

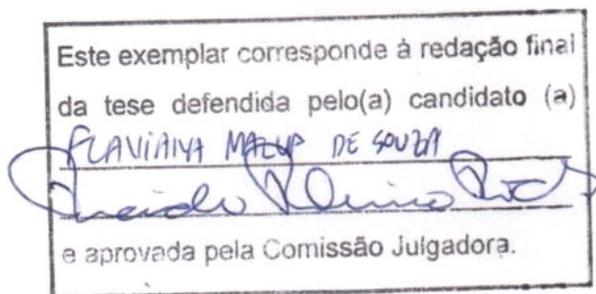
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



FLAVIANA MALUF DE SOUZA

ASSOCIAÇÕES ENTRE AS ESPÉCIES ARBÓREAS DO DOSSEL E DO SUBOSQUE EM
UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL



Tese apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Doutor em Biologia Vegetal.

ORIENTADOR: PROF. DR. RICARDO RIBEIRO RODRIGUES

CAMPINAS – 2007

FICHA CATALOGRÁFICA

Campinas, 23 de fevereiro de 2007

BANCA EXAMINADORA

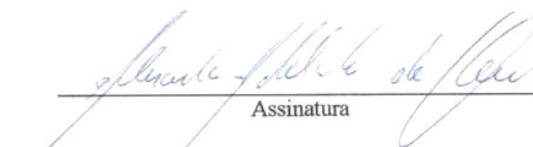
Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. George John Shepherd


Assinatura

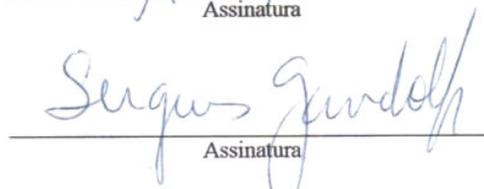
Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira


Assinatura

Profª. Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini


Assinatura

Prof. Dr. Sergius Gandolfi


Assinatura

Prof. Dr. Fabio Rubio Scarano

Assinatura

Profª. Dra. Giselda Durigan

Assinatura

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

Assinatura

“Um renque de árvores lá longe, lá para a encosta.
Mas o que é um renque de árvores? Há árvores apenas.
Renque e o plural árvores não são cousas, são nomes.

Tristes das almas humanas, que põem tudo em ordem,
que traçam linhas de cousa a cousa,
Que põem letreiros com nomes nas árvores absolutamente reais,
E desenharam paralelos de latitude e longitude
Sobre a própria terra inocente e mais verde e mais florida do que isso!”

Alberto Caieiro – O guardador de rebanhos

AGRADECIMENTOS

Ao Ricardo, pela orientação.

Ao Sergius, pela co-orientação e pela ajuda na comunicação Pira-Campinas.

À professora Sonia Perez, pela co-orientação no capítulo sobre alelopatia.

Ao CNPq, pela bolsa e reserva técnica, à FAPESP, pelo financiamento do projeto temático e ao IdeaWild, pelos equipamentos de campo.

Ao professor Ivany Válido, por me ceder gentilmente o espaço do Laboratório de Fisiologia Vegetal, e à Néa, por me ajudar com o experimento de alelopatia.

Ao professor Carlos A. Joly, por permitir a realização da segunda etapa do experimento no Laboratório de Ecofisiologia e à Analu, pelo apoio.

Aos membros da pré-banca e da banca, por terem aceitado o convite e pelas ótimas sugestões que fizeram ao trabalho: Adriana Martini, Alexandre Adalardo, Fabio Scarano, George Shepherd (também pela ajuda com as análises multivariadas) e Sergius Gandolfi.

À Giselda Durigan, pelos preciosos “palpites”.

Ao Fernando (F. R. Martins) e ao Flavião (Flavio A. M. dos Santos), por me abrirem as portas para o mundo da ecologia vegetal e por me permitirem caminhar por ele com mais segurança.

Ao Ivan Sazima, pela oportunidade e pelo prazer de ter assistido às suas aulas.

Ao Vinícius C. Souza, pelo conforto de nossas conversas.

Ao Tamashiro, por me salvar em vários momentos.

Ao pessoal que me acompanhou e resistiu bravamente aos carrapatos, bernes, moscas e pernilongos de Caetetus, sempre acompanhados por longas e intensas intempéries: Chico, Mari, Sandro, Pinus, Thaty, Rejane e Vitti. Também à Célia, por dar um toque especial à nossa estadia com seus bolos e chazinhos.

Àqueles que me ajudaram a dar um passinho a mais: Alexander Z. Antunes (pelas informações sobre os “passarinhos”), Gabriel Hornink e Jefferson Polizel (assessores para assuntos computacionais), Marina Kanashiro (pela confecção do mapa de Caetetus), Rômulo (pelas várias e imprescindíveis ArcHelps) e Roque (pelas consultas estatísticas e revisão dos abstracts).

Ao Marco Batalha, pela paciência e pelas incontáveis horas no telefone e na internet me ajudando com a tese.

Aos velhos e novos amigos, que já não agüentavam mais “essa coisa de tese” e que mesmo assim ficaram na torcida e compreenderam meus infinitos “não posso” durante os últimos tempos.

Ao Geraldinho, pelo carinho e por todas as ajudas possíveis e imagináveis. Gera, se não fosse você, acho que o filho não teria nascido!

À Thaty, pela santa paciência com que passou esses anos todos me explicando as diferenças entre aquelas plantas com a mesma cara, mesmo que fosse apenas para dizer que era o “jeitão”. Thaty, ter você na mesa ao lado só seria perfeito se você não roubasse as minhas canetas!

À Matê e à Cybele, pelos cuidados e deliciosos paparicos maternos.

À Lu, pelos bons tempos no sobradinho 23.

À Marisa, pela amizade gostosa e torcida sincera.

À Fê e ao Má, por serem sempre um excelente motivo para eu ter que ir para a Bahia.

Anita De Pellegrin, pelas conversas, por compartilhar os amigos e por me fazer desopilar a alma com tantas risadas.

Mi, Rê, Gui e Carol, meus amigos queridos, por fazerem dos meus primeiros anos em Campinas muito mais divertidos.

Alê!...Sua amizade, seu colo e seu estímulo foram mais do que essenciais para que eu sobrevivesse e chegasse até aqui. Alforria!

Ao Era, por ser o amigo eterno e de todas as horas.

Mãe, Thaís, Flávio e Fátima, por tudo.

Ao Du, pelo seu gostoso sorriso nessa longa e sofrida reta “final”. Enfim, chegou a hora de *redescobrir o tempo...*

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	7
ÁREA DE ESTUDO	11
A Estação Ecológica dos Caetetus.....	11
A parcela permanente.....	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14
CAPÍTULO 1 - DENSIDADE, COMPOSIÇÃO E RIQUEZA DE ESPÉCIES SOB AS ÁRVORES DO DOSSEL EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL	
RESUMO	16
ABSTRACT	17
INTRODUÇÃO	18
MÉTODOS	20
Área de estudo.....	20
Coleta de dados	20
Análise dos dados	21
RESULTADOS	23
Características gerais da comunidade	23
Relações entre o dossel e o subosque	24
DISCUSSÃO	30
Características gerais da comunidade	30
Relações entre o dossel e o subosque	31
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
ANEXOS	43
CAPÍTULO 2 - INFLUÊNCIA DA DECIDUIDADE E DA SÍNDROME DE DISPERSÃO DAS ÁRVORES DO DOSSEL NO SUBOSQUE EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL	
RESUMO	48

ABSTRACT.....	49
INTRODUÇÃO.....	50
MÉTODOS.....	52
Área de estudo.....	52
Coleta de dados.....	53
Análise dos dados.....	54
RESULTADOS.....	55
Deciduidade.....	55
Síndrome de dispersão.....	56
DISCUSSÃO.....	60
Deciduidade.....	60
Síndrome de dispersão.....	63
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	66
ANEXOS.....	72

**CAPÍTULO 3 - POTENCIAL ALELOPÁTICO DE FOLHAS E CASCAS DE *Esenbeckia leiocarpa* Engl.
(RUTACEAE)**

RESUMO.....	77
ABSTRACT.....	78
INTRODUÇÃO.....	79
MATERIAIS E MÉTODOS.....	80
Preparo dos extratos.....	80
Bioensaios.....	81
Análise dos dados.....	82
RESULTADOS.....	83
Germinação.....	83
Crescimento.....	86
DISCUSSÃO.....	89
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	92
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	94
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	97

ASSOCIAÇÕES ENTRE AS ESPÉCIES ARBÓREAS DO DOSEL E DO SUBOSQUE EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

RESUMO

As associações positivas e negativas entre as plantas são importantes elementos da dinâmica das comunidades vegetais. Neste trabalho, investigamos a ocorrência e a natureza de possíveis associações entre as árvores que compõem o estrato superior (“dossel”) e as plantas que se estabelecem sob suas copas (“subosque”) em uma Floresta Estacional Semidecidual. Realizamos o levantamento em uma parcela permanente de 10,24 ha, amostrando as árvores do dossel e as espécies arbustivas e arbóreas do subosque com diâmetro à altura do peito $\geq 4,8$ cm. No primeiro capítulo, testamos a hipótese de que haveria diferenças na riqueza de espécies e na densidade de indivíduos sob as copas de nove espécies do dossel, como consequência da ocorrência de interações espécie-específicas. Os resultados da análise de correspondência mostraram uma forte correlação entre três espécies do dossel e a comunidade sob suas copas (*Esenbeckia leiocarpa* Engl., *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. e *Ceiba speciosa* A. St.-Hil.). A riqueza de espécies, estimada por reamostragem, foi maior sob as copas de *C. speciosa*. No segundo capítulo, investigamos como a deciduidade e a síndrome de dispersão das árvores do dossel poderiam influenciar a estrutura e a riqueza da comunidade arbustivo-arbórea do subosque. As espécies decíduas do dossel, quando comparadas às perenifólias, pareceram favorecer as espécies mais exigentes em luz (secundárias iniciais), apresentando uma maior abundância relativa e maior proporção dessas espécies embaixo de suas copas. Dentre os grupos de dispersão das árvores do dossel, as espécies autocóricas apresentaram maior abundância relativa de indivíduos coespecíficos sob suas copas, enquanto que as espécies anemocóricas e zoocóricas não diferiram entre si. A abundância relativa de indivíduos zoocóricos embaixo das copas não diferiu entre os grupos de dispersão, mas a riqueza de espécies zoocóricas foi maior sob as espécies zoocóricas do dossel. No terceiro capítulo, abordamos um dos possíveis mecanismos de associação entre plantas, investigando o potencial alelopático de uma das espécies presentes no dossel (*Esenbeckia leiocarpa* Engl.) na germinação e no crescimento de plântulas de alface (*Lactuca sativa* L.). Em laboratório, testamos

quatro concentrações (100, 75, 50 e 25%) de extratos aquosos de folhas e cascas de *E. leiocarpa*, além de soluções de polietilenoglicol 6000 (PEG 6000) com potencial osmótico equivalente aos extratos mais concentrados de cada material. Os resultados mostraram que o potencial osmótico dos extratos não afetou o processo de germinação das sementes (velocidade e porcentagem de germinação), com exceção da porcentagem de sementes germinadas sob o extrato de casca. De modo geral, ambos os extratos afetaram a germinação das sementes e o crescimento das plântulas, causando graves anomalias, sobretudo no sistema radicular. Os efeitos observados estiveram positivamente correlacionados à concentração dos extratos, sendo a ação dos extratos de folha mais pronunciada que a dos extratos de casca. Os resultados obtidos no presente estudo apontam para a existência de interações planta-planta na comunidade estudada, relacionadas sobretudo às mudanças nos regimes de luz, à capacidade de dispersão das sementes e a processos alelopáticos. Assim, é possível que as espécies do dossel atuem como “filtros ecológicos”, determinando, ao menos em parte, a estrutura e a riqueza da comunidade.

Palavras-chave: alelopatia; diversidade; facilitação; grupo ecológico; interação planta-planta; floresta tropical.

ASSOCIATIONS BETWEEN CANOPY AND UNDERSTORY TREE SPECIES IN A SEASONAL SEMIDECIDUOUS FOREST

ABSTRACT

Positive and negative associations among plants play an important role in community dynamics. In this study, we investigated the occurrence and nature of the associations between overstory tree species (“canopy”) and the tree species underneath their canopies (“understory”) in a Seasonal Semideciduous Forest. We sampled the canopy trees and the understory trees with diameter at breast height ≥ 4.8 cm under their canopies in a 10.24 ha permanent plot. In the first chapter, we tested the hypothesis that there would be differences in tree species richness and tree density under the crowns of nine canopy tree species, as an outcome of species-specific interactions. Correspondence analysis revealed a significant correlation between three canopy species (*Esenbeckia leiocarpa* Engl., *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. and *Ceiba speciosa* A. St.-Hil.) and the tree community under their canopies. Understory species richness, estimated by resampling methods, was higher beneath *C. speciosa* canopies. In the second chapter, we investigated how deciduousness and dispersal syndromes of canopy tree species could influence the understory community structure and tree species richness. Deciduous canopy trees seemed to benefit light-demanding (early secondary) species, promoting a higher relative abundance and proportion of these species under their crowns than evergreen trees. Autochorous canopy trees presented higher relative abundance of conspecific individuals under their crowns, while there was no difference between wind and animal-dispersed canopy trees. The relative abundance of animal-dispersed trees in the understory did not differ among dispersal guilds, but estimated zoochorous species richness was higher under zoochorous canopy trees. In the third chapter, we examined the allelopathic potential of a canopy tree species (*Esenbeckia leiocarpa* Engl.) on lettuce (*Lactuca sativa* L.) seed germination and seedling growth. In a laboratory experiment, we evaluated the effects of four concentrations (100, 75, 50 e 25%) of aqueous extracts of barks and leaves of *E. leiocarpa*, and also of polyethylene glycol (PEG 6000) solutions with osmotic potentials equivalent to the 100% extracts of each material. The results showed

that the osmotic potential of the extracts did not affect seed germination (rate and percentage of germinated seeds), except for the number of seeds germinated on bark extracts. Both bark and leaf extracts delayed germination, reduced the percentage of germinated seeds and affected seedling growth, causing strong abnormalities on seedlings, mostly on roots. The effects of the extracts were positively correlated with their concentrations. Leaf extracts affected germination and seedling growth more severely than bark solutions. The results of the present study suggest the occurrence of plant-plant interactions in the studied community, mostly related to changes in the understory light regimes, to seed dispersal and allelopathic processes. Thus, canopy tree species may act as “ecological filters”, contributing to the determination of the structure and species richness of the community.

Keywords: allelopathy; diversity; ecological group; facilitation; plant-plant interaction; tropical forest.

INTRODUÇÃO GERAL

Durante muitos anos, a competição foi o processo que norteou o desenvolvimento de teorias sobre a organização das comunidades vegetais (Connell e Slatyer 1977; Connell 1983; Goldberg e Barton 1992). Entretanto, particularmente na última década, alguns autores voltaram a chamar a atenção para o papel das associações positivas (ou facilitação) entre as plantas como um importante mecanismo na dinâmica da sucessão (Bertness e Callaway 1994; Callaway 1995; Holmgren et al. 1997; Stachowicz 2001; Bruno et al. 2003; Lortie et al. 2004; Michalet et al. 2006).

A facilitação pode ser definida como qualquer interação em que uma espécie (ou indivíduo) beneficia outra, direta ou indiretamente, sem que haja prejuízo a nenhuma delas (Bertness e Callaway 1994; Stachowicz 2001). Grande parte das interações positivas ocorre de forma direta, na qual as mudanças nas condições microambientais causadas por uma espécie permitem que outras espécies ou indivíduos consigam se estabelecer (Bertness e Callaway 1994; Crawley 1997). A importância das plantas facilitadoras, também chamadas de *nurse plants* (Franco e Nobel 1989; Holmgren et al. 1997; Withgott 2000), é particularmente conhecida em ecossistemas com baixa riqueza de espécies e que, em geral, estão sujeitos a condições ambientais severas, como desertos, pradarias, tundras, entre outros (Callaway 1995; Pugnaire et al. 1996; Holmgren et al. 1997; Moro et al. 1997; Wied e Galen 1998; Rossi e Villagra 2003; Schade et al. 2003). Nessas formações, algumas espécies arbustivas e herbáceas ocorrem exclusivamente sob as copas de árvores e arbustos que formam “ilhas” onde as condições microambientais são mais amenas, possibilitando a sobrevivência e o desenvolvimento de outras plantas.

As melhorias proporcionadas pelas plantas facilitadoras estão relacionadas, sobretudo, à atenuação da alta radiação solar e temperatura, bem como ao aumento na umidade do solo (Callaway 1995; Holmgren et al. 1997; George e Bazzaz 1999; Taylor et al. 2004; Tomita e Seiwa 2004; Tecco et al. 2006). Outras alterações diretas, como o aumento na disponibilidade de nutrientes e a redução da incidência de ventos, além de efeitos indiretos, como a redução da competição, herbivoria e predação, também podem promover a facilitação, embora sejam observados com menor frequência (Pugnaire et al. 1996; Holmgren et al. 1997; Stachowicz 2001; Martínez 2003). Plantas que atraem a fauna para alimentação ou pouso também podem facilitar

a chegada de sementes dispersas por animais (Jordano 1993). Muitas dessas espécies podem funcionar como catalisadoras da sucessão secundária e promover o aumento na riqueza de espécies sob suas copas, especialmente em áreas desprovidas de densa cobertura florestal, como as pastagens, ou em áreas onde foram desenvolvidas práticas de restauração (Robinson e Handel 1993; Vieira et al. 1994; Hooper et al. 2005; Tecco et al. 2006).

A alelopatia é outro mecanismo pelo qual uma planta pode exercer influência sobre outra. O processo alelopático acontece por meio da liberação de compostos secundários que interferem em alguma etapa do desenvolvimento do organismo “receptor” (Rice 1984). Embora a alelopatia seja freqüentemente relatada como uma interação negativa, seus efeitos também podem ser benéficos, incluindo o favorecimento de indivíduos coespecíficos (Rice 1984; Larcher 1995; Harborne 1997).

Apesar das evidências de que as árvores podem influenciar o meio biótico e abiótico local (Lee 1989; Kabakoff e Chazdon 1996; Cintra 1997; Ponge et al. 1998; Amiotti et al. 2000; Garbin et al. 2006), poucos trabalhos exploram a relação dessa influência com os mecanismos de facilitação ou inibição entre as plantas, bem como suas conseqüências na organização da comunidade nas florestas tropicais e subtropicais (Vieira et al. 1994; Villela e Proctor 2002; Dias et al. 2005). A elevada diversidade de organismos, a grande heterogeneidade ambiental e a complexidade dos processos ecológicos que regem a dinâmica desses ecossistemas dificultam a detecção das interações e dos possíveis efeitos de uma planta sobre outra.

Dentre as formações florestais tropicais, as Florestas Estacionais Semidecíduais apresentam certas peculiaridades relacionadas especialmente aos regimes de luz (Gandolfi 2000) e à marcada estacionalidade climática, com a existência de um período de deficiência hídrica (Velooso et al. 1991). Nas florestas semidecíduais, de 20 a 50% dos indivíduos perdem suas folhas (Velooso et al. 1991), contribuindo com o aumento na qualidade e quantidade de luz que chega ao subosque (Lee 1989; Gandolfi 2000; Tomita e Seiwa 2004). Essa alteração da fisionomia do dossel deve trazer conseqüências para a dinâmica da comunidade, uma vez que a queda das folhas pode não apenas alterar o regime de luz, mas também a deposição de serapilheira, a ciclagem de nutrientes e a disponibilidade de água no solo (Zinke 1962; Facelli e Pickett 1991; Larcher 1995; Moro et al. 1997). Entretanto, tais particularidades são raramente abordadas nos estudos e incluídas nas teorias ecológicas sobre essas formações. O conhecimento da natureza e da

magnitude das associações entre os elementos que fazem parte da dinâmica dessas comunidades é essencial para que se façam predições sobre o curso da sucessão, com o intuito de realizar adequadamente o manejo sustentável e a proteção dessas florestas (Hubbell e Foster 1992), que se encontram fortemente fragmentadas em decorrência do histórico antigo e intensivo de perturbações antrópicas (Victor 1975; Leitão-Filho 1995; Ditt 2002).

Neste trabalho, investigamos a existência de associações positivas e negativas entre as espécies arbóreas do dossel e a comunidade arbustivo-arbórea sob suas copas em uma Floresta Estacional Semidecidual. No primeiro capítulo, testamos a hipótese de que haveria diferenças na riqueza de espécies e na densidade de indivíduos arbustivos e arbóreos presentes sob as copas de nove espécies do dossel, como consequência da ocorrência de interações espécie-específicas. No segundo capítulo, investigamos a influência da deciduidade e da síndrome de dispersão das espécies do dossel sobre a estrutura e a riqueza da comunidade do subosque. Finalmente, no terceiro capítulo, fizemos uma abordagem pontual sobre um dos possíveis mecanismos de associação entre plantas, investigando o potencial alelopático de uma das espécies presentes no dossel (*Esenbeckia leiocarpa* Engl.) e discutimos as implicações ecológicas da ocorrência desse fenômeno na estrutura e composição da comunidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amiotti, N. M., Zalba, P., Sánchez, L. F. & Peinemann, N. 2000. The impact of single-trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* 81: 3283-3290.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. & Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Cintra, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.

- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122: 661-696.
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1114.
- Crawley, M. J. 1997. The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 475-531. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Dias, A. T. C., Zaluar, H. L. T., Ganade, G. & Scarano, F. R. 2005. Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. *Journal of Tropical Ecology* 21: 343-347.
- Ditt, E. H. 2002. *Fragmentos Florestais no Pontal do Paranapanema*. Annablume, São Paulo.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Franco, A. C. & Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Gandolfi, S. 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado – Campinas, UNICAMP.
- Garbin, M. L., Zandavalli, R. B. & Dillenburg, L. R. 2006. Soil patches of inorganic nitrogen in subtropical Brazilian plant communities with *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil* 286: 323-337.
- George, L. O. & Bazzaz, F. A. 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833-845.
- Goldberg, D. E. & Barton, A. M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *The American Naturalist* 139: 771-801.
- Harborne, J. B. 1997. Plant Secondary Metabolism. In: Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 132-155. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Hooper, E., Legendre, P. & Condit, R. 2005. Barriers to forest regeneration in deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42: 1165-1174.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48-61.

- Jordano, P. 1993. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp. 105-156. CAB Publishing, Wallingford, UK.
- Kabakoff, R. P. & Chazdon, R. L. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 779-788.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lee, D. W. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 5: 65-79.
- Leitão-Filho, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. In: Morellato, P. C. & Leitão-Filho, H. F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*, pp. 19-36. Editora da UNICAMP, Campinas, SP.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. & Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- Martínez, M. L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology* 168: 333-345.
- Michalet, R., Brooker, R. W., Lohengrin A. Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R. M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- Moro, M. J., Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Ponge, J. F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M. & Gallet, C. 1998. The forest regeneration puzzle. *BioScience* 48: 523-530.
- Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Robinson, G. R. & Handel, S. N. 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 7: 271-278.
- Rossi, B. E. & Villagra, P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543-550.

- Schade, J. D., Sponseller, R., Collins, S. L. & Stiles, A. 2003. The influence of *Prosopis* canopies on understorey vegetation: effects of landscape position. *Journal of Vegetation Science* 14: 743-750.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235-246.
- Taylor, A. H., Jinyan, H. & ShiQiang, Z. 2004. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies*-*Betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management* 200: 347-360.
- Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2006. Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31: 293-300.
- Tomita, M. & Seiwa, K. 2004. The influence of canopy tree phenology on understorey populations of *Fagus crenata*. *Journal of Vegetation Science* 15: 379-388.
- Veloso, H. P., Rangel Filho, A. L. & Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Victor, M. A. M. 1975. *A devastação florestal*. Sociedade Brasileira de Silvicultura, São Paulo.
- Vieira, I. C. G., Uhl, C. & Nepstad, D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazônia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- Villela, D. M. & Proctor, J. 2002. Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* Forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 34: 334.
- Wied, A. & Galen, C. 1998. Plant parental care: conspecific nurse effects in *Frasera speciosa* and *Cirsium scopulorum*. *Ecology* 79: 1657-1668.
- Withgott, J. 2000. Botanical nursing. *BioScience* 50: 479-484.
- Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43: 130-133.

ÁREA DE ESTUDO¹

A Estação Ecológica dos Caetetus

A Estação Ecológica dos Caetetus (EEcC) está situada nos municípios de Gália e Alvinlândia (22°20' a 22°30' S; 49°40' a 49°45' O), na zona limítrofe norte da bacia hidrográfica do rio Paranapanema, região centro-oeste do estado de São Paulo (Figura 1).

