. The hazards of interpretation of statistic age structures as shown by stand reconstructions in a *Pinus contorta* - *Picea engelmannii* forest. *Journal of Ecology* 82: 923-931.

KAWAGUICI, C. B. & P. Y. KAGEYAMA 2001. Diversidade genética de três grupos de indivíduos (adultos, jovens e plântulas) de *Calophyllum brasiliense* em uma população de mata de galeria." *Scientia Forestalis* 59: 131-143.

KENKEL, N. C. 1988. Pattern of self-thinning in Jack Pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69(4): 1017-1024.

KING, R. T. 2003. Succesion and micro-elevation effects on seedling establishment of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) in an Amazonian river meander forest. *Biotropica* 35(4): 462-471.

LATHAM, R.E. & RICKLEFS, R.E. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*

67(2):325-333.

LAVOREL, S., GARDNER, R.H. & O'NEILL, R.V. 1995. Dispersal of annual plants in hierarchically structured landscapes. *Landscape Ecology* 10:277-289.

LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Plant Ecology* 80(2):107-138.

LEVIN, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-67.

LEWIS, S.L. & TANNER, E.V.J. 2000. Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rainforest tree seedlings. *Ecology* 81(9):2525-2538.

LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R., HARTSHORN, G.S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 11:161-178.

LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas nativas do Brasil. Editora Plantarum, Nova Odessa. 352 pp.

LOSOS, E.C. 1995. Habitat specificity of two palm species: experimental transplantation in Amazonian successional forest. *Ecology* 76:2595-2606.

LOSOS, E.C. & LEIGH, E.G. 2004. Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network. The University of Chicago Press, Chicago.

MARQUES, M.C. M. & JOLY, C.A. 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 107-112.

MARTENS, S.N., BRESHEARS, D.D., MEYER, C.W., BARNES, F.J. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8:655-664.

MELLO, M.A.R., LEINER, N.O., GUIMARÃES JR., P.R., JORDANO, P. 2005. Size-based fruit selection of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) by bats of the genus *Artibeus*

- (Phyllostomidae) in a Restinga area, southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica* 7(1): 179-182.
- MOUER, M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science* 39:756-775.
- NEWBERY, D.M., CAMPBELL, E.J.F., PROCTOR, J., STILL, M.J. 1996. Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley Sabah, Malaysia: species composition and patterns in the understory. *Vegetatio* 122:193-220.
- NEWSTROM, L.E. & FRANKIE, G.W. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- NISHIMURA, S., YONEDA, T., FUJII, S., MUCKTAR, E., KANZAKI, M. 2008. Spatial patterns and habitat associations of Fagaceae in a hill dipterocarp forest in Ulu Gadut, West Sumatra. *Journal of Tropical Ecology* 24: 535-550.
- NOGUCHI, H., ITOH, A., MIZUNO, T., SRI-NGERNYUANG, K., KANZAKI, M., TEEJUNTUK, S., SUNGPALEE, W., HARA, M., OHKUBO, T., SAHUNALU, P., DHANMMANONDA, P., YAMAKURA, T. 2007. Habitat divergence in sympatric Fagaceae tree species of a tropical montane forest in northern Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 23: 549-558.
- PACALA, S.W. 1987. Neighborhood models of plant population dynamics. III. Models with spatial heterogeneity in the physical environment. *Theoretical Population Biology* 31:359-392.
- PERRY, J. N., LIEBHOLD, A.M., ROSENBERG, M.S., DUNGAN, J., MIRITI, M., JAKOMULSKA, A., CITRON-POUSTY, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- PHILIPS, D.L. & MACMAHON, J.A. 1981. Competition and spacing patterns in desert Shrubs. *Journal of Ecology* 69:97-115.
- PHILIPS, O.L., HALL, R., GENTRY, A.R., SAWYER, S.A., VÁZQUEZ, R. 1994. Dynamics

and species richness of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:2805-2809.

PIELOU, E.C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology* 50(2):357-367.

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.

PLOTKIN, J. B., CHAVE, J. & ASHTON, P.S. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist* 160(5): 629-644.

POORTER, L., JANS, L., BONGERS, F., VAN ROMPAEY, R.S.A.R. 1994. Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology* 10:385-398.