As formações geológicas predominantes na área são os arenitos da formação Marília, e em uma menor porção, os arenitos da formação Adamantina, ambos do grupo Bauru. Além desses, são encontrados Sedimentos Continentais Indiferenciados e Sedimentos Aluvionares. As altitudes variam de 520 a 680 m e predominam declividades baixas, inferiores a 6% (Tabanez et al. 2005). No levantamento realizado para a elaboração do plano de manejo da unidade, foram encontrados seis tipos de solo: Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico argissólico, Argissolo Vermelho-Amarelo, Gleissolo Háptico Tb Eutrófico, Neossolo Litólico, Neossolo Regolítico e Neossolo Flúvico Distrófico (Tabanez et al. 2005).

O clima da região é o Cwa, ou seja, mesotérmico, subtropical e com inverno seco (Köppen 1948). A temperatura média anual é de 21,4°C, com a média das temperaturas máximas do mês mais quente (fevereiro) igual a 30,6°C e a média das temperaturas mínimas do mês mais frio (julho) de 9°C. A precipitação média anual é de 1.300 mm (Destefani et al. 2005). Segundo o balanço hídrico climatológico realizado com informações do município de Gália, o período de excedente hídrico vai de novembro a março, totalizando 278 mm e as deficiências hídricas ocorrem entre abril e setembro, totalizando, em média, 10 mm (Destefani et al. 2005). Entretanto, é comum a ocorrência de estiagens mais prolongadas, nas quais as deficiências hídricas atingem valores muito acima dos normais (Destefani et al. 2005).

Com uma área de 2.176,10 ha, a EEcC abriga o segundo maior remanescente de Floresta Estacional Semidecidual (*sensu* Veloso et al. 1991) do estado de São Paulo (Kronka et al. 2005), apresentando seu entorno dominado por pastagens e cafeicultura (Tabanez et al. 2005).

¹ Mais detalhes sobre a Estação Ecológica dos Caetetus podem ser obtidos no documento referente ao Plano de Manejo da unidade (Tabanez et al. 2005), disponível no endereço eletrônico www.iflorestal.sp.gov.br.

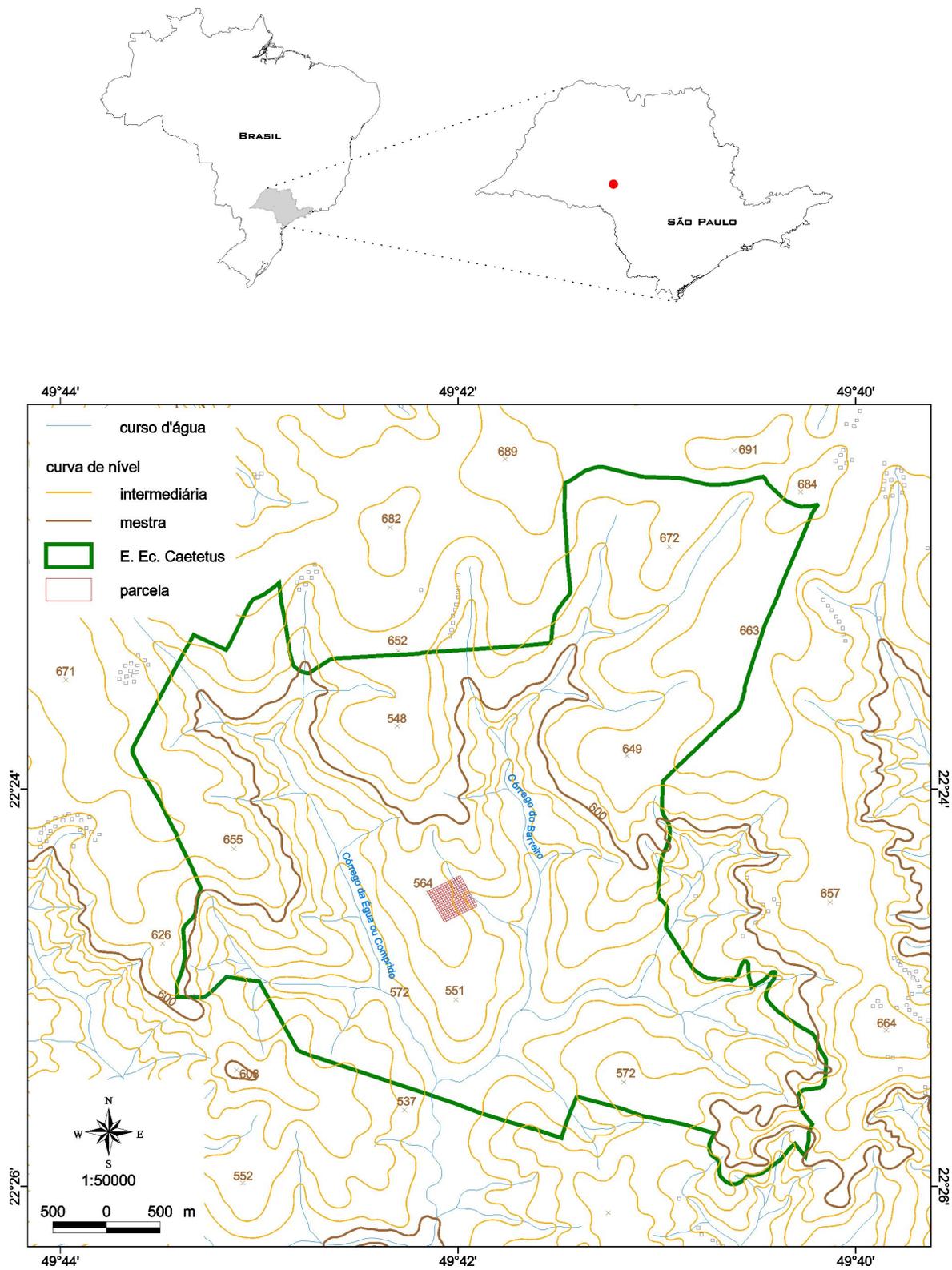


Figura 1 – Mapa da Estação Ecológica dos Caetetus, com destaque para a localização da parcela permanente. Fonte: Instituto Florestal de São Paulo.

Além de resguardar uma importante área de floresta, a EEcC conta com uma fauna bastante rica, que inclui o mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus* (Mikan, 1823)), espécie endêmica do estado de São Paulo e um dos primatas mais ameaçados de extinção no mundo. Os mamíferos de médio e grande porte presentes na EEcC que estão em alguma categoria de ameaça são a onça-parda (*Puma concolor* (Linnaeus, 1771)), a jaguatirica (*Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758)), o cateto (*Pecari tajacu* (Linnaeus, 1758)), a queixada (*Tayassu pecari* (Link, 1795)) e a anta (*Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758)); dentre as espécies de aves, está a maracanã-verdadeira (*Primolius maracana* (Vieillot, 1816)) (Tabanez et al. 2005).

A parcela permanente

A Estação Ecológica dos Caetetus foi uma das áreas contempladas no projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”², financiado pelo programa BIOTA/FAPESP, no ano de 2001. O objetivo do projeto, em linhas gerais, foi caracterizar a flora e estudar a ecologia das comunidades de plantas nas quatro principais formações florestais do estado de São Paulo (Floresta Ombrófila Densa, Restinga, Floresta Estacional Semidecidual e Cerradão), em uma escala temporal e espacial maior que a dos estudos realizados até então. Nesse contexto, a EEcC foi selecionada como representante da Floresta Estacional Semidecidual.

No ano de 2002, iniciou-se a implantação da parcela permanente em um trecho bem preservado da Estação, na região da “trilha 12” (Figura 1). A parcela tem uma área de 10,24 ha, disposta em um quadrado de 320 x 320 m e dividida em 256 supparcelas de 20 x 20 m. Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 4,8 cm (ou 15 cm de circunferência) foram plaqueados, georreferenciados, medidos e identificados. Além disso, fez-se a caracterização edáfica, climatológica e dos regimes de luz na parcela.

Na área da parcela, a altitude varia de 570 a 610 m. Os solos predominantes são o Argissolo Vermelho Eutrófico espessarênico (44,9%) e o Argissolo Vermelho Eutrófico/Distrófico arênico (43,1%). Em menores proporções, também são encontradas áreas com Neossolo Quartzarênico Órtico gleico (7,6%), Neossolo Flúvico Ta Eutrófico vértico (4%) e Sedimentos Aluviais (0,4%) (P. V. Torrado, dados não publicados).

² Mais informações sobre o projeto no endereço eletrônico: www.lerf.esalq.usp.br/parapre.php

Com relação à comunidade vegetal da parcela permanente da EEC, foram registrados, entre os anos de 2002 e 2003, 12.142 indivíduos arbóreos com DAP \geq 4,8 cm, representados por 152 espécies, 111 gêneros e 45 famílias. A altura média do dossel varia em torno de 15 m (observação pessoal), com árvores emergentes de até 25 m. As dez espécies mais abundantes, em ordem decrescente, são: *Metrodorea nigra* A. St.-Hil. (Rutaceae), *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae), *Ocotea indecora* (Schott) Mez (Lauraceae), *Centrolobium tomentosum* Guillemain ex Benth. (Fabaceae – subfamília Faboideae), *Croton floribundus* Spreng. (Euphorbiaceae), *Trichilia clausenii* C. DC. (Meliaceae), *Trichilia catigua* A. Juss. (Meliaceae), *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae), *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae) e *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae). Destaca-se a elevada abundância de *M. nigra*, representada por 4.589 indivíduos, ou seja, 37,8% da densidade total (Rodrigues et al., dados não publicados).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Destefani, A. C. C., Santos, E. A., Marin, F. R., Pardi, M. M., Muniz, M. R. A., Sentelhas, P. C., Lima, R. A. F. & Gandolfi, S. 2005. 4º Relatório Científico do Projeto Parcelas Permanentes. Parte II - Fatores abióticos. Clima. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parapre.php>. Acessado em 01/2006.
- Köppen, W. P. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Economica, Mexico.
- Kronka, F. J. N., Nalon, M. A., Matsukuma, C. K., Kanashiro, M. M., Pavao, M., Durigan, G., Lima, L. M. P. R., Guillaumon, J. R., Baitello, J. B. & Borgo, S. C. 2005. *Inventário florestal da vegetação natural do estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Florestal, Imprensa Oficial, São Paulo, SP.
- Tabanez, M. F., Durigan, G., Keuroghlian, A., Barbosa, A. F., Freitas, C. A., Silva, C. E. F., Silva, D. A., Eaton, D. P., Brisolla, G., Faria, H. H., Mattos, I. F. A., Lobo, M. T., Barbosa, M. R., Rossi, M., Souza, M. G., Machado, R. B., Pfeifer, R. M., Ramos, V. S., Andrade, W. J. & Contieri, W. A. 2005. Plano de Manejo da Estação Ecológica dos Caetetus. *IF - Série Registros* 29: 1-104.
- Veloso, H. P., Rangel Filho, A. L. & Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.

CAPÍTULO 1

DENSIDADE, COMPOSIÇÃO E RIQUEZA DE ESPÉCIES SOB AS ÁRVORES DO DOSSEL EM
UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

DENSIDADE, COMPOSIÇÃO E RIQUEZA DE ESPÉCIES SOB AS ÁRVORES DO DOSSEL EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

Flaviana Maluf de Souza; Sergius Gandolfi; Ricardo Ribeiro Rodrigues

RESUMO

Apesar da importância das interações planta-planta na organização das comunidades vegetais, pouco se sabe a respeito das associações entre as árvores do dossel e do subosque nas florestas tropicais. Neste estudo, testamos a hipótese de que haveria diferenças na riqueza de espécies e na densidade de indivíduos arbustivos e arbóreos sob as copas de diferentes espécies do dossel, como consequência da ocorrência de interações espécie-específicas. Realizamos este estudo em uma parcela permanente de 10,24 ha instalada em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, na Estação Ecológica dos Caetetus, interior do estado de São Paulo. Nessa parcela, amostramos as árvores de nove espécies do estrato superior (dossel e emergentes) e todos os indivíduos arbustivos e arbóreos com diâmetro à altura do peito $\geq 4,8$ cm, situados embaixo de suas copas. Efetuamos medidas das copas das árvores do dossel para o cálculo da área e da densidade de indivíduos. A densidade total de indivíduos sob as copas não diferiu entre as espécies do dossel pela análise de variância. A análise de correspondência realizada com a matriz de densidade foi significativa, sendo que os dois primeiros eixos de ordenação explicaram 61,8% da variação total dos dados. Dentre as nove espécies do dossel, três (33%) destacaram-se por apresentar diferenças na densidade dos indivíduos de algumas espécies ocorrendo sob suas copas: *Esenbeckia leiocarpa* Engl., *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. e *Ceiba speciosa* A. St.-Hil. A riqueza de espécies, estimada por reamostragem, foi maior sob as copas de *C. speciosa*. A atração de animais frugívoros e a existência de processos alelopáticos podem ser alguns dos mecanismos responsáveis pelo padrão observado. Esses resultados confirmaram a hipótese de que existem respostas espécie-específicas às associações entre as árvores do dossel e as espécies que se desenvolvem sob suas copas. Assim, as espécies do dossel podem atuar como “filtros ecológicos”, contribuindo na determinação da composição e estrutura da comunidade estudada.

Palavras-chave: comunidade; diversidade; facilitação; interação; rarefação; floresta tropical.

TREE DENSITY, SPECIES COMPOSITION AND SPECIES RICHNESS UNDER CANOPY TREES
IN A SEASONAL SEMIDECIDUOUS FOREST

Flaviana Maluf de Souza; Sergius Gandolfi; Ricardo Ribeiro Rodrigues

ABSTRACT

Despite the recognized importance of plant-plant interactions in community assembly, knowledge about the associations between overstory and understory tree species in tropical forests is almost entirely lacking. We tested the hypothesis that there would be differences in species richness and tree density under the crowns of nine canopy tree species, as an outcome of species-specific interactions. We carried out this study in a 10.24 ha permanent plot located in a Seasonal Semideciduous Forest Reserve (Caetetus Ecological Station), in central-western São Paulo state, Brazil. In this plot, we sampled the overstory trees (canopy and emergent trees) of nine canopy species and all the individuals with diameter at breast height ≥ 4.8 cm under their crowns (understory trees). We also measured the crown diameters of canopy trees to calculate crown area and understory tree density. The overall understory tree density did not differ among canopy tree species in the analysis of variance. Correspondence analysis revealed a significant correlation between understory tree density and the identity of three overstory species: *Esenbeckia leiocarpa* Engl., *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. and *Ceiba speciosa* A. St.-Hil. The first two ordination axis accounted for 61.8% of the total data inertia. Understory species richness, estimated by resampling methods, was higher beneath *C. speciosa* canopies. The potential to attract frugivorous animals and the occurrence of allelopathy may be some of the mechanisms responsible for the observed patterns. The results confirm the occurrence of species-specific responses in the associations between overstory and understory trees. The overstory tree species may act as “ecological filters”, playing an important role in the structure and composition of the studied community.

Keywords: community; diversity; facilitation; interaction; rarefaction; tropical forest.

INTRODUÇÃO

A estrutura e a diversidade de uma comunidade vegetal podem ser resultantes de uma relação cíclica, na qual o estrato superior afeta o estabelecimento e o crescimento das espécies dos estratos inferiores e estas, conseqüentemente, influenciam o arranjo e a composição futura do dossel da floresta (Foré et al. 1997). O efeito final de uma espécie sobre outra é o produto de múltiplas e complexas interações, que podem ser positivas, como a facilitação, ou negativas, como a competição (Walker e Vitousek 1991; Callaway 1995; Crawley 1997; Holmgren et al. 1997).

As árvores são capazes de criar, manter ou modificar a heterogeneidade ambiental na floresta (Jones et al. 1997; Pickett et al. 2000), influenciando, por exemplo, os regimes de luz (Lee 1989; Kabakoff e Chazdon 1996, Tomita e Seiwa 2004), as características físico-químicas do solo (Zinke 1962; Boettcher e Kalisz 1990; Breshears et al. 1997; Amiotti et al. 2000; Garbin et al. 2006), a comunidade de microrganismos da rizosfera (Watkinson 1998) e da filosfera (Lambais et al. 2006). Cada espécie, de acordo com suas particularidades, pode fornecer ambientes preferenciais a determinados organismos, dando origem a associações espécie-específicas (Walker e Vitousek 1991; Tewksbury e Lloyd 2001; Martínez 2003; Tecco et al. 2006). Assim, por meio de mecanismos de facilitação ou inibição, algumas espécies de plantas podem selecionar as demais espécies que se estabelecem sob suas copas e no seu entorno, atuando como “filtros ecológicos” (George e Bazzaz 1999a e b; Peters et al. 2004; Tomita e Seiwa 2004).

Essa ação seletiva pode afetar a densidade de indivíduos, a composição e a riqueza de espécies da comunidade. A influência de uma planta sobre esses atributos pode ser resultante de diversos fatores, entre eles a criação de condições de luz favoráveis ou desfavoráveis ao desenvolvimento de outras espécies (pela interceptação da radiação necessária para a fotossíntese); as alterações na disponibilidade de nutrientes no solo, em decorrência da qualidade e quantidade de deposição da serapilheira; a diversificação da chuva de sementes, variando com a atratividade à fauna; o efeito de processos alelopáticos, entre outros (Vieira et al. 1994; George e Bazzaz 1999a e b; Villela e Proctor 2002; Dias et al. 2005, Tecco et al. 2006).

Nas formações florestais ricas em espécies, como as tropicais e subtropicais, existem poucos trabalhos que demonstrem a existência de associações entre plantas, sobretudo entre espécies arbóreas (Walker e Vitousek 1991; Vieira et al. 2004). A elevada diversidade, a grande heterogeneidade ambiental e a complexidade da estrutura e dos processos ecológicos que regem a dinâmica desses ambientes dificultam a detecção das interações e dos possíveis efeitos de uma planta sobre outra. Além disso, o escasso conhecimento sobre a autoecologia dessas espécies muitas vezes não nos permite prever como ocorreriam essas interações, tampouco identificar as espécies ou grupos de espécies com efeitos semelhantes e igualmente importantes na organização da comunidade.

Considerando que a magnitude do efeito de um organismo sobre outro depende do tamanho do indivíduo (Tewksbury e Lloyd 2001) e da duração da condição criada (Jones et al. 1997), podemos supor que as árvores do dossel, por serem aquelas que ocupam grandes espaços e que permanecem por mais tempo na estrutura da floresta, teriam um papel importante na determinação da composição de espécies, da abundância e do padrão de distribuição dos organismos que vivem sob suas copas.

Neste estudo, partindo da premissa de que algumas espécies do dossel apresentam particularidades que geram respostas espécie-específicas, investigamos se a seletividade decorrente desse processo seria refletida por diferenças na densidade de indivíduos e na riqueza de espécies da comunidade de plantas sob suas copas. Analisamos a comunidade arbustivo-arbórea do dossel e do subosque em uma Floresta Estacional Semidecidual para testar as seguintes hipóteses: i) as espécies do dossel apresentam diferenças na riqueza de espécies arbustivas e arbóreas sob suas copas; ii) existem diferenças na densidade de indivíduos arbustivos e arbóreos sob diferentes espécies do dossel; iii) existem diferenças na densidade de diferentes espécies sob as espécies do dossel.

MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos este estudo na Estação Ecológica dos Caetetus, localizada nos municípios de Gália e Alvinlândia, na região centro-oeste do estado de São Paulo (22°41' S; 49°10' O). A Estação abrange uma área de aproximadamente 2.200 ha de Floresta Estacional Semidecidual (Veloso et al. 1991), sendo o segundo maior remanescente dessa formação florestal no estado (Kronka et al. 2005). De acordo com o sistema de classificação de Köppen (1948), o clima da região é Cwa, ou seja, mesotérmico, subtropical e com inverno seco. A temperatura média anual é de 21,4°C, com a média das temperaturas máximas do mês mais quente (fevereiro) igual a 30,6°C e média das temperaturas mínimas do mês mais frio (julho) de 9°C. A precipitação média anual é de 1.300 mm (Destefani et al. 2005).

O local de amostragem foi uma parcela permanente de 10,24 ha (320 x 320 m), instalada pela equipe do projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, financiado pelo programa BIOTA/FAPESP. Nessa parcela, todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) \geq 4,8 cm foram plaqueadas, georreferenciadas e identificadas, sendo essas informações disponibilizadas em um banco de dados. A altitude da região compreendida pela parcela varia de 570 a 610 m. Os solos predominantes são o Argissolo Vermelho Eutrófico espessarênico (44,9%) e o Argissolo Vermelho Eutrófico/Distrófico arênico (43,1%); em menores proporções, também são encontradas áreas com Neossolo Quartzarênico Órtico gleico (7,6%), Neossolo Flúvico Ta Eutrófico vértico (4,0%) e Sedimentos Aluviais (0,4%) (P. V. Torrado, dados não publicados).

Coleta de dados

Em toda a área da parcela, fizemos o levantamento das árvores com DAP \geq 4,8 cm que estivessem no estrato superior da floresta (que convencionamos chamar apenas de “dossel”), incluindo tanto as situadas no dossel quanto as emergentes, com exceção das palmeiras. Para ser incluída em uma dessas duas categorias, cada árvore foi analisada de acordo com sua posição em relação aos indivíduos vizinhos, de forma que sua copa estivesse sempre acima das demais e que sua altura mínima fosse de 13 metros. Além disso, desconsideramos as árvores total ou

parcialmente quebradas, tortas ou com a copa tomada por lianas. As espécies pioneiras também foram excluídas da amostragem, já que possuem ciclo de vida curto (Swaine e Whitmore 1988) e, por isso, não representam a condição típica da maioria das espécies do dossel, que podem permanecer por dezenas ou até centenas de anos na floresta. Na área de projeção das copas das árvores do dossel, registramos, em campo, todos os indivíduos arbustivos e arbóreos com DAP \geq 4,8 cm, que convencionamos chamar de “indivíduos do subosque”. A identificação das espécies foi obtida no banco de dados do projeto e complementada por algumas checagens de campo. Apresentamos a classificação das famílias e a nomenclatura científica de acordo com a proposta da APG II – Angiosperm Phylogeny Group II (Souza e Lorenzi 2005).

Para cada árvore do dossel, fizemos duas medições do diâmetro da copa: a primeira, no sentido do maior comprimento e a segunda, perpendicular à primeira, ambas passando pelo tronco da árvore. A área da copa de cada árvore foi calculada de acordo com a fórmula apresentada por Mueller-Dombois e Ellenberg (1974):

$$A = \left(\frac{D_1 + D_2}{4} \right)^2 \times \pi$$

Sendo,

A = Área da copa;

D_1 e D_2 = primeiro e segundo diâmetros, respectivamente.

Análise dos dados

Com o objetivo de avaliar a existência de relações espécie-específicas entre as árvores do dossel e os indivíduos sob suas copas, utilizamos a análise de correspondência (*correspondence analysis* - CA). Essa análise, também conhecida como análise de médias recíprocas (*reciprocal averaging* - RA) é, dentre as técnicas de ordenação existentes, a mais indicada para estudos de comunidades vegetais quando se pretende investigar relações entre a ocorrência de espécies (neste caso, as espécies do subosque) e diferentes locais (que aqui, corresponderiam às espécies do dossel) (Manly 1994). Para a realização da CA, utilizamos matrizes de densidade e analisamos os eixos com autovalores superiores ao esperado pelo modelo da vara quebrada – *broken stick*

(Legendre e Legendre 1998). Essas análises foram realizadas com o auxílio do programa Fitopac 1.6 (Shepherd 2006).

Para evitar distorções provocadas pelas espécies pouco abundantes (Legendre e Legendre 1998), selecionamos apenas as espécies do dossel representadas por cinco indivíduos ou mais para a análise de correspondência. Do conjunto de dados resultante dessa seleção, consideramos para a CA somente as espécies do subosque que também atendessem a esse critério. Para testar a existência de diferenças no tamanho da copa das árvores do dossel, na riqueza de espécies e na densidade total de indivíduos sob as diferentes espécies do dossel, consideramos apenas as espécies do dossel com cinco ou mais indivíduos, mas todas as espécies do subosque, independentemente de sua abundância.

Examinamos a normalidade e homogeneidade de variâncias e posteriormente testamos a existência de diferenças no tamanho da copa das espécies do dossel e na densidade de indivíduos no subosque por meio de análises de variância (ANOVA), seguidas pelo teste de Tukey para as comparações múltiplas, com 5% de significância (Zar 1999).