POTTS, M. D., DAVIES, S.J., BOSSERT, W.H., TAN, S., NUR SUPARDI, M.N. 2004. Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests. *Oecologia* 139(3): 446-453.

PUTZ, F.E. & CANHAM, C.D. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* 49:267-275.

RICKLEFS, R.E., LATHAM, R.E., EARL, R., HONG, Q. 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos* 86(2):369-373.

RIPLEY, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 39(2):172-212.

RIPLEY, B.D. 1981. *Spatial statistics*. John Wiley press, New York, USA.

ROBERTS, J.T. & HEITHAUS, R. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. *Ecology* 67(4):1046-1051.

- SALVADOR, J.L.G., OLIVEIRA, S.B.O., OLIVEIRA, D.B., SILVA, J.R. 1992. Comportamento do guanandi (*Calophyllum brasiliense* - Camb.) em solos úmidos, periodicamente inundáveis e brejosos. Série técnica IPEF v.8, n.25, 24 p.
- SAMPAIO, D., SOUZA, V.C., OLIVEIRA, A.A., PAULA-SOUZA, J., RODRIGUES, R.R. 2005. Árvores da restinga: guia ilustrado para identificação das espécies da Ilha do Cardoso. Editora Neotrópica, São Paulo.
- SCARANO, F.R., RIBEIRO, K.T., MORAES, L.F.D., LIMA, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp Forest in Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13:793-803.
- SMIT, C., GUSBERTI, M. & MÜLLER-SCHÄRER, H. 2006. Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management* 237:417-477.
- SOUZA, A.F., FORGIARINI, C., LONGHI, S.J., BRENA, D.A. 2008. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta Ecologica* 34:221-232.
- SPIES, T.A. & FRANKLIN, J.F. 1989. Gap Characteristics and Vegetation Response in Coniferous Forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70(3):543-545.
- STRONG, D.R. JR 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4(3):215-218.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 11:119-159.
- TERBORGH, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist* 126:760-776.
- THOMSON, J. D., WEIBLEN, G., THOMSON, B.A., ALFARO, S., LEGENDRE, P. 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers, and rocks. *Ecology* 77(6):

1698-1715.

VALENCIA, R., FOSTER, R.B., VILLA, G., CONDIT, R., SVENNING, J.C., HERNÁNDEZ, C., ROMOLEROUX, K., LOSOS, E., MAGARD, E., BALSLEV, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.

VEBLER, T.T. 1982. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9:11-28.

VEENENDAAL, E. M., SWAINE, M.D., LECHA, R.T., WALSH, M.F., ABEBRESE, I.K., OWUSU-AFRIYIE, K. 1996a. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology* 10(4): 501-511.

VEENENDAAL, E.M., SWAINE, M.D., AGYEMAN, V.K., BLAY, D., ABEBRESE, I.K., MULLINS, C.E. 1996b. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the Dry Season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* 84(1):83-90.

VILELA, R. DE A., OLIVEIRA-FILHO, A.T. DE, GAVILANES, M.L., CARVALHO, D.A. 1993. Espécies de matas ciliares com potencial para estudos de revegetação no alto Rio Grande, sul de Minas. *Revista Árvore* 17(2):117-128.

WIEGAND, T., MOLONEY, K.A., NAVES, J., KNAUER, F. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *American Naturalist* 154:605-627.

WIEGAND, T. AND K. A. MOLONEY 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.

WIEGAND, T., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., OKUDA, T. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology* 88(12): 3088-3102.

WRIGHT, S.J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7:260-263.

WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14.

www.lerf.esalq.usp.br/parbole

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Modelo para a distribuição espacial de *C. brasiliense*

Considerando que a agregação de *C. brasiliense* mostrou-se evidente em diferentes níveis, dependendo da escala de investigação, nós propomos um cenário para explicar a distribuição espacial da espécie de estudo.

Este modelo hipotético, baseado em dados da literatura e em resultados obtidos em nosso experimento com *C. brasiliense*, incorpora principalmente (1) a associação positiva dos adultos da espécie com o hábitat de solo alagável e a associação negativa com o Espodossolo Arênico, (2) os diferentes agentes de dispersão encontrados para a espécie e (3) uma provável competição intra-específica dependente da densidade sugerida por diferenças no grau de agregação ao longo dos estágios ontogenéticos. Apesar de assumirmos a importância que mecanismos de competição ou facilitação interespecíficos provavelmente desempenham na sobrevivência de *C. brasiliense*, nosso modelo hipotético não os incorporou por não termos informações prévias relacionadas a tais aspectos.