Para verificar se existiam diferenças na riqueza de espécies sob as espécies do dossel, agrupamos todas as árvores do dossel por espécie e obtivemos a lista das espécies que ocorreram sob suas copas, com as respectivas abundâncias. Como o número total de indivíduos da comunidade embaixo de cada espécie do dossel variou, utilizamos técnicas de reamostragem para estimar a riqueza de espécies independente da densidade (“riqueza numérica” – Magurran 2004), possibilitando, assim, a comparação entre comunidades com tamanhos diferentes. Para estimar a riqueza média de espécies de cada comunidade e seu respectivo intervalo de confiança (95%), executamos a “análise de diversidade de espécies” do programa EcoSim 7.0 (Gotelli e Entsminger 2001). Nessa análise, utilizamos os indivíduos como unidades amostrais, selecionamos o algoritmo para “curva de rarefação” e definimos os níveis de abundância dependendo do tamanho amostral a ser comparado. Aplicamos o método de amostragem com reposição (*independent sampling*), com 1.000 iterações em cada simulação. Esse procedimento foi feito várias vezes, de modo que a espécie do dossel com a maior comunidade sob suas copas fosse “rarefeita” para todos os tamanhos amostrais das comunidades sob as demais espécies e assim, sucessivamente, da maior comunidade para a menor, até que todas as espécies pudessem ser comparadas. Finalmente, após a obtenção dessas estimativas, analisamos as espécies do dossel

duas a duas, comparando o número total de espécies (observado) da menor comunidade ao intervalo de confiança da média da maior comunidade, estimado para o mesmo tamanho amostral da primeira. A inclusão do número total de espécies da menor comunidade nesse intervalo foi considerada como indicadora de ausência de diferenças significativas.

RESULTADOS

Características gerais da comunidade

No levantamento geral do estrato superior, selecionamos 181 indivíduos, representados por 32 espécies. Sob as copas dessas árvores, encontramos 1.486 indivíduos e 83 espécies, em um total de 86 espécies em todo o levantamento (Anexo1).

Entre as 32 espécies amostradas no dossel, quase a metade (14) esteve representada por somente um indivíduo. Apenas nove espécies (28%) ocorreram com cinco indivíduos ou mais e foram, portanto, consideradas para as análises. Estas espécies foram representadas por um total de 138 indivíduos, decrescendo na seguinte ordem de abundância: *Aspidosperma polyneuron* (50), *Balfourodendron riedelianum* (26), *Piptadenia gonoacantha* (14), *Astronium graveolens* (10), *Esenbeckia leiocarpa* (10), *Centrolobium tomentosum* (9), *Savia dictyocarpa* (8), *Acacia polyphylla* (6) e *Ceiba speciosa* (5). Sob as copas dessas nove espécies do dossel, estavam presentes 1.008 indivíduos de 74 espécies. Apenas 26 espécies ocorreram com uma abundância mínima de cinco indivíduos, correspondendo a um total de 925 indivíduos do subosque considerados para a maior parte das análises.

A área total ocupada pelas copas dessas 138 árvores do dossel foi de 7.775,6 m², sendo quase a metade dessa área (45,2%) formada pelas copas de *A. polyneuron*. A área média da copa diferiu apenas entre *A. polyneuron* e *E. leiocarpa* ($F_{8; 129} = 2,170$; $p = 0,034$; Tabela 1).

Entre as espécies do subosque representadas por cinco indivíduos ou mais, *Metrodorea nigra* foi a que apresentou a maior densidade ($F_{25; 3536} = 82,080$; $p < 0,0001$; Tabela 2), com pelo menos seis vezes mais indivíduos que as demais espécies (Tabela 2). A densidade média de *M. nigra* variou de 0,0198 indivíduos/m² sob *E. leiocarpa* a 0,1074 indivíduos/m² sob *A. polyphylla*.

A frequência de ocorrência dessa espécie variou de 30% sob *E. leiocarpa* a 100% sob *Centrolobium tomentosum* e *Ceiba speciosa*.

Tabela 1 – Abundância e área da copa das espécies do dossel com cinco indivíduos ou mais e densidade de indivíduos sob suas copas (média \pm erro padrão). Dt – todos os indivíduos amostrados no subosque; D₅ – indivíduos das espécies do subosque com abundância maior ou igual a cinco. Os valores entre parênteses correspondem à abundância total dos indivíduos do subosque, seguida pela abundância das espécies do subosque com cinco indivíduos ou mais.

Espécie	Código	Abundância	Área da copa (m ²)*	Densidade (indivíduos/m ²)	
				Dt	D ₅
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	Aspo	50 (462-428)	70,3 \pm 6,3 ^b	0,155 \pm 0,015	0,140 \pm 0,012
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	Bari	26 (200-176)	60,6 \pm 10,4 ^{ab}	0,170 \pm 0,019	0,151 \pm 0,018
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	Pigo	14 (80-74)	44,4 \pm 4,3 ^{ab}	0,151 \pm 0,032	0,140 \pm 0,030
<i>Astronium graveolens</i>	Asgr	10 (60-57)	48,0 \pm 9,6 ^{ab}	0,127 \pm 0,023	0,121 \pm 0,024
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	Esle	10 (37-36)	30,4 \pm 4,8 ^a	0,133 \pm 0,014	0,130 \pm 0,015
<i>Centrolobium tomentosum</i>	Ceto	9 (64-63)	44,7 \pm 9,4 ^{ab}	0,181 \pm 0,021	0,177 \pm 0,020
<i>Savia dictyocarpa</i>	Sadi	8 (35-33)	32,8 \pm 8,1 ^{ab}	0,173 \pm 0,034	0,170 \pm 0,035
<i>Acacia polyphylla</i>	Acpo	6 (27-23)	43,0 \pm 14,2 ^{ab}	0,149 \pm 0,049	0,128 \pm 0,040
<i>Ceiba speciosa</i>	Chsp	5 (43-35)	70,7 \pm 18,4 ^{ab}	0,140 \pm 0,029	0,115 \pm 0,022

* Letras iguais indicam que as médias não diferiram entre as espécies pela ANOVA ($p < 0,05$).

Relações entre o dossel e o subosque

A densidade de indivíduos sob as copas foi semelhante entre as nove espécies do dossel, tanto quando consideramos todos os indivíduos do subosque ($F_{8; 129} = 0,375$; $p = 0,932$; Tabela 1) quanto apenas as espécies representadas por cinco indivíduos ou mais ($F_{8; 129} = 0,446$; $p = 0,891$; Tabela 1).

A análise de correspondência apresentou valores de inércia superiores aos da vara quebrada para os dois primeiros eixos de ordenação, ou seja, valores maiores do que o esperado para uma matriz de dados aleatórios. A porcentagem de inércia acumulada para esses dois eixos, isto é, a quantidade de variação explicada, foi de 61,8%.

Analisando a expressão gráfica dos escores das espécies do dossel para os eixos 1 e 2, observamos que das nove espécies analisadas, três (33%) destacaram-se por apresentar maior distância do centróide (0;0): *Esenbeckia leiocarpa*, *Savia dictyocarpa* e *Ceiba speciosa*, respectivamente, da mais distante para a mais próxima (Figura 1a). A análise conjunta da expressão gráfica dos escores das espécies do dossel (Figura 1a) e dos escores das espécies do subosque (Figura 1b) mostrou que a ordenação dessas três espécies do dossel foi influenciada

especialmente pela densidade de *E. leiocarpa* e *Holocalyx balansae* (sob *E. leiocarpa*); de *Chrysophyllum gonocarpum* e *S. dictyocarpa* (sob *S. dictyocarpa*) e de *Machaerium stipitatum*, *Rhamnidium elaeocarpum* e *Balfourodendron riedelianum* (sob *C. speciosa*).

Tabela 2 – Densidade de indivíduos das espécies do subosque com abundância maior ou igual a cinco, amostradas sob as copas das árvores do dossel (média ± erro padrão).

Código	Espécie	Densidade (indivíduos/m ²)*
Meni	<i>Metrodorea nigra</i>	0,0652 ± 0,0049 ^e
Trcl	<i>Trichilia clausenii</i>	0,0103 ± 0,0017 ^d
Esle	<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	0,0084 ± 0,0024 ^{cd}
Trca	<i>Trichilia catigua</i>	0,0084 ± 0,0015 ^{cd}
Ocin	<i>Ocotea indecora</i>	0,0082 ± 0,0013 ^{bcd}
Aspo	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	0,0066 ± 0,0015 ^{abcd}
Syro	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	0,0046 ± 0,0014 ^{abcd}
Ceto	<i>Centrolobium tomentosum</i>	0,0037 ± 0,0008 ^{abcd}
Bari	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	0,0033 ± 0,0009 ^{abcd}
Chgo	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0,0032 ± 0,0015 ^{abcd}
Sadi	<i>Savia dictyocarpa</i>	0,0032 ± 0,0015 ^{abcd}
Crfl	<i>Croton floribundus</i>	0,0026 ± 0,0007 ^{abc}
Asgr	<i>Astronium graveolens</i>	0,0018 ± 0,0007 ^{abc}
Eura	<i>Eugenia ramboi</i>	0,0018 ± 0,0007 ^{abc}
Syol	<i>Syagrus oleracea</i>	0,0018 ± 0,0006 ^{abc}
Trpa	<i>Trichilia pallida</i>	0,0017 ± 0,0006 ^{abc}
Cago	<i>Casearia gossypiosperma</i>	0,0012 ± 0,0004 ^{abc}
Caxa	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0,0011 ± 0,0004 ^{ab}
Mast	<i>Machaerium stipitatum</i>	0,0011 ± 0,0004 ^{ab}
Cuve	<i>Cupania vernalis</i>	0,0010 ± 0,0005 ^a
Rhel	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	0,0009 ± 0,0004 ^a
Diso	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	0,0008 ± 0,0003 ^a
Pigo	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	0,0008 ± 0,0003 ^a
Hoba	<i>Holocalyx balansae</i>	0,0007 ± 0,0003 ^a
Negl	<i>Neomitranthes glomerata</i>	0,0006 ± 0,0003 ^a
Acco	<i>Actinostemon concolor</i>	0,0004 ± 0,0002 ^a

* Letras iguais indicam que as médias não diferiram entre as espécies pela ANOVA (p < 0,05).

No subosque, os indivíduos de *H. balansae* ocorreram apenas embaixo de *E. leiocarpa* e de *Aspidosperma polyneuron*, porém, com maior densidade sob *E. leiocarpa* (Figura 2a). Os indivíduos de *E. leiocarpa*, por sua vez, embora presentes também sob a copa de outras espécies, ocorreram em maior densidade sob os indivíduos de *E. leiocarpa* que estavam no dossel (Figura 2b). Os indivíduos de *C. gonocarpum* e de *S. dictyocarpa* ocorreram embaixo de quase todas as espécies do dossel, mas em maior densidade sob os indivíduos de *S. dictyocarpa* (Figuras 2c e

2d). *M. stipitatum*, *R. elaeocarpum* e *B. riedelianum* ocorreram em maior densidade sob *C. speciosa* (Figuras 2e, 2f e 2g).

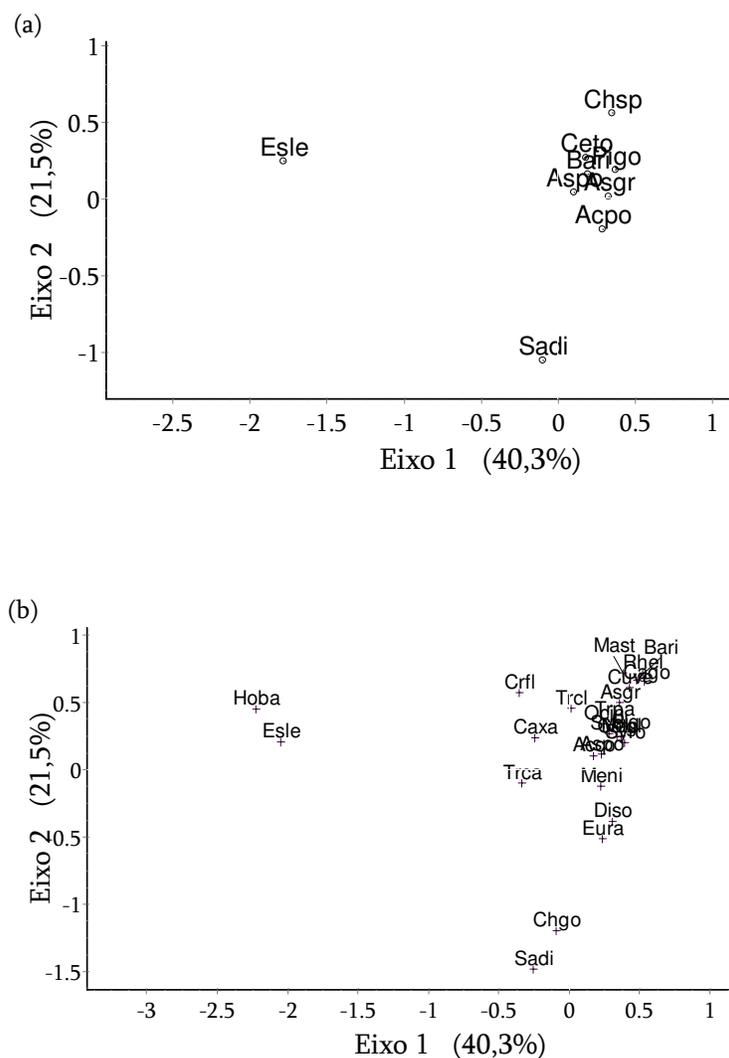


Figura 1 – Escores das espécies do dossel (a) e do subosque (b) resultantes da análise de correspondência entre as árvores do dossel e a densidade de indivíduos sob suas copas. Os valores entre parênteses correspondem à variação explicada por cada eixo. As abreviações dos nomes das espécies do dossel e do subosque são apresentadas nas tabelas 1 e 2, respectivamente.

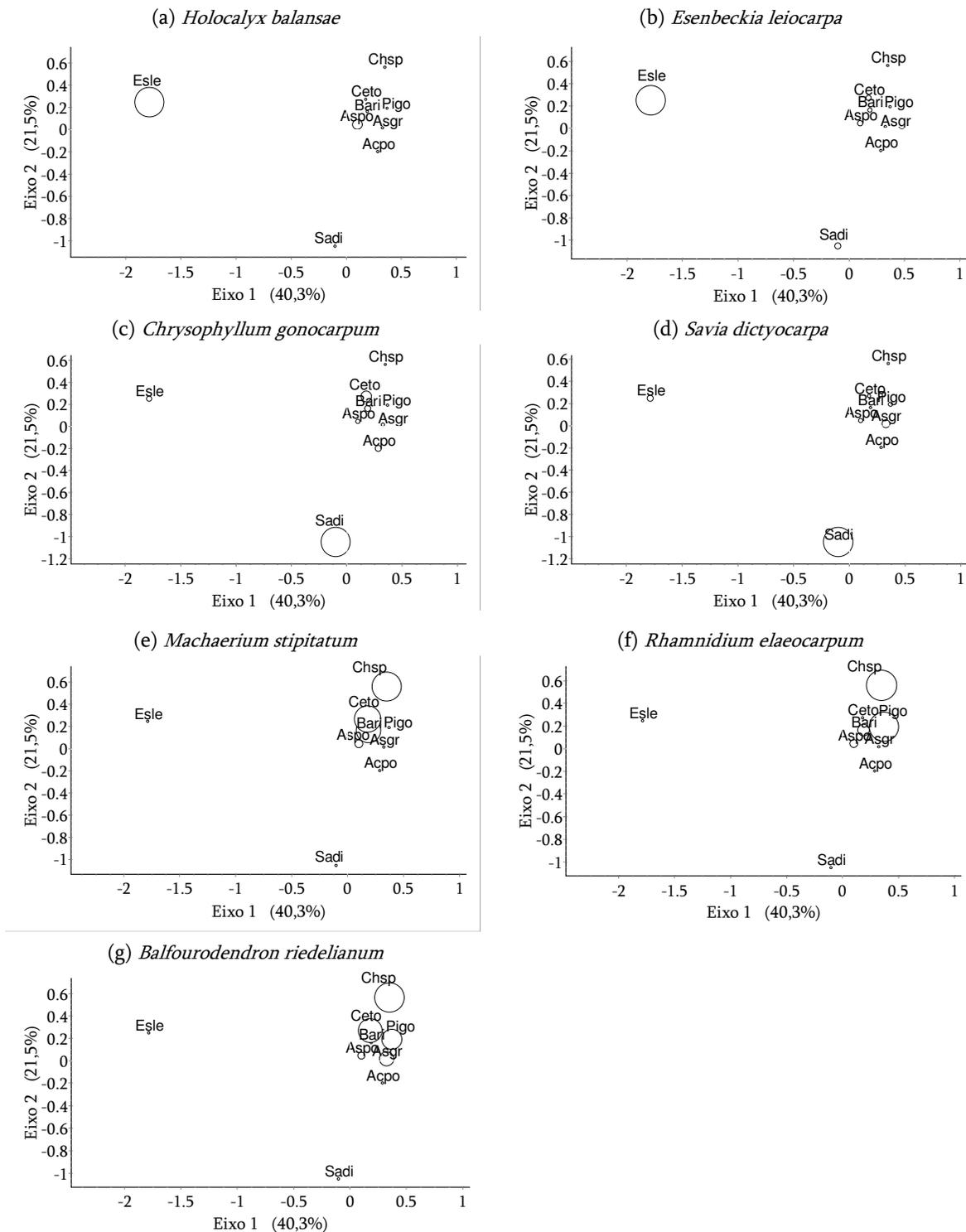


Figura 2 – Representação da densidade de indivíduos (diretamente proporcional ao tamanho de cada círculo) das sete espécies do subosque que mais contribuíram para a ordenação resultante da análise de correspondência: (a) *Holocalyx balansae*; (b) *Esenbeckia leiocarpa*; (c) *Chrysophyllum gonocarpum*; (d) *Savia dictyocarpa*; (e) *Machaerium stipitatum*; (f) *Rhamnidium elaeocarpum*; (g) *Balfourodendron riedelianum*. As posições dos círculos correspondem aos escores das espécies do dossel. As abreviações dos nomes das espécies do dossel são apresentadas na tabela 1.

De maneira geral, a riqueza de espécies do subosque não diferiu entre as espécies do dossel (Tabela 3). De todas as espécies, *Ceiba speciosa* foi a única cujo valor estimado de riqueza ficou acima do limite superior dos intervalos de confiança de *Acacia polyphylla*, *Astronium graveolens*, *Centrolobium tomentosum*, *Esenbeckia leiocarpa* e *Savia dictyocarpa* (Tabela 3). Portanto, é possível afirmar que *Ceiba speciosa* apresentou maior riqueza sob suas copas para o mesmo tamanho amostral da comunidade presente sob cada uma dessas cinco espécies.

Tabela 3 – Média (\bar{s}) e intervalo de confiança (95%) do número de espécies arbustivas e arbóreas sob as copas das espécies do dossel, estimados por reamostragem para comparações duas a duas. Os números entre parênteses correspondem ao total de indivíduos e ao total de espécies do subosque amostrados sob cada espécie do dossel, respectivamente. Em destaque, as espécies do dossel que apresentaram diferenças em relação à riqueza de espécies sob suas copas. Li – limite inferior do intervalo de confiança; Ls – limite superior do intervalo de confiança.

Espécies do dossel	<i>A. polyphylla</i> (27; 10)			<i>S. dictyocarpa</i> (35; 12)			<i>E. leiocarpa</i> (37; 12)			<i>C. speciosa</i> (43; 19)			<i>A. graveolens</i> (60; 19)			<i>C. tomentosum</i> (64; 19)			<i>P. gonoacantha</i> (80; 23)			<i>B. riedelianum</i> (200; 40)		
	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls	\bar{S}	Li	Ls
<i>Aspidosperma polyneuron</i> *	11,7	8	16	14,0	10	18	14,5	10	19	15,8	12	20	19,3	14	24	20,0	15	25	22,4	17	27	36,2	31	42
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	12,7	9	17	15,0	11	19	15,7	11	20	17,1	13	21	21,0	17	25	21,6	17	26	24,7	20	29	-	-	-
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	12,4	9	16	14,5	11	18	15,1	12	19	16,4	13	20	19,8	17	22	20,5	18	23	-	-	-	-	-	-
<i>Centrolobium tomentosum</i>	12,4	10	15	14,3	12	17	14,9	12	18	15,9	13	18	18,5	17	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Astronium graveolens</i>	11,9	9	15	14,0	11	17	14,4	11	17	15,8	13	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceiba speciosa</i>	14,1	11	17	16,6	14	19	17,3	15	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	10,3	8	12	11,7	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Savia dictyocarpa</i>	10,3	8	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acacia polyphylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

* *Aspidosperma polyneuron* teve 462 indivíduos sob suas copas, representados por 54 espécies.

DISCUSSÃO

Características gerais da comunidade

O reduzido número de espécies tanto do dossel quanto do subosque com abundância igual ou superior a cinco indivíduos (34%) reforça a afirmação de que a alta diversidade das florestas tropicais está intimamente relacionada à presença de um grande número de espécies ocorrendo em baixa densidade (Hartshorn 1980). Contudo, embora apenas nove espécies do dossel estejam representadas por cinco indivíduos ou mais, área total ocupada pelas copas de seus 138 indivíduos representa uma parcela significativa do estrato superior da floresta. Considerando que a parcela tem uma área de 10,24 ha e que cerca de 36% dessa área são formados por clareiras (A. M. Z. Martini, dados não publicados), os indivíduos das nove espécies do dossel considerados neste estudo compõem quase 12% do dossel da floresta.

Aspidosperma polyneuron é uma espécie que merece destaque no que se refere à ocupação do dossel. Além de possuir copas grandes e elevada abundância, o que lhe atribuiu quase metade da área de cobertura do estrato superior, esta é a única espécie perenifólia dentre as nove espécies estudadas. Tais características lhe conferem importante papel na manutenção de parte da cobertura da floresta durante o inverno, quando as árvores decíduas e semidecíduas criam grandes aberturas no dossel.

Essas mudanças sazonais no grau de cobertura do dossel interferem diretamente na quantidade e qualidade de luz que chegam ao interior da floresta (Lee 1989), alterando as características microclimáticas do subosque, como a temperatura do solo e a evaporação (Pinker 1980; Larcher 2000). Tais mudanças, por sua vez, podem influenciar positiva ou negativamente a sobrevivência e o desenvolvimento da vegetação do subosque, dependendo das características ecológicas das espécies que ocupam esse estrato (Lee 1989; Kabakoff e Chazdon 1996; Montgomery e Chazdon 2002).

A elevada densidade de *Metrodorea nigra* sob as espécies amostradas no dossel reproduz o padrão observado para a comunidade de toda a parcela, onde essa espécie representa 37,8% dos indivíduos registrados (Rodrigues et al., dados não publicados). Em um outro estudo realizado no mesmo remanescente florestal, a cerca de 2 km da parcela, *M. nigra* também foi a espécie mais abundante, correspondendo a 47% dos indivíduos com DAP \geq 5,0 cm (Durigan et al. 2000).

Esses resultados contrastam com os obtidos por Franco (2002), que em um outro trecho dessa mesma floresta, distante cerca de 3 km da parcela, não encontrou nenhum indivíduo de *M. nigra* com DAP $\geq 5,0$ cm em uma área amostral de 1 hectare.

Essa alta dominância de *M. nigra* é bastante evidente na área da parcela e constitui-se um objeto potencial para estudos futuros. Mecanismos como propagação vegetativa e alelopatia devem ser investigados como possíveis razões para explicar o padrão de ocorrência dessa espécie. Esta última hipótese é reforçada pela presença de alcalóides e cumarinas em galhos, folhas e frutos de *M. nigra* (Muller et al. 1995), dada a natureza potencialmente alelopática desses compostos (Rice 1984; Harborne 1997).

Relações entre o dossel e o subosque

A hipótese de que as espécies do dossel apresentariam diferenças na riqueza sob suas copas foi aceita com base nos valores estimados de riqueza e dos respectivos intervalos de confiança de cada comunidade sob as diferentes espécies do dossel. Contudo, essa diferença restringiu-se apenas a *Ceiba speciosa*, que apresentou maior número de espécies sob suas copas em relação a cinco das oito espécies com as quais foi comparada. Dias et al. (2005), em uma área de restinga no estado do Rio de Janeiro, também observaram uma maior riqueza de espécies no subosque das ilhas de vegetação quando dominadas por *Clusia hilariana* Schltl.. Os autores atribuíram esse resultado às características arquiteturas da espécie, que lhe confeririam maior atratividade aos animais potencialmente dispersores. Fato semelhante parece acontecer com *Ceiba speciosa*. Embora a síndrome de dispersão descrita para essa espécie seja a anemocoria (Morellato 1991), existem relatos de que as sementes de *C. speciosa* são ingeridas por primatas (Olmos et al. 1997) e aves (Joly 1991; Willis 2002). Suas flores rosadas, grandes e vistosas atraem a avifauna (Galetti 1993; Willis 2002) e a paina dos frutos é utilizada por várias espécies para forrar o ninho (A. Z. Antunes, comunicação pessoal). Além de suas flores e frutos, o grande porte e a deciduidade de *C. speciosa* também podem ser atrativos para a avifauna. Árvores sem folhas são comumente utilizadas como poleiros, postos para vigilância e captura de presas, ou ainda como local de exibição dos machos para as fêmeas de algumas espécies de aves frugívoras ou onívoras (A. Z. Antunes, comunicação pessoal). Desse modo, tanto os primatas quanto as aves, ao visitarem as flores e frutos ou utilizarem os galhos de *C. speciosa* podem defecar ou

regurgitar sementes ingeridas anteriormente, contribuindo para o aumento da riqueza de espécies sob suas copas.

Além disso, *C. speciosa* perde completamente suas folhas a partir de abril (Morellato 1991), antes de todas as demais espécies decíduas analisadas, com exceção apenas de *Centrolobium tomentosum* (Morellato 1991). Considerando que abril é o primeiro mês da estação seca (Destefani et al. 2005) e que provavelmente ainda há água disponível no solo, é possível que o aumento da luminosidade no subosque decorrente da queda das folhas de *C. speciosa*, aliado à disponibilidade de água ainda existente naquele período crie condições favoráveis para o estabelecimento de diversas espécies. Assim, *C. speciosa* poderia exercer uma função semelhante à das chamadas *nurse plants*, que favorecem algumas espécies, promovendo melhores condições para a germinação, sobrevivência e/ou crescimento das plântulas sob si (Franco e Nobel 1989; Holmgren et al. 1997; Withgott 2000).

Se considerássemos apenas a ocorrência e a época da deciduidade, seria de se esperar que *Centrolobium tomentosum* também apresentasse maior riqueza sob suas copas, já que, assim como *Ceiba speciosa*, perde as folhas antes das demais espécies do dossel estudadas. Entretanto, *Centrolobium tomentosum* não possui outros atrativos a animais frugívoros. Seus frutos, do tipo sâmara, apresentam espinhos e são alados (Lorenzi 1992), sendo a dispersão feita exclusivamente pelo vento (Morellato 1991). Outro aspecto a ser considerado é o fato de que *C. tomentosum* é uma espécie que apresenta quebras frequentes de seus galhos (A. M. Z. Martini, dados não publicados). Com isso, é possível que *C. tomentosum* restrinja as espécies sob suas copas ao prejudicar o estabelecimento daquelas que não são capazes de se recuperar das injúrias mecânicas provocadas pela queda de seus galhos, assim como observado por Peters et al. (2004) em relação à queda das folhas da palmeira *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav..

A hipótese de que a densidade de indivíduos do subosque diferiria entre as espécies do dossel foi rejeitada. Esse resultado contraria o que foi relatado por alguns autores (Vieira et al. 2004; Dias et al. 2005), sugerindo que a possível seletividade das espécies do dossel não tem reflexos na estrutura da comunidade estudada, quando considerada apenas essa variável. Por outro lado, a existência de diferenças entre as espécies do dossel na densidade de indivíduos de diferentes espécies do subosque foi evidenciada pelos resultados da análise de correspondência,

sugerindo que as respostas das associações entre o dossel e o subosque podem ser espécie-específicas.

Além da maior riqueza de espécies ocorrendo sob *C. speciosa*, a diferenciação significativa de três espécies do dossel com relação à densidade de indivíduos de diferentes espécies sob suas copas traz um aspecto interessante para a discussão sobre as regras de organização das comunidades vegetais. Há muitas décadas, os estudos nas florestas das regiões tropicais e subtropicais têm explicado a coexistência do grande número de espécies nesses ecossistemas pela teoria da “partilha de nicho”, segundo a qual as espécies seriam especializadas a diferentes recursos e ocupariam diferencialmente microambientes da floresta (Grubb 1977; Denslow 1980, 1987; Kobe 1999; Penfold e Lamb 2002; Silvertown 2004). Nos últimos anos, muitos autores vêm contestando o grau de importância desse mecanismo para a coexistência das espécies e reforçando o papel dos eventos estocásticos na sucessão (veja a revisão de Brokaw e Busing 2000; Hubbell 2001). Alguns autores defendem a idéia de que a presença de uma espécie em um determinado local é definida, sobretudo, pela chegada de propágulos (teoria da “limitação de dispersão” – Dalling et al. 1998; Hubbell et al. 1999; Obiri e Lawes 2004). Nesse contexto, a resposta diferencial das espécies dos estratos inferiores em relação à composição do dossel observada no presente trabalho pode ser considerada um indicativo da existência de processos determinísticos (partilha de recursos) na organização da comunidade estudada.

Ao analisarmos as espécies do subosque que mais contribuíram para o padrão de diferenciação entre as espécies do dossel, notamos que tanto *E. leiocarpa* quanto *S. dictyocarpa* apresentaram maior densidade de indivíduos coespecíficos embaixo de suas copas. Essas espécies têm em comum o fato de serem autocóricas (Morellato 1991). Isso poderia limitar a dispersão das sementes a curtas distâncias, resultando em uma grande densidade de sementes caindo próximas à planta-mãe, corroborando a teoria da limitação de dispersão. Contudo, a dispersão das sementes por si só não é suficiente para explicar os padrões de distribuição espacial das plantas adultas em uma comunidade; os fatores bióticos e abióticos que influenciam o recrutamento e a mortalidade dos indivíduos também podem contribuir significativamente (Hutchings 1997). Entre os principais fatores bióticos que influenciam esse padrão, estão a germinação e a sobrevivência das sementes e plântulas ao ataque de predadores, herbívoros e patógenos (Hutchings 1997). Assim, se as sementes de *E. leiocarpa* concentram-se nas

proximidades da planta-mãe em virtude da autocoria, é provável que algumas estratégias sejam empreendidas por essa espécie para assegurar a alta sobrevivência das plântulas, de modo que a população adulta resultante seja formada por indivíduos pouco dispersos e próximos entre si.

No caso de *E. leiocarpa*, há evidências de que a alelopátia pode ser um dos mecanismos responsáveis pelos padrões observados na comunidade estudada. Uma delas é o fato de que *E. leiocarpa* possui substâncias com potencial alelopático em suas folhas e raízes (Delle Monache et al. 1989; Delle Monache et al. 1990; Nakatsu et al. 1990; Michael 1993). Além disso, extratos de folhas e cascas de *E. leiocarpa* produzem efeitos deletérios sobre a germinação das sementes e o desenvolvimento de plântulas de alface em laboratório (Souza et al., capítulo 3). Em relação à *S. dictyocarpa*, não existem estudos sobre a autoecologia dessa espécie que forneçam indicativos de características responsáveis pelo padrão de ocorrência de indivíduos sob suas copas.

Para *C. speciosa*, pode ser que as mudanças microambientais causadas pela deciduidade favoreçam as espécies que foram encontradas predominantemente sob suas copas; contudo, é preciso investigar as diferenças dos fatores abióticos possivelmente alterados por esse evento (luz, temperatura, umidade, deposição de serapilheira e disponibilidade de nutrientes etc.) entre essa espécie e as demais espécies decíduas do dossel para verificar a existência de mudanças exclusivas sob as copas dessa espécie.

Nos ecossistemas com baixa diversidade ou com condições ambientais extremas, a influência das espécies arbustivas e arbóreas sobre a comunidade de plantas dos estratos inferiores é bem documentada (Pugnaire et al. 1996; Moro et al. 1997; McKenzie et al. 2000; Michalet et al. 2002; Rossi e Villagra 2003; Schade et al. 2003). Nas florestas mais úmidas, raramente são relatados efeitos positivos do dossel no subosque (Michalet et al. 2002). No Brasil, existem poucos trabalhos que indiquem associações positivas ou negativas entre as espécies arbóreas e a comunidade sob suas copas. Quando existentes, os estudos descrevem interações das plantas em locais cujas características contrastam significativamente com as condições da nossa área de estudo (Vieira et al. 1994; Villela e Proctor 2002; Dias et al. 2005). Trata-se de ambientes onde existe uma forte dominância de uma ou poucas espécies no dossel e que, em geral, apresentam condições desfavoráveis à sobrevivência e desenvolvimento das plantas, como a exposição do solo à alta radiação solar (Dias et al. 2005). Uma exceção é o trabalho de Peters et

al. (2004) realizado na Amazônia peruana, no qual os autores mostraram os efeitos negativos da palmeira *Iriartea deltoidea* sobre a sobrevivência das plântulas de algumas espécies.

Diante dos resultados obtidos, acreditamos que a influência das árvores do dossel sobre as espécies dos estratos inferiores seja mais freqüente e tenha mais importância do que o relatado até o presente momento para as formações florestais com alta diversidade. Nas florestas tropicais, a alta diversidade e a infinidade de fatores que atuam na dinâmica florestal dificultam a detecção de padrões nas associações entre as espécies. Processos como a dispersão de propágulos e as interações com herbívoros e patógenos podem mascarar os efeitos de uma espécie sobre outra. Soma-se a isso o fato de que as interações são altamente variáveis no tempo e no espaço. No caso das árvores do dossel, sabe-se que sua influência nem sempre ocorre de forma homogênea por toda a área embaixo da copa. Algumas mudanças nas características microambientais causadas pelas árvores, como a composição de nutrientes, a matéria orgânica, o pH e a umidade do solo, podem variar em anéis concêntricos a partir do tronco em direção à periferia da copa (Zinke 1962; Moro et al. 1997) ou ainda com a orientação cardinal (Breshears et al. 1997; Rossi e Villagra 2003).

As interações também podem mudar ao longo do ciclo de vida das plantas (Barnes e Archer 1996; Callaway e Walker 1997; Dias et al. 2005), com alterações sazonais e interanuais nas condições climáticas (Kleb e Wilson 1997) ou ainda, com a posição da comunidade na paisagem (Schade et al. 2003). Desse modo, os padrões de associação observados em fases mais jovens das plantas podem não se refletir na comunidade adulta e vice-versa, evidenciando a necessidade de estudos de longo-prazo. Por fim, as interações podem variar em relação à natureza (positiva, negativa ou neutra) e magnitude (Callaway 1995; Callaway e Walker 1997; George e Bazzaz 1999b) de acordo com cada espécie na comunidade e com as características de sua vizinhança (Barnes e Archer 1996).

Em síntese, considerando as nove espécies do dossel analisadas, encontramos indícios de que algumas delas possam interferir na organização da comunidade, particularmente na riqueza e na densidade de indivíduos de diferentes espécies sob suas copas. Os resultados obtidos sugerem a existência de associações espécie-específicas entre as espécies arbóreas do dossel e do subosque, com destaque para *Ceiba speciosa*, *Esenbeckia leiocarpa* e *Savia dictyocarpa*, que parecem contribuir de forma diferenciada na organização da comunidade estudada. Entretanto,

é preciso levar em conta que, neste estudo, o número de espécies do dossel incluídas nas análises corresponde a 28% das espécies mais abundantes nesse estrato, sendo que as espécies que se destacaram correspondem a cerca de 10% deste conjunto. Isso restringe a extrapolação dos padrões observados para a comunidade como um todo e até mesmo para outras comunidades em florestas estacionais semidecíduais, não deixando, contudo, de ser um indicativo da importância das associações entre as espécies arbóreas nessas florestas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amiotti, N. M., Zalba, P., Sánchez, L. F. & Peinemann, N. 2000. The impact of single-trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* 81: 3283-3290.
- Barnes, P. W. & Archer, S. 1996. Influence of an overstorey tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: implications for patch dynamics. *Oecologia* 105: 493-500.
- Boettcher, S. E. & Kalisz, P. J. 1990. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* 71: 1365-1372.
- Breshears, D. D., Rich, P. M., Barnes, F. J. & Campbell, K. 1997. Overstorey-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7: 1201-1215.
- Brokaw, N. & Busing, R. T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R. M. & Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Crawley, M. J. 1997. The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 475-531. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Dalling, J. W., Hubbell, S. P. & Silveira, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.
- Delle Monache, F., Benedetto, R., Souza, M. A. M. & Sandor, P. 1990. *Esenbeckia leiocarpa*: IIa. Further components. *Gazzetta Chimica Italiana* 120: 387-389.
- Delle Monache, F., Delle Monache, G., Souza, M. A. M., Cavalcanti, M. S. & Chiappeta, A. 1989. Isopentenylindole derivatives and other components of *Esenbeckia leiocarpa*. *Gazzetta Chimica Italiana* 119: 435-439.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical forest trees. *Biotropica, Supplement* 12: 47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 431-451.

- Destefani, A. C. C., Santos, E. A., Marin, F. R., Pardi, M. M., Muniz, M. R. A., Sentelhas, P. C., Lima, R. A. F. & Gandolfi, S. 2005. 4º Relatório Científico do Projeto Parcelas Permanentes. Parte II - Fatores abióticos. Clima. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parapre.php>. Acessado em 01/2006.
- Dias, A. T. C., Zaluar, H. L. T., Ganade, G. & Scarano, F. R. 2005. Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. *Journal of Tropical Ecology* 21: 343-347.
- Durigan, G., Franco, G. A. D. C. & Saito, M. B. J. B. 2000. Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta da Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 369-381.
- Foré, S. A., Vankat, J. L. & Schaefer, R. L. 1997. Temporal variation in the woody understory of an old-growth *Fagus-Acer* forest and implications for overstory recruitment. *Journal of Vegetation Science* 8: 607-614.
- Franco, A. C. & Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Franco, G. A. D. C. 2002. Florística e fitossociologia de duas unidades do mosaico florestal da Estação Ecológica dos Caetetus - Floresta Estacional Semidecidual, Gália - SP. Dissertação de Mestrado - Piracicaba, SP. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) in a Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419-425.
- Garbin, M. L., Zandavalli, R. B. & Dillenburg, L. R. 2006. Soil patches of inorganic nitrogen in subtropical Brazilian plant communities with *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil* 286: 323-337.
- George, L. O. & Bazzaz, F. A. 1999a. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833-845.
- George, L. O. & Bazzaz, F. A. 1999b. The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 846-856.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Harborne, J. B. 1997. Plant Secondary Metabolism. In: Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 132-155. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12: 23-30.

- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J. & Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. In: Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 325-358. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Joly, A. B. 1991. *Botânica - introdução à taxonomia vegetal*. Editora Nacional, São Paulo.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Kabakoff, R. P. & Chazdon, R. L. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 779-788.
- Kleb, H. L. & Wilson, S. D. 1997. Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *The American Naturalist* 150: 283-298.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- Köppen, W. P. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Economica, Mexico.
- Kronka, F. J. N., Nalon, M. A., Matsukuma, C. K., Kanashiro, M. M., Pavao, M., Durigan, G., Lima, L. M. P. R., Guillaumon, J. R., Baitello, J. B. & Borgo, S. C. 2005. *Inventário florestal da vegetação natural do estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Florestal, Imprensa Oficial, São Paulo, SP.
- Lambais, M. R., Crowley, D. E., Cury, C., Büll, R. C. & Rodrigues, R. R. 2006. Bacterial diversity in tree canopies of the Atlantic Forest. *Science* 312: 1917.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. RiMa, São Carlos, SP.
- Lee, D. W. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 5: 65-79.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science B. V., Amsterdam.

- Lorenzi, H. 1992. *Árvores Brasileiras - Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Manly, B. F. J. 1994. *Multivariate statistical methods - A primer*. Chapman & Hall, London, UK.
- Martínez, M. L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology* 168: 333-345.
- McKenzie, D., Halpern, C. B. & Nelson, C. R. 2000. Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington, USA. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1655-1666.
- Michael, J. P. 1993. Quinoline, Quinazoline, and Acridone Alkaloids. *Natural Product Reports* 10: 99-108.
- Michalet, R., Rolland, Ch., Joud, D., Gafta, D. & Callaway, R. M. 2002. Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology* 165: 145-160.
- Michalet, R., Brooker, R. W., Lohengrin A. Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R. M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- Montgomery, R. A. & Chazdon, R. L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Campinas, SP). Tese de Doutorado – Campinas, SP. UNICAMP.
- Moro, M. J., Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. 1974. Wiley, New York.
- Müller, A. H., Vieira, P. C., das G., F., Silva, F. & Fernandes, J. B. 1995. Dihydrochalcones, coumarins and alkaloids from *Metrodorea nigra*. *Phytochemistry* 40: 1797-1800.
- Nakatsu, T., Johns, T. & Kubo, I. 1990. Isolation, structure and synthesis of novel 4 quinolinone alkaloids from *Esenbeckia leiocarpa*. *Journal of Natural Products* 53: 1508-1513.

- Obiri, J. A. F. & Lawes, M. J. 2004. Chance versus determinism in canopy gap regeneration in coastal scarp forest in South Africa. *Journal of Vegetation Science* 15: 539-547.
- Olmos, F., Franco, G. A. D. C. & Auricchio, P. 1997. Biometry and stomach contents of some Atlantic Forest primates, with a note on *Brachyteles* tooth replacement. *Neotropical primates* 5: 36-39.
- Penfold, G. C. & Lamb, D. 2002. A test of the hypothesis of ecological equivalence in an Australian subtropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 18: 327-352.
- Peters, H. A., Pauw, A., Silman, M. R. & Terborgh, J. W. 2004. Falling palm fronds structure Amazonian rainforest sapling communities. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 367-369.
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L. & Jones, C. G. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. In: Hutchings, M. J., John, E. A. & Stewart, A. J. A. (eds.) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, pp. 33-52. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.
- Pinker, R. 1980. The microclimate of a dry tropical forest. *Agricultural meteorology* 22: 249-265.
- Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Rossi, B. E. & Villagra, P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543-550.
- Schade, J. D., Sponseller, R., Collins, S. L. & Stiles, A. 2003. The influence of *Prosopis* canopies on understorey vegetation: effects of landscape position. *Journal of Vegetation Science* 14: 743-750.
- Shepherd, G. J. 2006. Fitopac 1.6. Campinas, UNICAMP, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605-611.
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. *Botânica Sistemática - Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.

- Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2006. Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31: 293-300.
- Tewksbury, J. J. & Lloyd, J. D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434.
- Tomita, M. & Seiwa, K. 2004. The influence of canopy tree phenology on understorey populations of *Fagus crenata*. *Journal of Vegetation Science* 15: 379-388.
- Veloso, H. P., Rangel Filho, A. L. & Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Vieira, I. C. G., Uhl, C. & Nepstad, D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazônia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- Villela, D. M. & Proctor, J. 2002. Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* Forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 34: 334.
- Walker, L. R. & Vitousek, P. M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawai'i. *Ecology* 72: 1449-1455.
- Watkinson, A. R. 1998. The role of the soil community in plant population dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 171-172.
- Willis, E. O. 2002. Birds at *Eucalyptus* and other flowers in Southern Brazil: a review. *Ararajuba* 10: 43-66.
- Withgott, J. 2000. Botanical nursing. *BioScience* 50: 479-484.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Sadle River, New Jersey.
- Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43: 130-133.

Anexo 1 – Espécies arbóreas dos indivíduos com DAP \geq 4,8 cm amostrados em uma parcela de 10,24 ha, na Estação Ecológica dos Caetetus. D – espécies presentes no dossel; Sb – espécies presentes no subosque (“+” : espécies com cinco indivíduos ou mais; “-”: espécies com menos que cinco indivíduos; em branco: ausente).

Família	Espécie	D	Sb
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	+	+
ANNONACEAE	<i>Annona cacans</i> Warm.		-
	<i>Rollinia sylvatica</i> (A. St.-Hil.) Martius		-
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	+	+
ARECACEAE	<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.		+
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman		+
BIGNONIACEAE	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.		-
	<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau	-	-
BORAGINACEAE	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.		-
	<i>Cordia superba</i> Cham.		-
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	-	-
	<i>Patagonula americana</i> L.		-
CARDIOPTERIDACEAE	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard		-
CARICACEAE	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	-	-
CELASTRACEAE	<i>Maytenus robusta</i> Reissek		-
EUPHORBIACEAE	<i>Actinostemon conceptionis</i> (Chodat & Hassl.) Hochr.		-
	<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.		+
	<i>Croton floribundus</i> Spreng.		+
	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnst.		-
FABACEAE			
	Cersideae <i>Bauhinia longifolia</i> D. Dietr.		-
	Caesalpinioideae <i>Holocalyx balansae</i> Micheli	-	+
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	-	-
	Faboideae <i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemain ex Benth.	+	+
	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	-	-
	<i>Machaerium aculeatum</i> Raddi		-
	<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.		-
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	-	+
	<i>Myroxylon peruiferum</i> L. f.	-	
	Mimosoideae <i>Acacia polyphylla</i> DC.	+	-

Anexo 1 – Continuação

Família	Espécie	D	Sb
FABACEAE			
Mimosoideae	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart		-
	<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip ex Record	-	-
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	-	-
	<i>Inga marginata</i> Willd.		-
	<i>Inga striata</i> Benth.		-
	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	-	-
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.	+	+
LAURACEAE			
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.		-
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	-	-
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	-	-
	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	-	+
LECYTHIDACEAE			
	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	-	-
MALVACEAE			
	<i>Ceiba speciosa</i> A. St.-Hil.	+	-
	<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns		-
MELIACEAE			
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.		-
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	-	-
	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.		+
	<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.		+
	<i>Trichilia pallida</i> Sw.		+
MONIMIACEAE			
	<i>Mollinedia widgrenii</i> A. DC.		-
MORACEAE			
	<i>Ficus hirsuta</i> Schott	-	-
	<i>Ficus</i> sp.		-
MYRSINACEAE			
	<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez		-
MYRTACEAE			
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg		-
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg		+
	<i>Eugenia blastantha</i> (O. Berg) D. Legrand		-
	<i>Eugenia florida</i> DC.		-
	<i>Eugenia ramboi</i> D. Legrand		+
	<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand		+
	<i>Plinia trunciflora</i> (O. Berg) Kausel		-
NYCTAGINACEAE			
	<i>Guapira hirsuta</i> (Choisy) Lundell		-
	<i>Pisonia ambigua</i> Heimerl		-
OPILIACEAE			
	<i>Agonandra excelsa</i> Griseb.		-
PICRAMNIACEAE			
	<i>Picramnia warmingiana</i> Engl.		-

Anexo 1 – Continuação

Família	Espécie	D	Sb
PHYLLANTHACEAE	<i>Savia dictyocarpa</i> Müll. Arg.	+	+
PHYTOLACCACEAE	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms <i>Seguiera floribunda</i> Benth.	-	- -
RHAMNACEAE	<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins <i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	- -	- +
RUBIACEAE	<i>Ixora venulosa</i> Benth.		-
RUTACEAE	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl. <i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl. <i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil. <i>Pilocarpus pauciflorus</i> A. St.-Hil. <i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam. <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	+ + -	+ + + - - -
SALICACEAE	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq. <i>Casearia sylvestris</i> Sw. <i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer		+ - -
SAPINDACEAE	<i>Cupania vernalis</i> Cambess. <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	-	+ +
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	-	+
SOLANACEAE	<i>Solanum argenteum</i> Dunal		-
URTICACEAE	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethlage <i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.		- -
VERBENACEAE	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.		-

Anexo 2 – Ocorrência das espécies do subosque com cinco indivíduos ou mais sob as copas de nove espécies do dossel, amostradas em uma parcela de 10,24 ha, na Estação Ecológica dos Caetetus. 0 – ausência; 1 – presença.

Espécies do subosque	Espécies do dossel								
	Acpo	Asgr	Aspo	Bari	Ceto	Cesp	Esle	Pigo	Sadi
<i>Actinostemon concolor</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Astronium graveolens</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Casearia gossypiosperma</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Centrolobium tomentosum</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Croton floribundus</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Cupania vernalis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1
<i>Eugenia ramboi</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Holocalyx balansae</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Machaerium stipitatum</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Metrodorea nigra</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Neomitranthes glomerata</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ocotea indecora</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Savia dictyocarpa</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Syagrus oleracea</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Trichilia catigua</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trichilia clausenii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Trichilia pallida</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0

Acpo – *Acacia polyphylla*; Asgr – *Astronium graveolens*; Aspo – *Aspidosperma polyneuron*; Bari – *Balfourodendron riedelianum*; Cesp – *Ceiba speciosa*; Ceto – *Centrolobium tomentosum*; Esle – *Esenbeckia leiocarpa*; Pigo – *Piptadenia gonoacantha*; Sadi – *Savia dictyocarpa*.