Assumindo que a espécie apresente produção de sementes supra-anual, propomos que os três fatores incorporados ao modelo interajam, em diferentes escalas temporais, da seguinte forma para determinar o padrão espacial detectado para a espécie:

A dispersão é a primeira etapa no estabelecimento da distribuição da espécie. O padrão inicial de agrupamento de plântulas seria próximo aos parentais e resultaria da baixa distância de dispersão pela gravidade, ocorrendo para escalas espaciais não muito maiores que aos 6 m dos adultos, no raio de alcance das copas. Esse padrão estaria refletido na forte escala de agregação detectada para a distribuição espacial dos adultos, já que no período estudado não encontramos grande quantidade de jovens. A espécie pode ainda apresentar uma segregação temporal na produção de sementes, refletida na escala de 16 m detectada para os jovens. Ao mesmo tempo, propágulos dispersos por morcegos em sítios de deposição espacialmente distribuídos, devido à territorialidade das espécies de dispersores, alcançariam uma grande diversidade de

microhábitats. As sementes seriam levadas das árvores parentais para longas distâncias e formariam agrupamentos densos acumulados ao longo do tempo, principalmente se considerarmos que os morcegos podem estar levando os frutos consistentemente para os sítios de deposição, que são relativamente fixos. A distância média entre estes agrupamentos e as árvores parentais estaria refletida na maior escala crítica de agregação detectada para os jovens (60 m), e a alta densidade dos propágulos presentes nos sítios de deposição reforçariam a escala espacial aos 6 m detectada para os adultos. Através da dispersão secundária pela água, os propágulos seriam, ainda, levados corredeira abaixo, e se depositariam em vários agrupamentos densos, principalmente em depressões no solo alagável, também reforçando a escala de 6 m.

Após a chuva de sementes, fatores pós-dispersão atuariam na modificação do padrão espacial inicial, variando em qualidade e intensidade conforme o hábitat de solo considerado. Nos tipos de hábitat de solo mais arenosos, em que os adultos encontram-se negativamente associados, o primeiro filtro na sobrevivência dos propágulos seria uma mortalidade condicionada às condições ambientais desfavoráveis. Uma concomitante mortalidade dependente da densidade atuaria como o segundo filtro em propágulos dispersos principalmente pela gravidade, provavelmente relacionada com uma competição intra-específica, já que podemos descartar mortalidade por herbivoria dependente da densidade e da distância. Os jovens estariam sujeitos a uma intensa competição intra-específica, tanto entre indivíduos do mesmo estágio ontogenético como em relação à competição com as raízes dos parentais, sendo importante lembrar que vários estudos (Marques & Joly 2000, Fischer & Santos 2001, King 2003) indicam que a umidade do solo é o fator mais limitante para a sobrevivência dessa espécie. Essa intensa competição seria responsável pela diminuição no grau de agregação dos agrupamentos na passagem do estágio de jovens para adultos.

Para os propágulos dispersos em áreas alagáveis, em decorrência da hidrocoria e também da barocoria (já que aí se encontra a maior densidade de adultos), seria observada uma alta

sobrevivência. Também haveria maior probabilidade de manutenção dos padrões espaciais dos agrupamentos iniciais por longos períodos na escala dos 6 m, por teoricamente terem alcançado os microhábitats mais favoráveis para a espécie e pela consequente diminuição da importância do filtro relacionado com uma restrição pelo hábitat. A competição intra-específica também seria menos importante nessas condições, reforçando as escalas de distribuição iniciais e sendo considerável apenas quando os indivíduos estivessem dispostos em agrupamentos muito densos. Podemos supor, ainda, um alcance mais provável da maturidade nessas condições de umidade, já que temos menor densidade relativa de adultos nos solos mais arenosos, apesar da alta quantidade de jovens, e também um alcance mais rápido do estágio de adultos devido às condições favoráveis ao desenvolvimento, sugerido pelo relativamente baixo número de indivíduos jovens encontrados no Neossolo.