CAPÍTULO 2

INFLUÊNCIA DA DECIDUIDADE E DA SÍNDROME DE DISPERSÃO DAS ÁRVORES DO
DOSSEL NO SUBOSQUE EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

INFLUÊNCIA DA DECIDUIDADE E DA SÍNDROME DE DISPERSÃO DAS ÁRVORES DO DOSSEL NO SUBOSQUE EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

Flaviana Maluf de Souza; Sergius Gandolfi; Ricardo Ribeiro Rodrigues

RESUMO

As interações das árvores do dossel com as plantas que se estabelecem sob suas copas e suas conseqüências na organização da comunidade são pouco conhecidas para as florestas tropicais. Neste trabalho, investigamos como a deciduidade e a síndrome de dispersão das árvores do dossel podem influenciar a estrutura e riqueza da comunidade arbustivo-arbórea do subosque em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, localizado na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália – SP. Em uma parcela permanente de 10,24 ha amostramos todas as árvores do dossel (dossel e emergentes) e os indivíduos com diâmetro à altura do peito $\geq 4,8$ cm situados sob suas copas. As espécies decíduas apresentaram maior abundância relativa e maior proporção de espécies secundárias iniciais sob suas copas do que as espécies perenifólias. Dentre os grupos de dispersão das árvores do dossel, as espécies autocóricas apresentaram maior abundância relativa de indivíduos coespecíficos sob suas copas, enquanto as espécies anemocóricas e zoocóricas não diferiram entre si. A abundância relativa de indivíduos zoocóricos embaixo das copas não diferiu entre os grupos de dispersão, mas a riqueza de espécies zoocóricas foi maior sob as espécies zoocóricas do dossel. Esses resultados indicam que a deciduidade pode favorecer a sobrevivência e o crescimento das espécies mais exigentes em relação à luz, como as secundárias iniciais, provavelmente em decorrência do aumento na quantidade e na qualidade da luz que chega ao subosque. As espécies autocóricas apresentam dispersão restrita a curtas distâncias e provavelmente possuem estratégias para assegurar a sobrevivência dos indivíduos coespecíficos sob suas copas. As espécies zoocóricas do dossel, por sua vez, podem contribuir para o aumento na riqueza de espécies zoocóricas no subosque, em virtude de sua atratividade à fauna e ao depósito de sementes trazidas pelos animais.

Palavras-chave: Autocoria; facilitação; filtro ecológico; floresta tropical; grupo ecológico; interação; rarefação; zoocoria.

INFLUENCE OF DECIDUOUSNESS AND DISPERSAL SYNDROMES OF CANOPY TREES ON
UNDERSTORY PLANT COMMUNITY IN A SEASONAL SEMIDECIDUOUS FOREST

Flaviana Maluf de Souza; Sergius Gandolfi; Ricardo Ribeiro Rodrigues

ABSTRACT

In tropical forests, the consequences of interactions between canopy and understory plants to the community organization are poorly understood. We investigated how deciduousness and dispersal syndromes of canopy tree species could influence the community structure and species richness in a Seasonal Semideciduous Forest located at Caetetus Ecological Station Reserve, in central-western São Paulo state, Brazil. In a 10.24 ha permanent plot, we sampled all overstory trees (canopy and emergent trees) and the trees with diameter at breast height ≥ 4.8 cm under their crowns (understory trees). Deciduous canopy trees showed higher relative abundance and proportion of early secondary species under their crowns than evergreen trees. Autochorous canopy trees presented higher relative abundance of conspecific individuals under their crowns, while there was no difference between wind and animal-dispersed canopy trees. The relative abundance of animal-dispersed trees in the understory did not differ among dispersal guilds, but estimated zoochorous species richness was higher under zoochorous canopy trees. The results suggest that the deciduousness of canopy trees may facilitate the survival and establishment of species with higher light requirements, most possibly by providing an increase in the amount and quality of the light that reaches the understory when canopy trees are leafless. Autochorous canopy species are dispersal limited and might have some defense strategies to ensure the survival of conspecific individuals. Zoochorous canopy species can contribute to enhance zoochorous species richness in the understory, since it attracts frugivorous animals that may bring previously ingested seeds of other species.

Keywords: Autochory; ecological filter; ecological group; interaction; rarefaction; tropical forest; zoochory.

INTRODUÇÃO

As plantas são responsáveis por gerar parte da heterogeneidade ambiental de um ecossistema, uma vez que podem criar, manter ou modificar os habitats, influenciando o meio físico e a biota local (Jones et al. 1997; Pickett et al. 2000). Em uma floresta, as árvores que ocupam o dossel podem alterar os regimes de luz e umidade no subosque (Lee 1989; Kabakoff e Chazdon 1996; Ponge et al. 1998; Figueroa-Rangel e Olvera-Vargas 2000; Stachowicz 2001), a comunidade de microrganismos da filosfera (Lambais et al. 2006) e da rizosfera (Watkinson 1998), as propriedades do solo (Zinke 1962; Boettcher e Kalisz 1990; Breshears et al. 1997; Amiotti et al. 2000; Garbin et al. 2006) e a disponibilidade de água e nutrientes (Jones et al. 1997; Rhoades 1997). Variações nas características morfológicas (Larcher 2000), arquiteturais (Chazdon e Fetcher 1984; Wang e Augspurger 2006) e fenológicas (Lee 1989; Tomita e Seiwa 2004) das árvores do dossel podem regular o modo e a intensidade da interferência no microhabitat sob suas copas.

A luz é um dos principais fatores que determinam a sobrevivência, o estabelecimento e o crescimento das plantas (Denslow 1987; Lüttge 1997; Larcher 2000; Dupuy e Chazdon 2006). Diversos autores já mostraram que a baixa intensidade luminosa produz efeitos negativos em diferentes estádios ontogenéticos (Oberbauer et al. 1988; Clark e Clark 1992; Kobe 1999; Montgomery e Chazdon 2002; Poorter e Arets 2003; Tomita e Seiwa 2004; Dupuy e Chazdon 2006), sobretudo por limitar a energia necessária para a realização da fotossíntese (Lüttge 1997). Mudanças sutis na luminosidade do subosque, como a entrada de raios solares através das copas, podem influenciar positivamente a sobrevivência e o recrutamento de plantas jovens (Montgomery e Chazdon 2002). Assim, a deciduidade pode ser um importante elemento na sucessão secundária, já que com a queda das folhas há um aumento na quantidade da luz que chega ao ambiente altamente sombreado do subosque (Lee 1989; Gandolfi 2000). A ocorrência desse evento pode, portanto, ser significativa para a regeneração das espécies intolerantes à sombra e que dependem de maior intensidade luminosa do que as demais para seu crescimento e sobrevivência (Walker e Vitousek 1991; Taylor et al. 2004; Tecco et al. 2006).

A dispersão das sementes também pode interferir no padrão de distribuição dos indivíduos na comunidade (Pickett et al. 2000; Schupp et al. 2001). As espécies zoocóricas, em

especial, são capazes de contribuir consideravelmente para o incremento na densidade e riqueza de sementes sob suas copas (Robinson e Handel 1993; Vieira et al. 1994; Clark et al. 2004; Hooper et al. 2005) uma vez que muitos animais, ao procurarem uma determinada árvore para se alimentar, podem defecar ou regurgitar sementes ingeridas previamente de outras espécies (Jordano 1993). A capacidade de uma espécie ter suas sementes dispersas a longas distâncias também pode afetar a ocorrência e distribuição dos indivíduos (Dalling et al. 1998; Schupp et al. 2001; Tirado e Pugnaire 2005), pois interfere na oportunidade de serem encontrados locais adequados para sua germinação (Howe e Smallwood 1982; Schupp et al. 2001). Além disso, a alta densidade de sementes depositadas em um mesmo local pode aumentar as chances de mortalidade nos estádios iniciais de vida das plantas, sobretudo em decorrência do ataque de herbívoros e patógenos (Janzen 1970; Connell 1971).

Embora as modificações causadas pelas plantas nas características microambientais sejam relativamente bem conhecidas, suas conseqüências sobre os padrões de abundância e riqueza de espécies nas comunidades vegetais são bem documentadas apenas para ecossistemas sujeitos a condições ambientais severas, como desertos, pradarias e dunas (Franco e Nobel 1989; Callaway 1995; Pugnaire et al. 1996; Holmgren et al. 1997; Moro et al. 1997; Wied e Galen 1998; Rossi e Villagra 2003; Schade et al. 2003). De modo geral, a dinâmica desses ecossistemas é regida por mecanismos de facilitação, nos quais uma planta (*nurse plant*) permite o estabelecimento de outra, especialmente por meio da atenuação e melhoria de condições de estresse (ex.: alta radiação solar, seca, ventos). Contudo, nas formações das regiões tropicais e subtropicais, ainda existem poucas informações sobre o modo como ocorrem as interações das espécies arbóreas nos diferentes estratos e como suas características podem afetar os processos ecológicos e a organização dessas comunidades (Walker e Vitousek 1991; Villela e Proctor 2002; Peters et al. 2004; Dias et al. 2005).

Neste trabalho, verificamos a influência da deciduidade e da síndrome de dispersão das árvores do dossel na estrutura e riqueza de espécies já estabelecidas no subosque, admitindo que a possível interferência desses fatores persistiria até os estádios mais avançados de desenvolvimento das espécies arbóreas. Com base nas evidências de que a deciduidade pode favorecer espécies que dependem de alta intensidade luminosa para a sua sobrevivência e crescimento (Walker e Vitousek 1991; Taylor et al. 2004; Tecco et al. 2006) e que a atratividade

à fauna e a capacidade de dispersão das sementes de uma espécie podem interferir no padrão de distribuição dos indivíduos na comunidade (Vieira et al. 1994; Schupp 1995; Schupp et al. 2001; Clark et al. 2004; Hooper et al. 2005), testamos as hipóteses de que: i) a abundância relativa de indivíduos de espécies exigentes em luz (que chamamos de “secundárias iniciais”) é maior embaixo das copas de árvores decíduas que perenifólias; ii) a proporção de espécies secundárias iniciais é maior sob árvores decíduas que perenifólias; iii) a abundância relativa de indivíduos coespecíficos e de indivíduos zoocóricos sob as árvores do dossel varia com a síndrome de dispersão.

MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos este estudo na Estação Ecológica dos Caetetus, localizada nos municípios de Gália e Alvinlândia, na região centro-oeste do estado de São Paulo (22°41' S; 49°10' O). A Estação abrange uma área de aproximadamente 2.200 ha de Floresta Estacional Semidecidual (Veloso et al. 1991), sendo o segundo maior remanescente dessa formação florestal no estado (Kronka et al. 2005). De acordo com o sistema de classificação de Köppen (1948), o clima da região é Cwa, ou seja, mesotérmico, subtropical e com inverno seco. A temperatura média anual é de 21,4°C, com a média das temperaturas máximas do mês mais quente (fevereiro) igual a 30,6°C e média das temperaturas mínimas do mês mais frio (julho) de 9°C. A precipitação média anual é de 1.300 mm (Destefani et al. 2005). O período de excedente hídrico vai de novembro a março, totalizando 278 mm e as deficiências hídricas ocorrem entre abril e setembro, totalizando, em média, 10 mm (Destefani et al. 2005).

O local de amostragem foi uma parcela permanente de 10,24 ha (320 x 320 m), instalada pela equipe do projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, financiado pelo programa BIOTA/FAPESP. Nessa parcela, todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) \geq 4,8 cm foram plaqueadas, georreferenciadas e identificadas, sendo essas informações disponibilizadas em um banco de dados. A altitude da região compreendida pela parcela varia de 570 a 610 m. Os solos

predominantes são o Argissolo Vermelho Eutrófico espessarênico (44,9%) e o Argissolo Vermelho Eutrófico/Distrófico arênico (43,1%); em menores proporções, também são encontradas áreas com Neossolo Quartzarênico Órtico gleico (7,6%), Neossolo Flúvico Ta Eutrófico vértico (4,0%) e Sedimentos Aluviais (0,4%) (P. V. Torrado, dados não publicados).

Coleta de dados

Percorremos toda a área da parcela para inventariar as árvores com DAP $\geq 4,8$ cm que estivessem no estrato superior da floresta (que convencionamos chamar apenas de “dossel”), incluindo tanto as situadas no dossel quanto as emergentes. Para ser incluída em uma dessas duas categorias, cada árvore foi analisada de acordo com sua posição em relação aos indivíduos vizinhos, de forma que sua copa estivesse sempre acima das demais e que sua altura mínima fosse de 13 metros. Nesse levantamento, desconsideramos palmeiras, árvores que estavam total ou parcialmente quebradas, tortas, com a copa tomada por lianas, bem como aquelas situadas no interior ou na borda das clareiras previamente mapeadas de acordo com o sistema de Runkle (1981) (A. C. C. Destefani, dados não publicados). As espécies pioneiras também foram excluídas da amostragem do dossel, já que possuem ciclo de vida curto (Swaine e Whitmore 1988) e, por isso, não representam a condição típica da maioria das espécies do dossel, que podem permanecer por dezenas ou até centenas de anos na floresta. Na área de projeção das copas de cada árvore selecionada (unidade amostral), registramos, em campo, todos os indivíduos arbustivos e arbóreos com DAP $\geq 4,8$ cm, que convencionamos chamar de “indivíduos do subosque”. A identificação das espécies foi obtida no banco de dados do projeto e complementada por algumas checagens de campo. Apresentamos a classificação das famílias e a nomenclatura científica de acordo com a proposta da APG II – Angiosperm Phylogeny Group II (Souza e Lorenzi 2005).

Para avaliar alguns descritores da comunidade do subosque (abundância relativa e proporção de espécies) em relação à deciduidade das árvores do dossel, classificamos as espécies do dossel em três categorias: decíduas, semidecíduas e perenifólias (Morellato 1991; Morellato e Leitão Filho 1992). Para as análises, consideramos somente as decíduas e as perenifólias, por representarem as condições extremas com relação à caducidade foliar. Sob as copas dessas árvores, avaliamos apenas o grupo sucessional que denominamos de “secundárias iniciais”, em

virtude das características desse grupo em relação às suas necessidades de luz. A classificação das espécies nessa categoria foi feita com base na experiência adquirida por pesquisadores em mais de dez anos de trabalhos na área de estudo (G. Franco e G. Durigan, comunicação pessoal), respaldada pelos trabalhos de Gandolfi (1991; 2000). Desse modo, definimos como secundárias iniciais as espécies que são capazes de germinar à sombra, que crescem mais rápido que as demais (com exceção das pioneiras) sob alta intensidade luminosa e cujas plântulas não se desenvolvem em ambientes muito sombreados. Esse grupo corresponde aproximadamente a um dos subgrupos incluídos na definição de espécies “climáticas” ou “não-pioneiras” apresentada por Swaine e Whitmore (1988).

Em relação à síndrome de dispersão, classificamos as espécies do dossel e do subosque de acordo com os seguintes grupos: autocóricas, cuja dispersão primária é feita pela própria planta, sem interferência de outros agentes; anemocóricas, cuja dispersão é feita pelo vento; zoocóricas, cuja dispersão é realizada por animais (van der Pijl 1972). Para essa classificação, utilizamos os trabalhos de Morellato (1991) e Morellato e Leitão Filho (1992).

Análise dos dados

Calculamos a abundância relativa de indivíduos e a proporção de espécies secundárias iniciais em relação ao total de indivíduos amostrados embaixo de cada árvore do dossel (unidade amostral), decídua ou perenifólia. Para testar a existência de diferenças dessas variáveis entre os dois grupos, aplicamos o teste *t* de Student não-pareado, assumindo variâncias desiguais (Zar 1999).

Para avaliar a existência de relações entre a síndrome de dispersão das árvores do dossel e a comunidade do subosque, calculamos a abundância relativa de indivíduos coespecíficos e a abundância relativa de indivíduos zoocóricos presentes sob os diferentes grupos (autocóricas, anemocóricas e zoocóricas). Quando as variáveis apresentaram variâncias homogêneas, testamos a existência de diferenças entre os grupos por meio de análises de variância paramétricas (ANOVA), seguidas do teste de Tukey para a comparação entre grupos. Para aquelas que apresentaram heterocedasticidade, aplicamos o teste de Kruskal-Wallis, seguido do teste de Dunn para as comparações múltiplas (Zar 1999). Em todos os casos, realizamos os testes com 5% de significância.

Em todos os testes paramétricos, transformamos os dados de abundância relativa e proporção de espécies de acordo com a fórmula proposta por Freeman e Tukey (1950). Essa transformação tem vantagens sobre aquela que utiliza apenas a informação da proporção para a aplicação do arco seno de sua raiz quadrada (Zar 1999) e que tem sido comumente aplicada para esse tipo de dado. Porém, tal transformação não é tão boa para os valores de proporção mais extremos (próximos de zero ou de 100) quanto para o restante. Com a fórmula de Freeman e Tukey (1950), os valores utilizados para o cálculo da proporção são aplicados individualmente (nesse caso, o número de indivíduos coespecíficos ou zoocóricos e o número total de indivíduos no subosque), o que normaliza ainda mais a distribuição dos dados, especialmente para proporções muito pequenas ou muito grandes (Zar 1999). Quando executamos testes não-paramétricos, utilizamos os dados originais, sem transformação.

Para avaliar a existência de diferenças na riqueza de espécies zoocóricas do subosque, independente da densidade (riqueza numérica – Magurran 2004), estimamos a riqueza média e o respectivo intervalo de confiança (95%) para cada comunidade sob as árvores autocóricas, anemocóricas e zoocóricas do dossel. Para essas análises, utilizamos o programa EcoSim 7.0 (Gotelli e Entsminger 2001) e aplicamos o método de amostragem com reposição (*independent sampling*), com 1.000 iterações em cada simulação. Para verificar se a riqueza de espécies zoocóricas do subosque diferiu significativamente entre os diferentes grupos do dossel, avaliamos os grupos aos pares (anemocóricas x autocóricas; anemocóricas x zoocóricas; autocóricas x zoocóricas), comparando o número total de espécies zoocóricas observado na comunidade com menor número de indivíduos ao intervalo de confiança da comunidade com maior número de indivíduos, estimado para o mesmo tamanho amostral.

RESULTADOS

Deciduidade

A seleção das árvores do dossel em campo resultou no registro de 67 árvores decíduas, 19 semidecíduas e 47 perenifólias. Esses indivíduos compreenderam um total de 30 espécies, sendo que 16 (53%) foram classificadas como decíduas, cinco (17%) como semidecíduas e seis (20%) como perenifólias (Anexo 1). Três espécies não puderam ser classificadas por falta de

informações e, por isso, não foram incluídas nas análises. Sob as copas das espécies decíduas e perenifólias (22 espécies), amostramos 78 espécies, sendo que 40 (51%) foram classificadas como secundárias iniciais. Os maiores valores absolutos da comunidade do subosque (número total de indivíduos, número de indivíduos de espécies secundárias iniciais e número de espécies) foram registrados sob as árvores decíduas do dossel (Tabela 2).

A abundância relativa de indivíduos de espécies secundárias iniciais foi maior sob a copa de árvores decíduas do que perenifólias ($t = 3,105$; g.l. = 104,03; $p = 0,002$; Figura 1A; Tabela 2). A proporção de espécies secundárias iniciais também foi maior sob as copas das árvores decíduas do dossel, quando comparadas às perenifólias ($t = 2,565$; g.l. = 96,38; $p = 0,012$; Figura 1B; Tabela 2).

Síndrome de dispersão

Dentre as 30 espécies amostradas no dossel, três (10%) apresentaram síndrome de dispersão autocórica, 17 (57%) foram classificadas como anemocóricas e dez (33%) como zoocóricas (Anexo 1). No subosque, amostramos 79 espécies, sendo dez (13%) autocóricas, 24 (30%) anemocóricas e 44 (56%) zoocóricas. Apenas uma (1%) espécie não foi passível de caracterização (Anexo 1). O número total de indivíduos e o número de indivíduos zoocóricos amostrados no subosque foram maiores sob as árvores anemocóricas, seguido das zoocóricas e das autocóricas (Tabela 2). Sob as árvores zoocóricas do dossel não observamos nenhum indivíduo coespecífico, enquanto que o número absoluto de coespecíficos foi praticamente o mesmo sob anemocóricas e autocóricas, apesar da grande diferença no tamanho amostral (Tabela 2).

A abundância relativa de indivíduos coespecíficos sob as árvores do dossel foi maior para aquelas com síndrome de dispersão autocórica (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 13,119$; g.l. = 2; $p = 0,001$; Figura 2A; Tabela 2). A abundância relativa de indivíduos zoocóricos não diferiu entre os grupos de dispersão (ANOVA $F_{2; 133} = 1,541$; $p = 0,216$; Figura 2B; Tabela 2). Entretanto, a estimativa da riqueza de espécies zoocóricas no subosque foi maior para as árvores zoocóricas do dossel; as árvores autocóricas e anemocóricas não diferiram entre si (Figura 3).

Tabela 2 – Características gerais da comunidade amostrada sob as árvores decíduas ($n = 67$), perenifólias ($n = 47$), anemocóricas ($n = 108$), autocóricas ($n = 17$) e zoocóricas ($n = 11$) do dossel em uma parcela de 10,24 ha, na Estação Ecológica dos Caetetus.

	Árvores do dossel				
	Decíduas	Perenifólias	Anemocóricas	Autocóricas	Zoocóricas
VALORES ABSOLUTOS					
Total de indivíduos	506	436	884	64	100
Total de indivíduos de espécies secundárias iniciais	119	84	-	-	-
Total de indivíduos coespecíficos	-	-	17	16	0
Total de indivíduos zoocóricos	-	-	327	18	29
Total de espécies	59	57	75	17	32
Total de espécies secundárias iniciais	31	29	-	-	-
Total de espécies zoocóricas	-	-	42	9	18
VALORES MÉDIOS (MÉDIA/ÁRVORE DO DOSSSEL ± ERRO PADRÃO)					
Número de indivíduos	7,5 ± 0,7	9,3 ± 1,0	8,2 ± 0,5	3,8 ± 0,4	9,1 ± 3,4
Número de indivíduos de espécies secundárias iniciais	1,8 ± 0,2	1,8 ± 0,3	-	-	-
Abundância relativa de indivíduos de espécies secundárias iniciais (%)	24,1 ± 2,4 ^a	14,4 ± 2,4 ^b	-	-	-
Proporção de espécies secundárias iniciais (%)	32,2 ± 2,8 ^a	21,9 ± 3,3 ^b	-	-	-
Número de indivíduos coespecíficos	-	-	0,2 ± 0,1	0,9 ± 0,2	0
Número de indivíduos zoocóricos	-	-	3,0 ± 0,3	1,1 ± 0,3	2,6 ± 0,7
Abundância relativa de indivíduos coespecíficos (%)	-	-	1,7 ± 0,5 ^b	29,4 ± 8,1 ^a	0 ^b
Abundância relativa de indivíduos zoocóricos (%)	-	-	34,5 ± 2,0 ^a	26,3 ± 5,5 ^a	43,0 ± 8,4 ^a

* Letras iguais indicam que as médias não diferiram entre os grupos ($p < 0,05$).

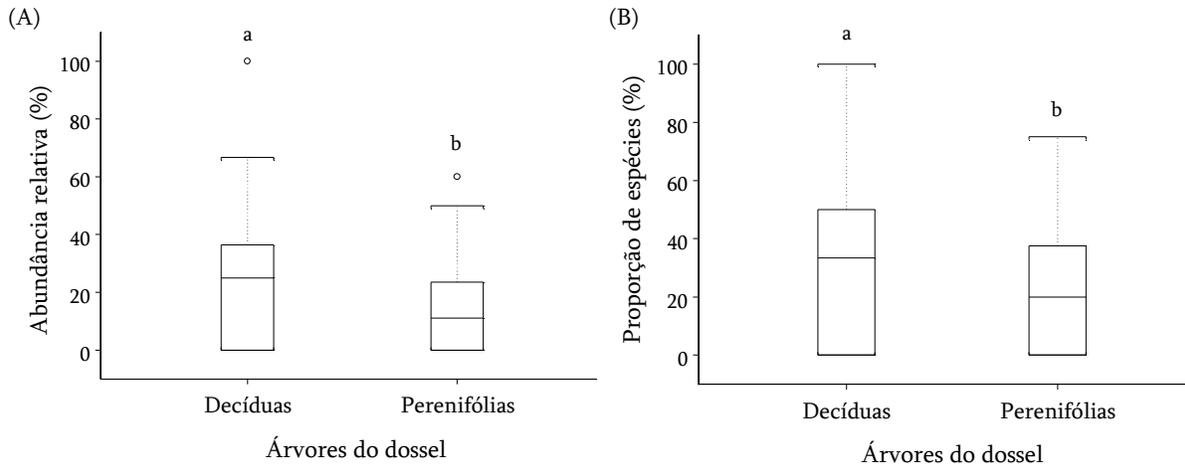


Figura 1 – Abundância relativa (A) e proporção de espécies (B) secundárias iniciais sob dossel decíduo ($n = 67$) e perenifólio ($n = 47$), amostradas em uma parcela de 10,24 ha, na Estação Ecológica dos Caetetus. Os retângulos delimitam 50% das observações, a linha interna representa a mediana, as barras horizontais mostram a amplitude dos dados e os círculos representam as observações discrepantes. Letras diferentes no mesmo gráfico indicam diferenças significativas pelo teste t ($p < 0,05$).

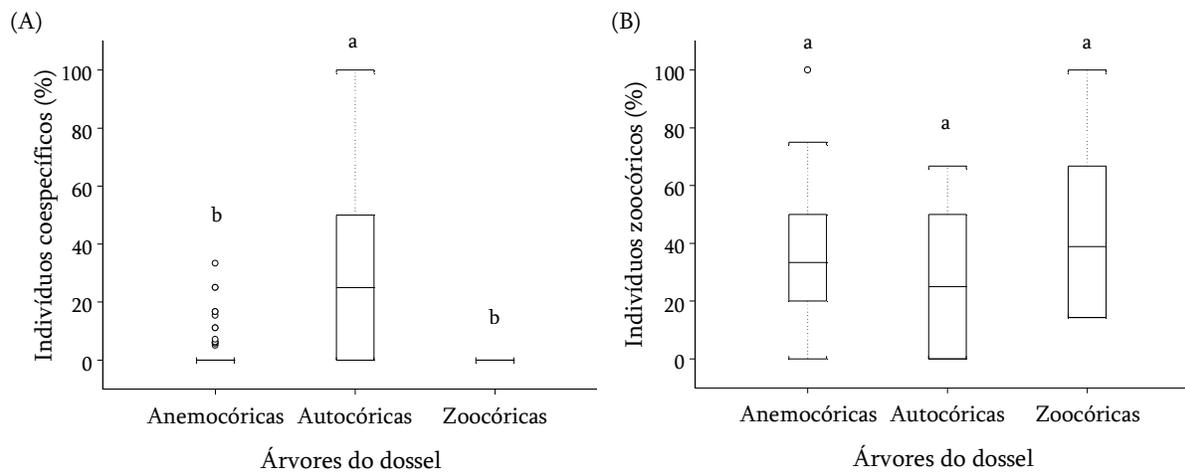


Figura 2 – Abundância relativa de indivíduos coespecíficos (A) e de indivíduos zoocóricos (B) sob as árvores anemocóricas ($n = 108$), autocóricas ($n = 17$) e zoocóricas ($n = 11$) do dossel. Os retângulos delimitam 50% das observações; a linha interna representa a mediana; as barras horizontais mostram a amplitude dos dados e os círculos representam as observações discrepantes. Letras diferentes no mesmo gráfico indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) pelo teste de Dunn (A) e pelo teste de Tukey (B).

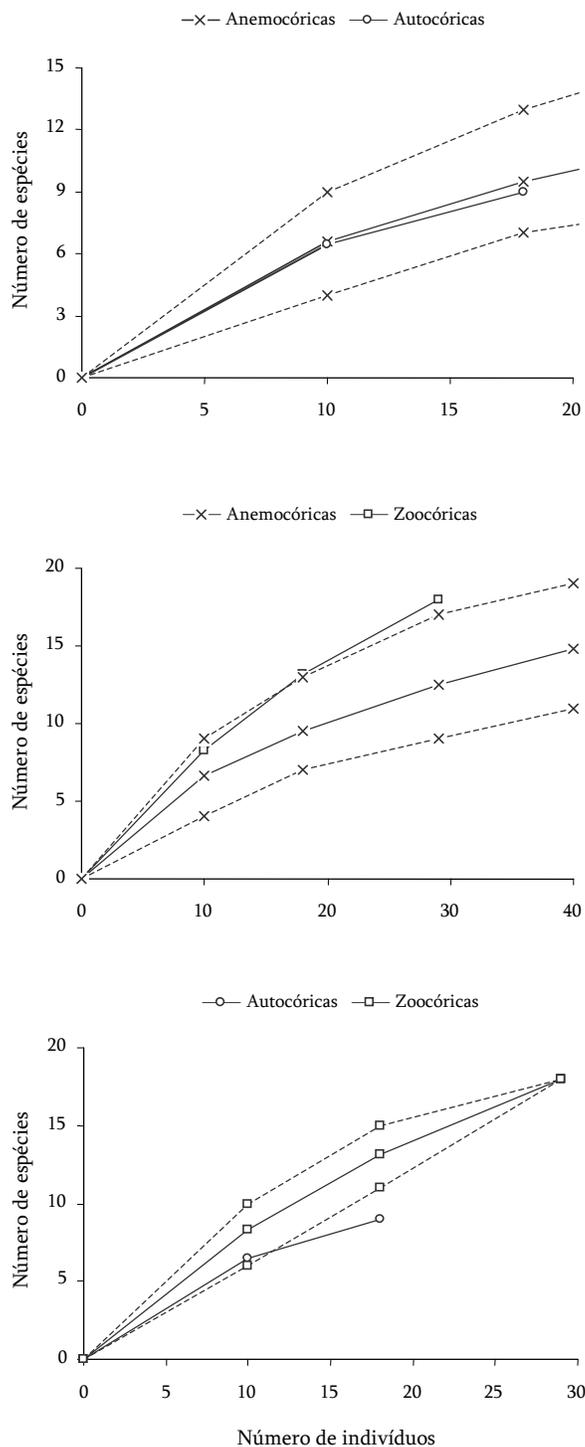


Figura 3 – Curvas de riqueza média de espécies zoocóricas do subosque, segundo a síndrome de dispersão das árvores do dossel, em comparações duas a duas. O número total de indivíduos zoocóricos e o número total de espécies zoocóricas sob as árvores do dossel foram, respectivamente: 327 e 42 (sob anemocóricas); 18 e 9 (sob autocóricas); 29 e 18 (sob zoocóricas) — média; ----- intervalo de confiança (95%).

DISCUSSÃO

Deciduidade

A maior abundância relativa e a maior proporção de espécies secundárias iniciais sob as árvores decíduas do dossel são indicativos de que a deciduidade pode favorecer as plantas desse grupo sucessional, gerando padrões de distribuição que permanecem até os estádios mais avançados de desenvolvimento dos indivíduos. Essa provável interação positiva pode ocorrer em virtude das mudanças nas condições microambientais no subosque, relacionadas particularmente aos regimes de luz.

A radiação difusa do subosque é deficiente nos comprimentos de onda da radiação fotossinteticamente ativa (*photosynthetic active radiation – PAR*) (Denslow 1987; Larcher 2000) e a maior parte da luz que chega a esse ambiente é proveniente de raios de sol de curta duração que penetram pelas copas das árvores do estrato superior (Chazdon e Fetcher 1984). Esses pequenos incrementos de luz têm importantes efeitos no balanço de carbono das plântulas (Chazdon e Fetcher 1984; Denslow 1987; Larcher 2000; Watling e Press 2000) e, conseqüentemente, afetam o desenvolvimento das espécies no interior da floresta (Lee 1989; Larcher 2000). No período em que as espécies decíduas perdem suas folhas, os níveis de PAR sob as copas das árvores do dossel chegam a ser sete vezes superiores àqueles registrados sob dossel perenifólio. Gandolfi (2000), estudando uma floresta estacional semidecidual em Campinas (SP), registrou, em um período de 7 horas e meia de amostragens diárias com sensores de quantum, valores máximos na densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*photosynthetic photon flux density – PPF*) iguais a 7,39 mmol.m⁻².dia⁻¹ sob um indivíduo de uma espécie decídua (*Piptadenia gonoacantha* – Fabaceae - Mimosoideae) contra 1,02 mmol.m⁻².dia⁻¹ sob uma árvore perenifólia (*Pachystroma longifolium* – Euphorbiaceae). Lee (1989), em uma floresta decídua na Índia, observou médias diárias de PPF no subosque iguais a 3,6 mol/m² quando as árvores do estrato superior estavam com folhas, sendo essa média igual a 25,3 mol/m² na época de maior deciduidade. Alguns estudos em florestas decíduas também sugerem que a quantidade e a qualidade espectral da luz que chega ao subosque são afetadas pelo grau de cobertura da copa, sendo altamente influenciadas por eventos fenológicos estacionais, como a queda e o brotamento das folhas das espécies dominantes no dossel (Lee 1989; Larcher 2000; Tomita e

Seiwa 2004). Portanto, é provável que a deciduidade, ao proporcionar um maior incremento de luz no subosque do que aquele proveniente apenas dos feixes de luz, produza um efeito ainda mais significativo no desenvolvimento das plantas (Walker e Vitousek 1991; Hoshino et al. 2003; Taylor et al. 2004; Tomita e Seiwa 2004).

A abertura no dossel pode ainda causar um aumento na temperatura do subosque. Na área estudada, a deciduidade é mais intensa nos meses de abril a setembro (Morellato 1991), quando as temperaturas médias variam de 17,1°C, em junho, a 22,1°C, em abril (Destefani et al. 2005). Considerando que a temperatura ótima para a fotossíntese das espécies nas regiões tropicais e subtropicais varia entre 25 e 30°C (Larcher 2000), o aumento de temperatura provocado pela deciduidade nesse período pode contribuir para o aumento da atividade fotossintética e, conseqüentemente, para o crescimento das plantas. Porém, essa melhoria das condições para a realização da fotossíntese poderia favorecer todas as espécies, independentemente do grupo sucessional.

Se por um lado a deciduidade pode favorecer diretamente as plantas mais exigentes em luz pelo aumento da radiação, por outro, pode afetar negativamente as plantas de sombra (esciófitas). São comuns os casos em que a alta radiação incidente sobre estas plantas causa fotoinibição, prejudicando a realização e a eficiência da atividade fotossintética (Larcher 2000). Além disso, as plantas tolerantes à sombra geralmente investem em defesas e no estoque contra escassez de recursos, o que limita seu potencial de crescimento quando os recursos são abundantes (Wright et al. 2003). Tais plantas costumam crescer lenta e constantemente em locais sombreados e não respondem com muita expressividade aos incrementos de luz (Canham 1989). Desse modo, mesmo para as plantas tolerantes à sombra que não sofrem fotoinibição, a alta oferta de luz e as condições ótimas de temperatura não devem promover grandes impulsos no seu desenvolvimento. Já as espécies secundárias iniciais, por terem crescimento mais rápido que as tolerantes à sombra (Swaine e Whitmore 1988), provavelmente adquirem biomassa e ocupam mais rapidamente o espaço nessas condições. Assim, a maior abundância e proporção de plantas já estabelecidas das espécies secundárias iniciais sob a copa das árvores decíduas do dossel podem ser o reflexo de seu melhor desempenho nesses ambientes do que no ambiente densamente sombreado sob o dossel fechado. O balanço final das interações das árvores decíduas do dossel com a comunidade sob suas copas resultaria, portanto, em um efeito positivo sobre as

espécies secundárias iniciais.

O fato de existirem condições favoráveis de luz justamente durante o período de deficiência hídrica poderia ser considerado um empecilho para a ocorrência do processo de facilitação. Porém, é provável que a escassez de água típica desse período não seja suficiente para impedir a efetivação desse mecanismo. Isto porque o balanço hídrico de uma árvore decídua resulta em um maior armazenamento de água no solo quando comparado ao de uma árvore perenifólia (Larcher 2000). Uma árvore sem folhas consome menos água e apresenta menor transpiração; ao mesmo tempo, a ausência da copa permite a entrada de uma maior quantidade de água da chuva, em virtude da menor interceptação. Além disso, o aumento da camada de serapilheira decorrente do acúmulo das folhas caídas mantém a umidade do solo (Facelli e Pickett 1991). Na área de estudo, um aspecto importante a ser considerado é que, mesmo na época seca, os horizontes subsuperficiais do solo se mantêm úmidos, apresentando uma quantidade de água que ainda estaria dentro da faixa disponível para as plantas (Cooper et al. 2005). Assim, esse conjunto de fatores poderia não ser limitante para o favorecimento de árvores mais desenvolvidas, cujas raízes já atingissem as camadas mais profundas do solo, o que não se aplicaria para as fases iniciais de desenvolvimento dos indivíduos, como as plântulas, que precisariam de água disponível nas camadas superficiais.

Uma outra possibilidade é a de que durante a estação seca ocorra o processo de redistribuição hidráulica ascendente. Em um estudo realizado na floresta amazônica, Oliveira et al. (2005) constataram que, nesse período, as árvores transportam água das camadas mais profundas do solo (pela raiz principal) para as raízes secundárias superficiais durante a noite, sugerindo que, com esse mecanismo, seriam capazes de resistir ao estresse hídrico. É possível também que as espécies tenham desenvolvido adaptações às condições de intensa luminosidade associada à falta de água. Isso pode ocorrer, por exemplo, pela melhoria na absorção (tipo de sistema radicular) e na eficiência de condução de água (quantidade de xilema e venação das folhas), pelo desenvolvimento de estratégias de armazenamento de água (tronco, caule, folhas, raízes), de restrição da transpiração (tamanho e tempo de fechamento dos estômatos, pêlos, enrolamento e perda de folhas), entre outros (Larcher 2000). Uma avaliação dessas características morfológicas e fisiológicas seria importante para verificar a existência de padrões e de possíveis diferenças entre as espécies secundárias iniciais e as tolerantes à sombra.

Há ainda algumas espécies que perdem as folhas fora da estação seca. Dentre as nove espécies estudadas, *Ceiba speciosa* e *Centrolobium tomentosum* são as que se enquadram nesta categoria (Morellato 1991). Por esse motivo, é possível que sob a copa destas espécies a facilitação ocorra de forma diferenciada, já que a maior disponibilidade de luz ocorreria simultaneamente à alta disponibilidade de água no solo, criando condições mais favoráveis ao desenvolvimento das plantas. Contudo, a ocorrência desse evento não se constitui o padrão das florestas estacionais semidecíduais e não deve ser tomada como regra dos processos ecológicos e da influência das árvores decíduas sobre a comunidade do subosque.

Síndrome de dispersão

Os resultados indicam a existência de uma relação entre a síndrome de dispersão das árvores do dossel e alguns atributos da estrutura da comunidade embaixo de suas copas, como a abundância relativa de indivíduos coespecíficos e a riqueza de espécies zoocóricas.

A maior abundância relativa de indivíduos coespecíficos sob a copa das árvores autocóricas do dossel deve estar relacionada sobretudo à capacidade de estabelecimento dessas espécies. Provavelmente, a elevada concentração de sementes e plântulas sob a planta-mãe de árvores autocóricas pode satisfazer mais rapidamente os predadores (Augspurger e Kitajima 1992), resultando em um maior recrutamento do que ocorreria se elas fossem mais uniformemente distribuídas (Hubbell 1980). Além disso, por causa da dispersão limitada das sementes, é possível que tais espécies possuam estratégias competitivas ou de defesa contra predadores, a fim de garantir a sobrevivência e desenvolvimento de seus indivíduos. Algumas espécies autocóricas, como *Esenbeckia leiocarpa* Engl. e *Metrodorea nigra* A. St.-Hil., ambas da família Rutaceae, apresentam evidências de que possuem mecanismos alelopáticos. No caso de *E. leiocarpa*, espécie presente no dossel da área estudada, existem diversos estudos reportando a presença de compostos secundários potencialmente alelopáticos em suas estruturas, como alcalóides e cumarinas (Delle Monache et al. 1989; Delle Monache et al. 1990; Michael 1993). Mais especificamente, Nakatsu et al. (1990) relataram a existência de compostos que possivelmente justificam a rejeição das folhas de *E. leiocarpa* como fonte de alimento para o mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806), mesmo em condições de escassez de recursos. Além disso, observamos (capítulo 3) efeitos fitotóxicos de folhas e cascas dessa

espécie sobre a germinação e o desenvolvimento de plântulas de alface em laboratório. Müller et al. (1995) encontraram alcalóides e cumarinas nos frutos de *M. nigra*, reforçando a idéia de que a alelopatia pode estar presente como um mecanismo de defesa dessas espécies.

Ao contrário das espécies autocóricas, as espécies anemocóricas e zoocóricas costumam ter suas sementes dispersas a maiores distâncias da planta-mãe. No caso das árvores anemocóricas amostradas no dossel, é provável que sua dispersão seja favorecida pela deciduidade, uma vez que a estrutura do dossel influencia a movimentação do vento na floresta (Houle 1992). Dentre as 17 espécies anemocóricas do dossel, 15 apresentam algum grau de deciduidade (71% decíduas e 18% semidecíduas), sendo que pelo menos sete (47%) frutificam simultaneamente à perda das folhas (Morellato 1991). A ocorrência concomitante desses dois eventos (frutificação e deciduidade) pode favorecer a dispersão e, com isso, justificaria a menor abundância relativa de coespecíficos sob as espécies anemocóricas quando comparadas às autocóricas.

De modo semelhante ao que acontece com as espécies anemocóricas, a ausência de indivíduos coespecíficos sob as espécies zoocóricas do dossel pode ser decorrente de um eficiente mecanismo de dispersão, uma vez que os animais podem ser dispersores melhores que o vento (Howe e Smallwood 1982). Assim, parte das sementes seria consumida por animais frugívoros e transportada para locais distantes da planta-mãe, restando poucas sementes coespecíficas embaixo de suas copas. Uma outra possibilidade é a de que, ao atrair animais frugívoros para se alimentar, também ocorra a predação das sementes, o que reduziria o número de indivíduos de uma forma geral, incluindo os coespecíficos, que já estariam em menor número devido à dispersão. Há ainda uma questão relacionada ao número de indivíduos das espécies zoocóricas do dossel. O registro de apenas 11 indivíduos zoocóricos representados por dez espécies significa que somente uma espécie zoocórica teve dois indivíduos (ou seja, duas repetições) e que as demais estiveram representadas por apenas um indivíduo, resultando em um número muito baixo de repetições para a avaliação de indivíduos coespecíficos. A baixa abundância de indivíduos de diferentes espécies é uma característica marcante das florestas tropicais e subtropicais e que muitas vezes dificulta ou limita o entendimento dos padrões e processos ecológicos pela insuficiência de repetições. Por isso, não se pode descartar a possibilidade de que

a ausência de coespecíficos sob as árvores zoocóricas do dossel seja consequência apenas dessa particularidade do conjunto de dados.

A ausência de diferenças significativas na abundância relativa de indivíduos zoocóricos no subosque entre os diferentes grupos de dispersão das árvores do dossel contrasta com a maior riqueza de espécies desse grupo sob as árvores zoocóricas. Por um lado, a maior riqueza de espécies zoocóricas sob as árvores zoocóricas do dossel indica que a visitação de animais frugívoros contribui para a chegada de novas espécies, já que os animais podem trazer para baixo da copa da árvore visitada algumas sementes de outras espécies ingeridas anteriormente (Vieira et al. 1994; Clark et al. 2004; Hooper et al. 2005). O fato de termos observado maior riqueza de espécies de indivíduos já estabelecidos no subosque ($DAP \geq 4,8$ cm) indica que esse provável incremento na riqueza de sementes se mantém na estrutura da comunidade, mesmo apesar das forças seletivas (ex.: competição inter e intraespecífica, ação de herbívoros e patógenos) que atuam durante todo o ciclo de vida das plantas, ressaltando o importante papel da fauna para a manutenção da diversidade das comunidades vegetais.

Em contrapartida, a ausência de diferenças na abundância relativa de indivíduos zoocóricos sob os diferentes grupos de dispersão aponta para um possível efeito negativo indireto da fauna sobre a comunidade presente sob as árvores zoocóricas. Havendo sementes de outras espécies trazidas pelos animais frugívoros para baixo das árvores zoocóricas do dossel, essas árvores passariam a atrair também predadores de sementes e eventualmente alguns herbívoros, o que afetaria a estrutura de abundância das espécies zoocóricas no subosque, explicando o padrão observado na comunidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amiotti, N. M., Zalba, P., Sánchez, L. F. & Peinemann, N. 2000. The impact of single-trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* 81: 3283-3290.
- Augspurger, C. & Kitajima, K. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology* 73: 1270-1284.
- Boettcher, S. E. & Kalisz, P. J. 1990. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* 71: 1365-1372.
- Breshears, D. D., Rich, P. M., Barnes, F. J. & Campbell, K. 1997. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7: 1201-1215.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Canham, C. D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.
- Chazdon, R. L. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Connor, E. F. & Parker, V. T. 2004. Fruiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest. *Oecologia* 139: 66-75.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. , pp. 298-312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Cooper, M., Juhász, C. E. P., Toma, R. S., Cursi, P. R., Oliveira, T. C., Soria, J. E., Ketzer, A. O. & Olsen, R. C. 2005. 4º Relatório Científico do Projeto Parcelas Permanentes. Parte II - Fatores abióticos. Solos. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parapre.php>. Acessado em 01/2006.
- Dalling, J. W., Hubbell, S. P. & Silveira, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.
- Delle Monache, F., Benedetto, R., Souza, M. A. M. & Sandor, P. 1990. *Esenbeckia leiocarpa*: IIa. Further components. *Gazzetta Chimica Italiana* 120: 387-389.

- Delle Monache, F., Delle Monache, G., Souza, M. A. M., Cavalcanti, M. S. & Chiappeta, A. 1989. Isopentenylindole derivatives and other components of *Esenbeckia leiocarpa*. *Gazzetta Chimica Italiana* 119: 435-439.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Destefani, A. C. C., Santos, E. A., Marin, F. R., Pardi, M. M., Muniz, M. R. A., Sentelhas, P. C., Lima, R. A. F. & Gandolfi, S. 2005. 4º Relatório Científico do Projeto Parcelas Permanentes. Parte II - Fatores abióticos. Clima. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parapre.php>. Acessado em 01/2006.
- Dias, A. T. C., Zaluar, H. L. T., Ganade, G. & Scarano, F. R. 2005. Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. *Journal of Tropical Ecology* 21: 343-347.
- Dupuy, J. M. & Chazdon, R. L. 2006. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 22: 65-76.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Figuerola-Rangel, B. L. & Olvera-Vargas, M. Regeneration patterns in relation to canopy species composition and site variables in mixed oak forests in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Mexico. *Ecological Research* 15, 249-261. 2000.
- Franco, A. C. & Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Freeman, M. F. & Tukey, J. W. 1950. Transformations related to the angular and the square root. *Annals of Mathematical Statistics* 21: 607-611.
- Gandolfi, S. 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP. Dissertação de Mestrado – Campinas, UNICAMP.
- Gandolfi, S. 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado – Campinas, UNICAMP.
- Garbin, M. L., Zandavalli, R. B. & Dillenburg, L. R. 2006. Soil patches of inorganic nitrogen in subtropical Brazilian plant communities with *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil* 286: 323-337.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.

- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Hooper, E., Legendre, P. & Condit, R. 2005. Barriers to forest regeneration in deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42: 1165-1174.
- Hoshino, D., Nishimura, N. & Yamamoto, S. 2003. Effects of canopy conditions on the regeneration of major tree species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 175: 141-152.
- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a Deciduous Forest of North-Eastern North America. *Journal of Ecology* 80: 99-108.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jordano, P. 1993. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp. 105-156. CAB Publishing, Wallingford, UK.
- Kabakoff, R. P. & Chazdon, R. L. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 779-788.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- Köppen, W. P. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Economica, Mexico.
- Kronka, F. J. N., Nalon, M. A., Matsukuma, C. K., Kanashiro, M. M., Pavao, M., Durigan, G., Lima, L. M. P. R., Guillaumon, J. R., Baitello, J. B. & Borgo, S. C. 2005. *Inventário florestal da vegetação natural do estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Florestal, Imprensa Oficial, São Paulo, SP.
- Lambais, M. R., Crowley, D. E., Cury, C., Büll, R. C. & Rodrigues, R. R. 2006. Bacterial diversity in tree canopies of the Atlantic Forest. *Science* 312: 1917.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. RiMa, São Carlos, SP.