Já os propágulos dispersos por morcegos alcançariam variadas condições de micro-hábitat e, quando em condições desfavoráveis ou em altas densidades, também sofreriam mortalidade pelos mesmos dois filtros (mortalidade dependente do micro-hábitat e competição intra-específica), ou, ao contrário, quando os sítios de deposição se encontrassem em condições de solo favoráveis apresentariam grande sobrevivência, gerando padrões semelhantes de distribuição espacial.

Finalmente, os jovens sobreviventes, oriundos de qualquer uma das três formas de dispersão e de acordo com o hábitat em que foram dispersos, ficariam dispostos ao longo do tempo em distâncias suficientes (em torno dos 6 m) para evitar exclusão intra-específica competitiva, aumentando a habilidade de forrageio de suas raízes e podendo ser recrutados até a fase de adultos e de adultos para senescentes. Por isso encontramos escala crítica de agregação nessa distância entre os adultos.

Diante de nosso modelo hipotético proposto, apresentamos algumas predições testáveis em relação aos processos atuantes sobre a distribuição espacial de *C. brasiliense* na restinga alta

da Ilha do Cardoso:

1. A umidade do solo é o melhor preditor para sua sobrevivência, sendo que altos níveis estão relacionados com as condições mais favoráveis para o desempenho da espécie. Em experimentos de transplante recíproco, propágulos transplantados em solos alagáveis apresentam maior sobrevivência e melhor desempenho do que propágulos em solos mais secos.
2. Quando em condições de solo favoráveis, a espécie apresenta transições entre seus estágios ontogenéticos mais rápidas do que quando em solos com pouca umidade, com um aumento da probabilidade de recrutar até o estágio de adulto. Os padrões espaciais dos adultos são mais prováveis de refletir os padrões iniciais dos propágulos nessas condições.
3. Agregados de sementes serão mais provavelmente encontrados e relacionados a áreas de projeção da copa, sítios de deposição de morcegos ou em solos alagados, devido a uma distância de alcance das sementes variável e de acordo com os três tipos de dispersores.
4. Apesar de maior probabilidade de encontrar propágulos em solos alagáveis devido à dispersão hidrocórica, em todos os tipos de solos poderão ser encontrados seus propágulos, já que a espécie aparentemente não apresenta limitação espacial em sua dispersão.
5. Em estudos de acompanhamento de chuva de sementes será encontrado padrão de produção de sementes supra-anual para a espécie, já que a espécie aparentemente apresenta segregação temporal no período de frutificação na área de estudo.
6. Quando dispersos ou transplantados em solos alagáveis, os propágulos da espécie experimentam uma menor mortalidade decorrente de competição intra-específica, e quando em solos mais secos, a intensidade da competição aumenta.

7. A mortalidade por competição intra-específica será maior entre os propágulos do que entre os adultos da espécie e também será maior em adensamentos coespecíficos mais compactos, sendo que distâncias maiores que 6 m entre os indivíduos parecem ser suficientes para diminuir sua intensidade.

É esperado que padrões espaciais de populações de plantas, seus aspectos demográficos e a heterogeneidade ambiental interajam de um modo complexo, o que acaba limitando a exploração teórica destas interações (Pacala 1987, Lavorel *et al.* 1995). Apesar de precisarem ser cuidadosamente interpretadas, as inferências aqui levantadas a partir dos padrões de distribuições espaciais observados, são de grande utilidade para aumentar o conhecimento teórico sobre *C. brasiliense*, já que permitem a formulação de hipóteses testáveis sobre sua auto-ecologia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- FISCHER, E. & F. A. M. SANTOS. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 903-909.
- KING, R. T. 2003. Succession and micro-elevation effects on seedling establishment of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) in an Amazonian river meander forest. *Biotropica* 35(4): 462-471.
- LAVOREL, S., GARDNER, R.H. & O'NEILL, R.V. 1995. Dispersal of annual plants in hierarchically structured landscapes. *Landscape Ecology* 10:277-289.
- MARQUES, M.C. M. & JOLY, C.A. 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 107-112.
- PACALA, S.W. 1987. Neighborhood models of plant population dynamics. III. Models with spatial heterogeneity in the physical environment. *Theoretical Population Biology* 31:359-392.