- Lee, D. W. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 5: 65-79.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Michael, J. P. 1993. Quinoline, Quinazoline, and Acridone Alkaloids. *Natural Product Reports* 10: 99-108.
- Montgomery, R. A. & Chazdon, R. L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Campinas, SP). Tese de Doutorado – Campinas, UNICAMP.
- Morellato, L. P. C. & Leitão Filho, H. F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: Morellato, L. P. C. (ed.) *História natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*, pp. 112-140. UNICAMP/FAPESP, Campinas.
- Moro, M. J., Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Müller, A. H., Vieira, P. C., das G., F., Silva, F. & Fernandes, J. B. 1995. Dihydrochalcones, coumarins and alkaloids from *Metrodorea nigra*. *Phytochemistry* 40: 1797-1800.
- Nakatsu, T., Johns, T. & Kubo, I. 1990. Isolation, structure and synthesis of novel 4 quinolinone alkaloids from *Esenbeckia leiocarpa*. *Journal of Natural Products* 53: 1508-1513.
- Oberbauer, S. F., Clark, D. B., Clark, D. A. & Quesada, M. 1988. Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* 75: 207-212.
- Oliveira, R. S., Dawson, T. E., Burgess, S. S. O. & Nepstad, D. C. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* 145: 354-363.
- Peters, H. A., Pauw, A., Silman, M. R. & Terborgh, J. W. 2004. Falling palm fronds structure Amazonian rainforest sapling communities. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 367-369.
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L. & Jones, C. G. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. In: Hutchings, M. J., John, E. A. & Stewart, A. J. A. (eds.) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, pp. 33-52. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.

- Ponge, J. F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M. & Gallet, C. 1998. The forest regeneration puzzle. *BioScience* 48: 523-530.
- Poorter, L. & Arets, E. J. M. M. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant ecology* 166: 295-306.
- Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Rhoades, C. C. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35, 71-94. 1997.
- Robinson, G. R. & Handel, S. N. 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 7: 271-278.
- Rossi, B. E. & Villagra, P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543-550.
- Runkle, J. R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the Eastern United States. *Ecology* 62: 1041-1051.
- Schade, J. D., Sponseller, R., Collins, S. L. & Stiles, A. 2003. The influence of *Prosopis* canopies on understorey vegetation: effects of landscape position. *Journal of Vegetation Science* 14: 743-750.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp, E. W., Millero, T. & Russo, S. E. 2001. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich Tropical Forests. In: Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, pp. 19-33. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. *Botânica Sistemática - Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235-246.
- Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Taylor, A. H., Jinyan, H. & ShiQiang, Z. 2004. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies*-*Betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management* 200: 347-360.

- Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2006. Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31: 293-300.
- Tirado, R. & Pugnaire, F. I. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111: 437-444.
- Tomita, M. & Seiwa, K. 2004. The influence of canopy tree phenology on understory populations of *Fagus crenata*. *Journal of Vegetation Science* 15: 379-388.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Veloso, H. P., Rangel Filho, A. L. & Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Vieira, I. C. G., Uhl, C. & Nepstad, D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazônia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- Villela, D. M. & Proctor, J. 2002. Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* Forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 34: 334.
- Walker, L. R. & Vitousek, P. M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawai'i. *Ecology* 72: 1449-1455.
- Wang, Y. & Augspurger, C. 2006. Comparison of seedling recruitment under arborescent palms in two Neotropical forests. *Community Ecology* 147: 533-545.
- Watkinson, A. R. 1998. The role of the soil community in plant population dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 171-172.
- Watling, J. R. & Press, M. C. 2000. Light heterogeneity in tropical rain forests: photosynthetic responses and their ecological consequences. In: Hutchings, M. J., John, E. A. & Stewart, A. J. A. (eds.) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, pp. 131-153. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.
- Wied, A. & Galen, C. 1998. Plant parental care: conspecific nurse effects in *Frasera speciosa* and *Cirsium scopulorum*. *Ecology* 79: 1657-1668.
- Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Condit, R. & Hubbell, S. P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Sadle River, New Jersey.
- Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43: 130-133.

Anexo 1 – Espécies amostradas no dossel (D) e no subosque (S) em uma parcela permanente de 10,24 ha, na Estação Ecológica dos Caetetus, segundo a deciduidade e a síndrome de dispersão (indivíduos com diâmetro à altura do peito $\geq 4,8$ cm). (●) Espécies secundárias iniciais.

Família / Espécie	D	S	Deciduidade	Dispersão
ANACARDIACEAE				
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	x	●	Decídua	Anemocórica
ANNONACEAE				
<i>Annona cacans</i> Warm.		x		Zoocórica
<i>Rollinia sylvatica</i> (A. St.-Hil.) Martius		●		Zoocórica
APOCYNACEAE				
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	x	x	Perenifólia	Anemocórica
ARECACEAE				
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.		●		Zoocórica
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman		●		Zoocórica
BIGNONIACEAE				
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.		●		Anemocórica
BORAGINACEAE				
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.		●		Zoocórica
<i>Cordia superba</i> Cham.		●		Zoocórica
<i>Patagonula americana</i> L.		x		Anemocórica
CARDIOPTERIDACEAE				
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard		●		Zoocórica
CARICACEAE				
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	x	x	Decídua	Zoocórica
CELASTRACEAE				
<i>Maytenus robusta</i> Reissek		x		Zoocórica
EUPHORBIACEAE				
<i>Actinostemon conceptionis</i> (Chodat & Hassl.) Hochr.		x		Autocórica
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.		x		Autocórica
<i>Croton floribundus</i> (L.) Spreng.		x		Autocórica
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnst.		x		Autocórica
FABACEAE				
Cersideae				
<i>Bauhinia longifolia</i> D. Dietr.		●		Autocórica
Caesalpinioideae				
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	x	x	Não caracterizada	Zoocórica
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub	x	●	Decídua	Anemocórica

Anexo 1 - Continuação

Família / Espécie	D	S	Deciduidade	Dispersão
FABACEAE				
Faboideae				
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guill. ex Benth.	x	●	Decídua	Anemocórica
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C. Lima	x	●	Decídua	Anemocórica
<i>Machaerium aculeatum</i> Raddi		●		Anemocórica
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.		●		Anemocórica
<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	x	●	Semidecídua	Anemocórica
<i>Myroxylon peruiferum</i> L. f.	x		Decídua	Anemocórica
Mimosoideae				
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	x	●	Decídua	Anemocórica
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart		●		Anemocórica
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip ex Record	x	●	Decídua	Anemocórica
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	x	●	Decídua	Zoocórica
<i>Inga marginata</i> Willd.		x		Zoocórica
<i>Inga striata</i> Benth.		●		Zoocórica
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	x	●	Decídua	Anemocórica
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.	x	●	Decídua	Anemocórica
LAURACEAE				
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.		x		Zoocórica
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	x	x	Perenifólia	Zoocórica
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	x		Perenifólia	Zoocórica
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	x	x	Perenifólia	Zoocórica
LECYTHIDACEAE				
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	x	x	Semidecídua	Anemocórica
MALVACEAE				
<i>Ceiba speciosa</i> A. St.-Hil.	x	●	Decídua	Anemocórica
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns		●		Anemocórica
MELIACEAE				
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.		x		Zoocórica
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	x		Decídua	Anemocórica
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.		x		Zoocórica
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.		x		Zoocórica
<i>Trichilia pallida</i> Sw.		x		Zoocórica
MONIMIACEAE				
<i>Mollinedia widgrenii</i> A. DC.		x		Zoocórica
MORACEAE				
<i>Ficus hirsuta</i> Schott	x		Não caracterizada	Zoocórica
<i>Ficus</i> sp.		x		Não caracterizada

Anexo 1 - Continuação

Família / Espécie	D	S	Deciduidade	Dispersão
MYRSINACEAE				
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez		●		Zoocórica
MYRTACEAE				
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg		●		Zoocórica
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	x			Zoocórica
<i>Eugenia blastantha</i> (O. Berg) D. Legrand	x			Zoocórica
<i>Eugenia florida</i> DC.	x			Zoocórica
<i>Eugenia ramboi</i> D. Legrand	x			Zoocórica
<i>Myrciaria</i> sp.	x			Zoocórica
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand	x			Zoocórica
NYCTAGINACEAE				
<i>Guapira hirsuta</i> (Choisy) Lundell		x		Zoocórica
<i>Pisonia ambigua</i> Heimerl		●		Zoocórica
OPILIACEAE				
<i>Agonandra excelsa</i> Griseb.		●		Zoocórica
PHYLLANTHACEAE				
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll. Arg.	x	x	Semidecídua	Autocórica
PHYTOLACCACEAE				
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	x	●	Perenifólia	Anemocórica
<i>Sequiaria floribunda</i> Benth.		●		Anemocórica
RHAMNACEAE				
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	x	●	Decídua	Autocórica
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	x	●	Decídua	Zoocórica
RUBIACEAE				
<i>Ixora venulosa</i> Benth		x		Zoocórica
RUTACEAE				
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	x	x	Decídua	Anemocórica
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	x	x	Semidecídua	Autocórica
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.		x		Autocórica
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A. St.-Hil.		x		Autocórica
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.		●		Zoocórica
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.		●		Zoocórica
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	x		Não caracterizada	Zoocórica
SALICACEAE				
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.		●		Anemocórica
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.		●		Zoocórica
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer		●		Zoocórica

Anexo 1 - Continuação

Família / Espécie	D	S	Deciduidade	Dispersão
SAPINDACEAE				
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.		•		Zoocórica
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	x	•	Semidecídua	Anemocórica
SAPOTACEAE				
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. et Eichler) Engl.	x	•	Perenifólia	Zoocórica
SIMAROUBACEAE				
<i>Picramnia warmingiana</i> Engl.		x		Zoocórica
SOLANACEAE				
<i>Solanum argenteum</i> Dunal		x		Zoocórica
URTICACEAE				
<i>Cecropia glaziovi</i> Snethlage		x		Zoocórica
<i>Urea baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.		x		Zoocórica
VERBENACEAE				
<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.		x		Anemocórica

CAPÍTULO 3

POTENCIAL ALELOPÁTICO DE FOLHAS E CASCAS DE *Esenbeckia leiocarpa* Engl.

(RUTACEAE)

POTENCIAL ALELOPÁTICO DE FOLHAS E CASCAS DE *Esenbeckia leiocarpa* Engl.

(RUTACEAE)

Flaviana Maluf de Souza; Sergius Gandolfi; Sonia Cristina Juliano Gualtieri de Andrade Perez;
Ricardo Ribeiro Rodrigues

RESUMO

Neste trabalho, investigamos a existência de efeitos alelopáticos de folhas e cascas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) na germinação e no crescimento de plântulas de alface (*Lactuca sativa* L.). Para a realização dos experimentos em laboratório, utilizamos extratos aquosos de ambos os materiais em quatro concentrações (100, 75, 50 e 25%), sendo um controle realizado com água destilada e outro com soluções de polietileno glicol 6000 (PEG 6000) com o mesmo potencial osmótico dos extratos mais concentrados. Utilizamos quatro repetições de 50 sementes para o bioensaio de germinação e quatro repetições de dez plântulas para o bioensaio de crescimento. De maneira geral, ambos os extratos inibiram a germinação das sementes, afetando mais a velocidade de germinação do que a porcentagem de sementes germinadas. Os extratos de folha causaram anormalidades em todas as plântulas. Os extratos de casca, em quase todas as concentrações, causaram deformações e reduziram o crescimento das plântulas, mas não afetaram a massa seca das plântulas normais. O sistema radicular foi mais sensível à ação dos extratos que a parte aérea. Para todas as variáveis analisadas, os efeitos dos extratos de folha foram mais pronunciados que os provocados pelos extratos de casca. Em ambos os casos, os efeitos estiveram positivamente correlacionados à concentração dos extratos. Esses resultados confirmam o potencial alelopático de *E. leiocarpa*, reforçando a idéia de que essa espécie pode causar prejuízos a outras espécies de plantas, caso o processo alelopático se reproduza em condições naturais.

Palavras-chave: alelopatia; crescimento; germinação; inibição; interação planta-planta.

ALLELOPATHIC POTENTIAL OF BARKS AND LEAVES OF *Esenbeckia leiocarpa* Engl.
(RUTACEAE)

Flaviana Maluf de Souza; Sergius Gandolfi; Sonia Cristina Juliano Gualtieri de Andrade Perez;
Ricardo Ribeiro Rodrigues

ABSTRACT

We investigated the allelopathic potential of aqueous extracts of barks and leaves of *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) on lettuce (*Lactuca sativa* L.) germination and seedling growth. We compared the effects of four concentrations (100, 75, 50 e 25%) of each extract to water and polyethylene glycol (PEG 6000) solution controls for four replicates of 50 seeds for germination and four replicates of ten seedlings in each treatment for seedling growth. Both bark and leaf extracts delayed germination, and leaf extracts also affected the percentage of germinated seeds. Leaf extracts strongly inhibited the development of all seedlings and caused some degree of abnormality. Bark extracts, in most concentrations, also caused abnormalities and reduced seedling growth, but did not affect seedling dry mass. Root development was more sensitive to the extracts than hypocotyl growth. Leaf extracts affected germination and seedling growth more severely than bark solutions. The effects of leaf and bark extracts were positively correlated with extract concentrations. The results confirm the allelopathic potential of *E. leiocarpa*, suggesting that this species may hinder the development of other plant species, if these phenomena occur similarly under natural conditions.

Keywords: allelopathy; germination; growth; inhibition; plant-plant interaction.

INTRODUÇÃO

A organização e a dinâmica de uma comunidade são determinadas, entre outros fatores, pelo balanço das interações positivas e negativas nas plantas (Inderjit e Callaway 2003). Uma das diversas formas possíveis de interação ocorre por meio da liberação de metabólitos secundários no ambiente, causando interferências diretas ou indiretas de uma planta sobre outra, em um processo conhecido como alelopatia (Whittaker e Feeny 1971; Rice 1984). Embora mais comumente relatada como a ação de um organismo cujo efeito é prejudicial a outro, a interferência alelopática também pode ser benéfica ao organismo receptor do aleloquímico (Rice 1984) e pode ocorrer intra ou interespecificamente (Larcher 1995).

No caso de interações alelopáticas em plantas, as interferências mais comuns incidem sobre a germinação e o crescimento tanto da parte aérea quanto do sistema radicular das plântulas (Rice 1984; Larcher 1995; Crawley 1997), afetando o sucesso do estabelecimento dos indivíduos. Como consequência, podem ocorrer alterações na densidade, dominância e padrão espacial das populações, bem como na diversidade da comunidade (Rice 1984; Chou 1999). Por isso, plantas com potencial alelopático podem ter um papel diferencial na coexistência das espécies (Inderjit e Callaway 2003) e na sucessão secundária (Whittaker e Feeny 1971; Peng et al. 2004), o que reforça sua relevância para a estruturação das comunidades vegetais.

Os padrões espaciais observados em campo geralmente fornecem indícios importantes da existência de processos alelopáticos. Em certos casos, tanto sob a copa quanto no entorno de uma planta alelopática, formam-se zonas de inibição do crescimento (Inderjit e Callaway 2003), onde se observa uma menor densidade de indivíduos ou mesmo a ausência de determinadas espécies.

O guarantã (*Esenbeckia leiocarpa* Engl.) é uma espécie arbórea comum nas Florestas Estacionais Semidecíduais do estado de São Paulo, que se desenvolve à sombra, é decídua, autocórica e encontrada freqüentemente formando agrupamentos (Seoane et al. 2000). Analisando possíveis associações entre as árvores do dossel e os indivíduos sob suas copas (capítulo 1), demonstramos que os indivíduos de *E. leiocarpa* ocorrem preferencialmente e em maior densidade sob os indivíduos do dossel da própria *E. leiocarpa*, sugerindo a existência de mecanismos de inibição do estabelecimento de outras espécies ou de defesa contra herbívoros e patógenos. Essas observações, associadas à constatação da presença de substâncias com potencial

alelopático em folhas e raízes de *E. leiocarpa* (Delle Monache et al. 1989; Delle Monache et al. 1990; Nakatsu et al. 1990; Michael 1993), bem como à presença de compostos fitotóxicos em outra espécie do gênero *Esenbeckia* (Mata et al. 1998), deram suporte à idéia de que ela poderia apresentar um efeito alelopático deletério sobre o desenvolvimento de outras espécies de plantas na comunidade.

Assim, a investigação do potencial alelopático de *E. leiocarpa* foi concebida como um estudo de caso para verificar sua ocorrência e discutir a importância do processo alelopático na estrutura e dinâmica das comunidades vegetais. Com o objetivo de testar a existência de um efeito alelopático, realizamos experimentos em laboratório para avaliar o potencial de inibição de extratos aquosos de folhas e cascas de *E. leiocarpa* na germinação e no crescimento de plantas-teste de alface (*Lactuca sativa* L.). Embora a inibição de processos fisiológicos observados em laboratório não assegure a existência de correlações desse evento com os padrões espaciais das espécies em ambientes naturais (Stowe 1979), tais experimentos podem ajudar a demonstrar o potencial das interações aleloquímicas, além de serem de rápida execução e de poderem ser facilmente replicados (Inderjit e Weston 2000). Weidenhamer et al. (1989) ressaltam que essa prática pode ser muito útil para verificar as evidências de alelopátia antes de se realizar outras formas de investigação mais trabalhosas e de maior custo e, por isso, é bastante apropriada à condição do presente trabalho.

MATERIAIS E MÉTODOS

Preparo dos extratos

Em novembro de 2004, coletamos folhas adultas sadias e cascas de dez indivíduos de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. em uma área de Floresta Estacional Semidecidual, localizada na Estação Ecológica dos Caetetus, região centro-oeste do estado de São Paulo (22°41' S; 49°10' O). Com esse material, preparamos extratos aquosos em quatro diferentes concentrações (100%, 75%, 50% e 25%) para avaliar seu efeito sobre a germinação de sementes e o crescimento de plântulas de alface (*Lactuca sativa* L. var. Grand Rapids), em dois bioensaios distintos.

Para o preparo do extrato de folhas, trituramos 50 g de massa seca em 700 ml de água destilada (7,1% p/v), mantendo a mesma proporção para o extrato de casca (15 g de massa seca para 210 ml de água). Após a trituração, distribuimos os extratos em tubos de ensaio, colocando-os em centrífuga durante aproximadamente três minutos, para facilitar a decantação das partículas. Com o auxílio de uma bomba a vácuo, realizamos a filtragem para a obtenção do extrato de maior concentração, considerado bruto (100%). Com base nesse extrato, fizemos as diluições com água destilada para 75, 50 e 25% e armazenamos todos os extratos em freezer até o momento do uso.

Bioensaios

Tanto no bioensaio de germinação quanto de crescimento, utilizamos placas de Petri de 9 cm de diâmetro forradas com duas folhas de papel de filtro previamente autoclavadas. Conduzimos os experimentos em câmara de germinação FANEM 347, a uma temperatura variando de 26 a 28°C. Os extratos foram utilizados para umedecer o papel de filtro, assim como a água destilada, empregada como controle em ambos os bioensaios.

Considerando que o potencial osmótico está diretamente relacionado à quantidade de água disponível para a célula e que essa água, por sua vez, é essencial para dar início ao processo germinativo (Larcher 1995), o potencial osmótico da solução utilizada para umedecer o substrato poderia interferir na germinação das sementes. Assim, para saber se os resultados obtidos no bioensaio de germinação eram decorrentes apenas do efeito do potencial osmótico dos extratos, preparamos soluções de polietilenoglicol 6000 (PEG 6000) para reproduzir os potenciais osmóticos dos extratos brutos de folhas e cascas. Para isso, primeiramente medimos o potencial osmótico dos extratos brutos de folha e casca com um osmômetro (FISKE OS Osmometer), utilizando 250 µl de cada extrato previamente descongelado à temperatura ambiente. Essa medida foi obtida em µOsmol/Kg e transformada em MPa, sendo expressa em valores negativos, já que o potencial osmótico das soluções é sempre menor que o da água pura (Larcher 1995). Em seguida, com base na tabela apresentada por Villela et al. (1991), preparamos as soluções de PEG com potenciais próximos aos registrados para os extratos brutos (extrato de folhas = - 0,31 MPa; extrato de casca = - 0,06 MPa) e utilizamos essas soluções para umedecer o papel de filtro, como um segundo controle.

No bioensaio de germinação, adicionamos 5 ml das diferentes soluções (extratos de folha e casca a 100, 75, 50 e 25%; soluções de PEG 6000 equivalentes aos extratos brutos de folha e casca; água destilada) em cada placa de Petri. Em seguida, colocamos as placas semi-abertas em capela com exaustor durante 5 horas para a evaporação da água e depois as reumedecemos com 5 ml de água destilada. Distribuimos homogêaneamente 50 sementes de alface em cada placa (quatro repetições por tratamento) e, em seguida, colocamos as placas aleatoriamente em câmara de germinação no escuro. Realizamos a contagem do número de sementes germinadas a cada 12 horas após o início do experimento até o sétimo dia, sempre removendo as sementes à medida que germinavam. Consideramos germinadas somente as sementes que apresentavam, no mínimo, 2 mm de protrusão radicular (Brasil 1992). Estimamos a porcentagem e a velocidade de germinação de acordo com Labouriau (1983).

No bioensaio de crescimento, colocamos sementes de alface para germinar em placas de Petri umedecidas com 5 ml de água destilada, em câmara de germinação com fotoperíodo de 12 horas. Após cerca de 27 horas, transplantamos, para cada tratamento, 40 sementes com radícula entre 4-6 mm, distribuídas igualmente em quatro caixas do tipo gerbox (dez sementes por caixa) forradas com duas folhas de papel de filtro e umedecidas com 12 ml de cada extrato (casca e folha a 100, 75, 50 e 25%), além do controle em água destilada. Colocamos os gerbox abertos em bandejas vedadas com sacos plásticos transparentes grossos e esparsamente furados em câmara de germinação com fotoperíodo de 12 horas. No sétimo dia após o transplante, fizemos a avaliação das plântulas, classificando-as em normais ou anormais, segundo os critérios descritos em Brasil (1992). Com um paquímetro digital, efetuamos as medições da parte aérea (distância do colo até o ápice) e do comprimento da raiz (distância do colo até o ápice meristemático) de todas as plântulas normais. Após as medições, secamos as plântulas normais em estufa a 80°C até atingirem peso constante e as pesamos em uma balança analítica de precisão (OHAVS Analytical Plus), para obtenção da massa seca.

Análise dos dados

Para avaliar as diferenças na porcentagem e na velocidade de germinação das sementes entre as soluções de PEG 6000 e os extratos brutos correspondentes, utilizamos o teste *t*, considerando variâncias desiguais. Nos casos em que o extrato bruto diferiu significativamente

da solução de PEG realizamos uma análise de variância (ANOVA), seguida do teste de Tukey, para a comparação entre os tratamentos (Zar 1999).

Verificamos a existência de diferenças na proporção de plântulas anormais e na massa seca das plântulas entre os tratamentos com análises de variância, seguidas do teste de Tukey para a comparação entre os tratamentos (Zar 1999). Para testar a existência de diferenças no tamanho das plântulas (parte aérea e raízes), utilizamos o teste de Kruskal-Wallis, seguido do teste de Dunn para as comparações múltiplas (Zar 1999), uma vez que o número de plântulas normais variou entre os tratamentos e os dados de tamanho não apresentaram variâncias homogêneas.

Para avaliar a relação entre a concentração dos extratos e as variáveis para as quais os tratamentos diferiram do controle em água, realizamos análises de regressão lineares (Zar 1999). No caso dos tratamentos com apenas uma observação, comparamos o valor observado ao intervalo de confiança dos demais tratamentos.

Para todos os valores de porcentagem, utilizamos a transformação de Freeman e Tukey (1950), uma vez que ela apresenta melhores resultados do que a transformação mais comumente aplicada nesses casos, que utiliza apenas a informação da proporção para a aplicação do arco seno de sua raiz quadrada (Zar 1999). A transformação proposta por Freeman e Tukey (1950) melhora a distribuição também para os valores de proporção mais extremos (próximos de zero ou de 100) (Zar 1999), que foram comuns nos dados obtidos nesse estudo. Realizamos todos os testes com nível de significância de 5%.

RESULTADOS

Germinação

As sementes de alface (*L. sativa*) germinaram mais lentamente quando submetidas ao extrato bruto (100%) de casca do que sob a ação da solução de PEG com potencial osmótico correspondente ($t = -5,015$; g.l. = 3,583; $p = 0,010$; Tabela 1). Porém, a porcentagem de germinação das sementes não diferiu entre essas soluções ($t = -1,328$; g.l. = 4,975; $p = 0,242$; Tabela 1) e, por isso, a porcentagem de germinação não foi analisada para as demais

concentrações desse extrato. No caso do extrato bruto de folhas, a porcentagem de germinação foi praticamente nula, com apenas uma semente germinada em uma das repetições, diferindo do observado para a solução de PEG equivalente ($t = -11,708$; g.l. = 3,801; $p < 0,001$; Tabela 1). Como apenas uma das repetições apresentou sementes germinadas, comparamos a velocidade de germinação observada ($0,008 \text{ dias}^{-1}$) aos limites inferior e superior do intervalo de confiança da média da solução de PEG ($0,0258$ e $0,0442 \text{ dias}^{-1}$, respectivamente). Esse resultado indicou que, assim como a porcentagem de germinação, a velocidade de germinação das sementes sob o extrato bruto de folhas foi inferior ao registrado na solução de PEG, o que nos permitiu prosseguir com as análises dos demais tratamentos.

Tabela 1 – Porcentagem e velocidade de germinação de sementes de alface (*Lactuca sativa* L.) sob a ação de extratos aquosos de folhas e cascas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl., em comparação às soluções de PEG (polietilenoglicol 6000) com potencial osmótico correspondente (média \pm erro padrão; $n = 4$).

Tratamento	Germinação (%)	Velocidade de germinação (dias^{-1})
Folha 100%	$0,5 \pm 0,5^a$	$0,008^{a*}$
PEG (- 0,28 MPa)	$65,0 \pm 6,6^b$	$0,035 \pm 0,003^b$
Casca 100%	$75,5 \pm 4,6^a$	$0,027 \pm 0,001^a$
PEG (- 0,12 MPa)	$85,0 \pm 6,1^a$	$0,036 \pm 0,002^b$

* Valor menor que o limite inferior do intervalo de confiança da solução de PEG com potencial osmótico equivalente ($0,026 \text{ dias}^{-1}$).

Letras sobrescritas iguais indicam que as médias não diferiram entre os extratos e as respectivas soluções de PEG 6000 pelo teste t ($p < 0,05$).

Quando comparados ao controle em água, todos os tratamentos com extrato de folhas apresentaram menor porcentagem de sementes germinadas ($F = 153,577$; g.l. = 4; $p < 0,001$), em uma relação inversamente proporcional às concentrações ($R^2 = 0,98$; g.l. = 18; $p < 0,001$; Figura 1). No caso da velocidade de germinação, todas as concentrações avaliadas do extrato de folhas (75%, 50% e 25%), bem como as maiores concentrações do extrato de casca (100% e 75%) diferiram significativamente do controle ($F = 87,501$; g.l. = 7; $p < 0,001$; Figura 2). A velocidade de germinação da única repetição com sementes germinadas no extrato bruto de folhas ($0,008 \text{ dias}^{-1}$) foi menor que o limite inferior do intervalo de confiança de todos os tratamentos (folha 75% = $0,010 \text{ dias}^{-1}$; folha 50% = $0,014 \text{ dias}^{-1}$; folha 25% = $0,021 \text{ dias}^{-1}$; casca 100% = $0,025 \text{ dias}^{-1}$;

casca 75% = 0,024 dias⁻¹; casca 50% = 0,031 dias⁻¹; casca 25% = 0,030 dias⁻¹; controle em água = 0,036 dias⁻¹). Além disso, a velocidade de germinação variou de forma inversamente proporcional à concentração tanto do extrato de folhas ($R^2 = 0,93$; g.l. = 15; $p < 0,001$; Figura 2) quanto de casca ($R^2 = 0,78$; g.l. = 18; $p < 0,001$; Figura 2).

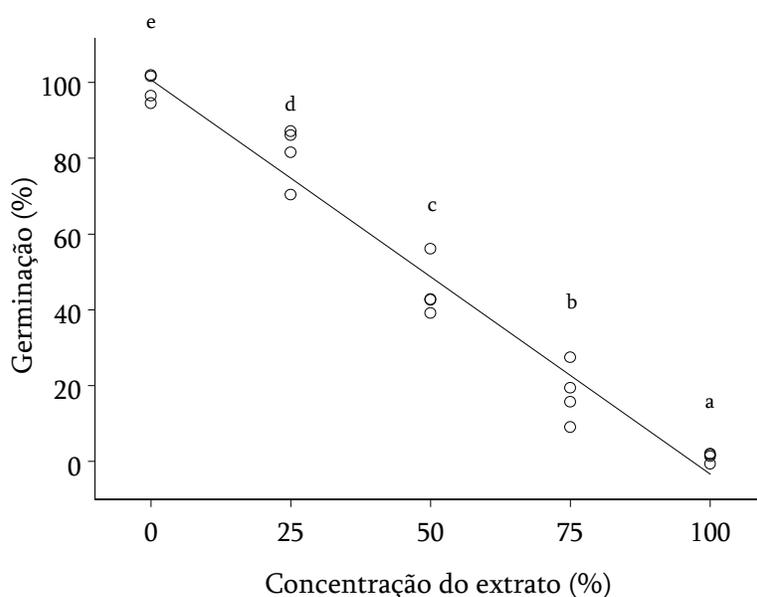


Figura 1 – Porcentagem de germinação de sementes de alface (*Lactuca sativa* L.) sob a ação de extratos aquosos de folhas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl., em diferentes concentrações (0 = controle em água; $R^2 = 0,98$; $p < 0,001$). Letras diferentes indicam que as médias diferiram significativamente entre as concentrações ($p < 0,05$).

O extrato de folhas, quando comparado ao de casca, foi o que provocou maior interferência na velocidade de germinação para todas as concentrações (Figura 2). A diferença da ação dos extratos de folha e casca na redução da velocidade de germinação foi mais acentuada quando comparamos os extratos brutos, decrescendo à medida que a concentração diminuiu (Figura 2).

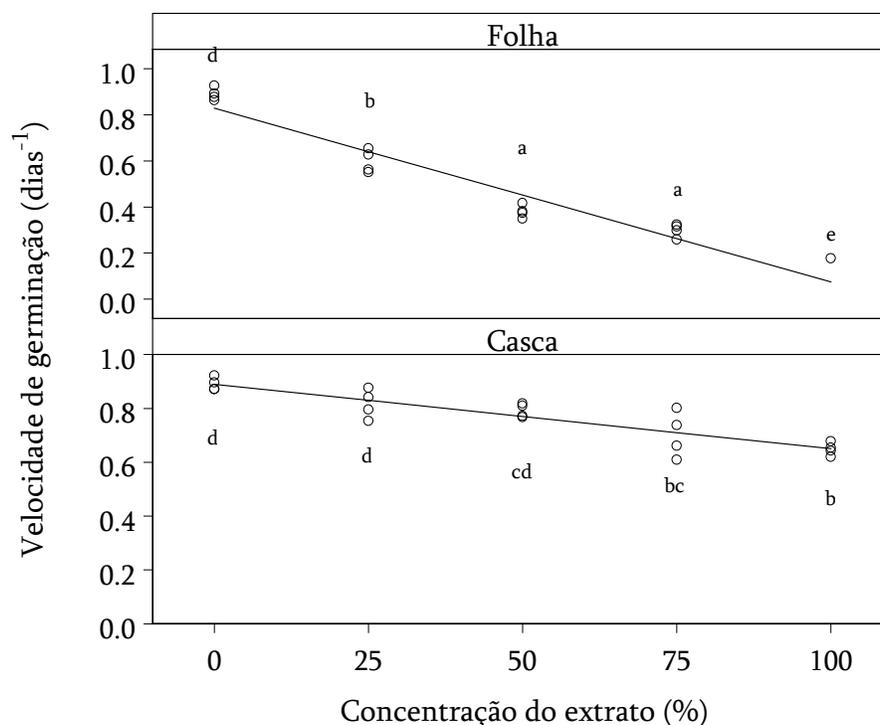


Figura 2 – Velocidade de germinação de sementes de alface (*Lactuca sativa* L.) sob a ação de extratos aquosos de folhas e cascas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl., em diferentes concentrações (0 = controle em água; Casca: $R^2 = 0,78$; $p < 0,001$; Folha: $R^2 = 0,93$; $p < 0,001$). Letras iguais indicam que as médias não diferiram significativamente entre todos os tratamentos ($p < 0,05$).

Crescimento

Todas as plântulas submetidas à ação do extrato de folhas, em todas as concentrações, apresentaram algum tipo de anormalidade. De modo geral, os principais problemas que observamos foram o desenvolvimento fraco, a desproporção entre a raiz e a parte aérea e a atrofia das estruturas das plântulas. Na maioria dos casos, os danos foram causados sobre o sistema radicular, sendo pouco comum a existência de anormalidades graves na parte aérea. Os defeitos que observamos com maior frequência nas raízes foram fendas longitudinais, desenvolvimento fraco e geotropismo negativo (Figura 3). Além disso, em todas as plântulas consideradas anormais (tanto sob a ação do extrato de folhas quanto de cascas), observamos, em maior ou menor grau, a oxidação da coifa. O hipocótilo retorcido e pequenas necroses nos cotilédones foram as alterações mais comuns na parte aérea (Figura 3).



Figura 3 – Aspectos da anormalidade de plântulas de alface (*Lactuca sativa* L.) desenvolvidas sob a ação de extratos aquosos de folhas e cascas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl., em cerca de oito dias. A – geotropismo negativo e torções no hipocótilo (extrato de casca 75%); B – necrose cotiledonar, fendas no hipocótilo e oxidação da coifa (extrato de folhas 75%); C – podridão e desenvolvimento fraco (extrato de folhas 100%); D – plântulas normais (controle em água).

A proporção de plântulas anormais resultantes da ação do extrato de folhas diferiu do controle em todas as concentrações, enquanto que sob os extratos de casca apenas as concentrações de 100 e 75% diferiram do controle ($F = 15,377$; g.l. = 8; $p < 0,001$; Tabela 2). A proporção de plântulas anormais sob os extratos de casca foi maior conforme o aumento da concentração ($R^2 = 0,77$; g.l. = 17; $p < 0,001$; Tabela 2).

Tabela 2 – Porcentagem de plântulas anormais, comprimento da raiz, comprimento da parte aérea e massa seca das plântulas normais de alface (*Lactuca sativa* L.) sob a ação de extratos aquosos de cascas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl., em diferentes concentrações (média \pm erro padrão (n); concentração 0 = controle em água).

Concentração do extrato (%)	Plântulas anormais (%)	Raiz (mm)	Parte aérea (mm)	Massa seca/plântula (mg)
100	96,7 \pm 3,3 ^b (3)	10,9 (1)	3,6 (1)	1,23 (1)
75	82,5 \pm 8,5 ^b (4)	12,9 \pm 1,5 ^a (7)	5,4 \pm 0,5 ^a (7)	1,10 \pm 0,10 ^{bc} (3)
50	32,5 \pm 22,9 ^a (4)	17,0 \pm 0,4 ^a (27)	8,2 \pm 0,4 ^b (27)	0,76 \pm 0,02 ^a (3)
25	5,0 \pm 2,9 ^a (4)	29,3 \pm 1,0 ^b (38)	8,1 \pm 0,5 ^b (38)	0,79 \pm 0,02 ^a (4)
0	0 ^a (4)	44,3 \pm 1,7 ^c (40)	8,8 \pm 0,3 ^b (40)	0,94 \pm 0,03 ^{ab} (4)

Letras sobrescritas iguais indicam que as médias não diferiram entre os tratamentos ($p < 0,05$).

Tendo em vista que a ação do extrato de folhas resultou em 100% de plântulas anormais, só foi possível analisar o tamanho e a massa seca das plântulas dos tratamentos com extrato de casca. No extrato bruto de casca, apenas uma plântula dentre as 40 analisadas foi considerada normal, sendo tanto o tamanho da raiz (10,9 mm) quanto da parte aérea (3,6 mm) menores que o limite inferior dos intervalos de confiança do controle (raiz = 40,9 mm; parte aérea = 8,2 mm).

O comprimento das raízes das plântulas normais das demais concentrações do extrato de casca também diferiu do tamanho das raízes das plântulas do controle (Kruskal-Wallis $H = 85,477$; g.l. = 3; $p < 0,001$; Tabela 2), decrescendo com o aumento da concentração ($R^2 = 0,69$; g.l.=111; $p < 0,001$; Tabela 2; Figura 4). Em comparação às plântulas do controle, o tamanho das raízes foi reduzido em, no mínimo, 34% (com o extrato de concentração mais baixa), podendo chegar a uma redução de até 70%, no caso das plântulas crescidas no extrato de concentração 75%.

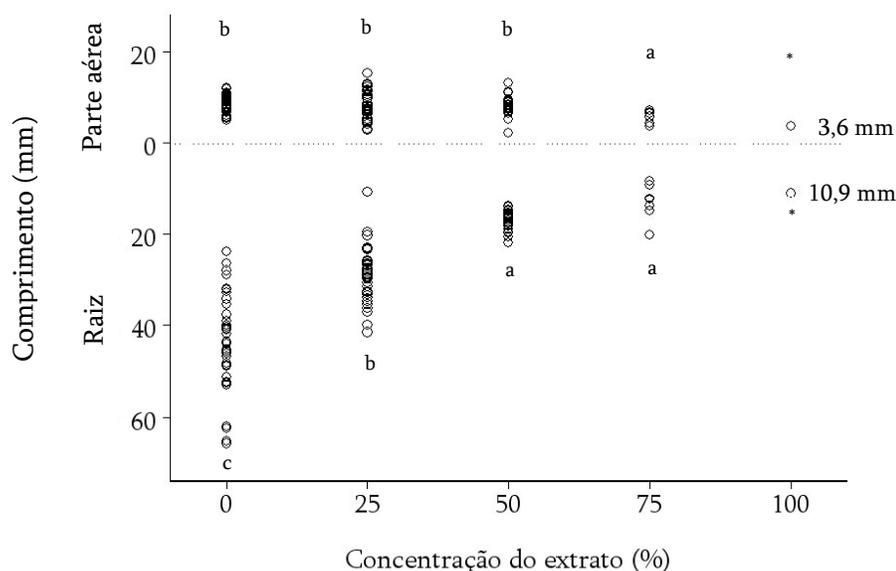


Figura 4 – Comprimento das raízes e da parte aérea das plântulas normais de alface (*Lactuca sativa* L.) desenvolvidas sob a ação de extratos aquosos de cascas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl., em diferentes concentrações (0 = controle em água; parte aérea: acima da linha horizontal; raízes: abaixo da linha horizontal, $R^2 = 0,69$; $p < 0,001$). * Valor menor que o limite inferior do intervalo de confiança do controle (raiz = 40,9 mm; parte aérea = 8,2 mm). Letras iguais indicam que as médias não diferiram entre as concentrações para o tamanho da parte aérea ou da raiz pelo teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Com relação ao tamanho da parte aérea, o controle diferiu apenas do extrato 75% concentrado, sob o qual as plântulas tiveram a parte aérea reduzida em cerca de 39% (Kruskal-Wallis $H = 13,872$; g.l. = 3; $p = 0,003$; Tabela 2; Figura 4). A massa seca por plântula diferiu significativamente apenas entre a concentração de 75% em relação à de 50% e 25%, sendo que o controle não foi diferente de nenhum tratamento ($F = 11,015$; g.l. = 3; $p = 0,002$; Tabela 2).

DISCUSSÃO

As diferenças encontradas na comparação entre o extrato bruto de folhas de *E. leiocarpa* e as soluções de PEG 6000 sugerem que a redução da porcentagem e da velocidade de germinação das sementes de alface sob a ação desse extrato é resultante não apenas do efeito do potencial osmótico das soluções, mas também de outros fatores de interferência. O mesmo pode ser dito para o extrato de casca em relação à velocidade de germinação; já para a porcentagem de germinação das sementes sob a ação desse extrato, os resultados indicaram que foi influenciada somente pelo potencial osmótico da solução.

De maneira geral, os extratos se mostraram fitotóxicos e potencialmente inibidores da germinação das sementes. Também originaram deformações nas estruturas e causaram anormalidade nas plântulas, além de reduzir o crescimento das plântulas normais. A velocidade de germinação foi mais afetada do que a porcentagem de sementes germinadas, como já relatado em diversos estudos (ex.: Kuiters 1989; Chon et al. 2000). O desenvolvimento das plântulas, por sua vez, foi ainda mais sensível à ação dos extratos do que a germinação das sementes (ex.: Kuiters 1989; Souto et al. 1995), sendo a redução do crescimento mais acentuada no sistema radicular do que na parte aérea, do mesmo modo que o constatado por Chon et al. (2000). Assim como observado por Kuiters (1989) e Chon et al. (2000), os efeitos foram maiores à medida que se aumentava a concentração dos extratos, em uma relação dose-dependente. Em nenhum caso, as concentrações mais baixas dos extratos estimularam a germinação das sementes ou o crescimento das plântulas, diferentemente do que pode ocorrer para muitos compostos potencialmente inibidores (Rice 1984).

Os extratos de folhas foram os que apresentaram maior interferência tanto no processo germinativo quanto no desenvolvimento das plântulas, causando danos graves o suficiente para

impedir a efetivação do estabelecimento dos indivíduos, mesmo nas concentrações mais baixas. As alterações provocadas pelos extratos de casca foram menos intensas, ocorrendo, na maioria dos casos, apenas nas concentrações mais altas. Mesmo assim, é possível que a redução no crescimento das raízes causada por estes extratos seja forte o bastante para causar prejuízos ao desenvolvimento futuro das plântulas (Chon et al. 2002). Essa diferença na intensidade dos efeitos provocados pelos extratos de casca e de folhas reforça a afirmação de que a concentração dos aleloquímicos pode variar entre os órgãos da planta (Larcher 1995; Souto et al. 1995).

As alterações no processo germinativo podem ter implicações importantes no estabelecimento dos indivíduos na floresta. A baixa porcentagem e a lentidão na germinação podem fazer com que a espécie afetada fique em desvantagem na captação de recursos essenciais à sua sobrevivência e desenvolvimento, tais como água, luz e nutrientes, além da própria ocupação do espaço (Crawley 1997). Do mesmo modo, danos e deformações nas raízes ou na parte aérea são capazes de interromper ou atrasar o desenvolvimento das plântulas. Isso pode fazer com que a espécie se torne mais vulnerável e tenha menores chances de se estabelecer com sucesso (Chon et al. 2002), o que, por sua vez, pode causar alterações na estrutura das populações e nos padrões de distribuição das espécies na comunidade.

Contudo, para confirmar a ocorrência da ação alelopática é necessário saber se, nessas condições, os compostos seriam liberados em quantidades e tempo suficientes para afetar os demais indivíduos da comunidade (Putnam e Tang 1986; Inderjit e Callaway 2003). Desse modo, os experimentos de campo são importantes para testar se os efeitos alelopáticos realmente afetam os padrões de distribuição das espécies (Harborne 1997; Inderjit e Weston 2000). Por outro lado, pode ser difícil separar a interferência alelopática da competição ou de fatores como a ação de herbívoros e microrganismos, em decorrência da grande complexidade das interações (Putnam e Tang 1986; Inderjit e Del Moral 1997; Wardle et al. 1998), o que também pode induzir a interpretação errônea de um efeito alelopático.

Diversos fatores podem influenciar a própria atividade alelopática e interferir também na resposta do organismo receptor. A concentração dos compostos, por exemplo, pode variar ao longo do dia, com a época do ano, condições ambientais (clima, luz, água, temperatura e nutrientes), fatores genéticos ou mesmo com a idade da planta ou do órgão (Rice 1984; Larcher 1995). Outros organismos, como patógenos e herbívoros, também são capazes de causar o

aumento ou a redução da concentração dos aleloquímicos (Rice 1984). É provável ainda que o efeito alelopático não ocorra igualmente sobre todas as espécies, podendo ser intenso sobre uma espécie e ausente sobre outra, sendo capaz de variar também com a densidade de plantas receptoras dos compostos (Weidenhamer et al. 1989).

No caso de *E. leiocarpa*, a idade da folha e a época do ano são fatores especialmente importantes a serem considerados em estudos de campo, uma vez que a espécie é semidecídua. Assim, é importante avaliar se os efeitos que observamos para as folhas adultas se repetem para as folhas recém-caídas e senescentes e se variam com a estação do ano, visto que há uma queda mais acentuada das folhas na estação seca (Morellato 1991). Estudos utilizando sementes e plântulas de outras espécies nativas são imprescindíveis para verificar o possível efeito diferencial *E. leiocarpa* na comunidade. Avaliações sobre a própria espécie também devem ser consideradas, a fim de verificar a existência de autotoxicidade ou de algum possível mecanismo de favorecimento, o que nos ajudaria a compreender o grau e a extensão da interferência alelopática de *E. leiocarpa* na comunidade de plantas existentes ao seu redor e sob suas copas.

As folhas de *E. leiocarpa* apresentam alcalóides e cumarinas em sua estrutura (Delle Monache et al.1989; Delle Monache et al.1990; Nakatsu et al. 1990; Michael 1993), sendo estes compostos reconhecidos por seu potencial alelopático (Whittaker e Feeny 1971; Rice 1984; Michael 1993; Larcher 1995). Embora não se conheça a composição das cascas de *E. leiocarpa*, Oliveira et al. (1996) encontraram substâncias desse mesmo grupo em cascas de outras duas espécies de *Esenbeckia*, o que indica a possibilidade de que as cascas de *E. leiocarpa* também contenham tais compostos.

Embora os experimentos realizados no presente trabalho não possam ser conclusivos sobre o efeito alelopático, os resultados aqui apresentados indicam a existência desse potencial nas folhas e cascas de *E. leiocarpa*. Assim, se esse os efeitos observados se repetirem em condições naturais, causando prejuízos à germinação e ao crescimento de outras espécies, é provável que *E. leiocarpa* tenha um importante papel na determinação da composição e do padrão de distribuição das espécies da comunidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brasil 1992. *Regras para a análise de sementes*. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária, SNDA, DNDV, CLV, Brasília, DF.
- Chon, S. U., Coutts, J. H. & Nelson, C. J. 2000. Effects of light, growth media, and seedling orientation on bioassays of alfalfa autotoxicity. *Agronomy Journal* 92: 715-720.
- Chon, S. U., Choi, S. K., Jung, S., Jang, H. G., Pyo, B. S. & Kim, S. M. 2002. Effects of alfalfa leaf extracts and phenolic allelochemicals on early seedling growth and root morphology of alfalfa and barnyard grass. *Crop protection* 21: 1077-1082.
- Chou, C. H. 1999. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18: 609-636.
- Crawley, M. J. 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Delle Monache, F., Benedetto, R., Souza, M. A. M. & Sandor, P. 1990. *Esenbeckia leiocarpa*: IIa. Further components. *Gazzetta Chimica Italiana* 120: 387-389.
- Delle Monache, F., Delle Monache, G., Souza, M. A. M., Cavalcanti, M. S. & Chiappeta, A. 1989. Isopentenylindole derivatives and other components of *Esenbeckia leiocarpa*. *Gazzetta Chimica Italiana* 119: 435-439.
- Freeman, M. F. & Tukey, J. W. 1950. Transformations related to the angular and the square root. *Annals of Mathematical Statistics* 21: 607-611.
- Harborne, J. B. 1997. Plant Secondary Metabolism. In: Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 132-155. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Inderjit & Callaway, R. M. 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil* 256: 1-11.
- Inderjit & Del Moral, R. 1997. Is separating resource competition from allelopathy realistic? *The Botanical Review* 63: 221-230.
- Inderjit & Weston, L. A. 2000. Are laboratory bioassays for allelopathy suitable for prediction of field responses? *Journal of Chemical Ecology* 26: 2111-2118.
- Kuiters, A. T. 1989. Effects of phenolic acids on germination and early growth of herbaceous woodland plants. *Journal of Chemical Ecology* 15: 467-479.
- Labouriau, L. G. 1983. *A germinação das sementes*. OEA, Washington, DC.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Mata, R., Macías, M. L., Rojas, I. S., Lotina-Hennsen, B., Toscano, R. A. & Anaya, A. L. 1998. Phytotoxic compounds from *Esenbeckia yaxhoob*. *Phytochemistry* 49: 441-449.

- Michael, J. P. 1993. Quinoline, Quinazoline, and Acridone Alkaloids. *Natural Product Reports* 10: 99-108.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Campinas, SP). Tese de Doutorado – Campinas, UNICAMP.
- Nakatsu, T., Johns, T. & Kubo, I. 1990. Isolation, structure and synthesis of novel 4 quinolinone alkaloids from *Esenbeckia leiocarpa*. *Journal of Natural Products* 53: 1508-1513.
- Oliveira, F. M., Sant'ana, A. E. G., Conserva, L. M., Maia, J. G. S. & Guilhon, G. M. P. 1996. Alkaloids and coumarins from *Esenbeckia* species. *Phytochemistry* 41: 647-649.
- Peng, S. L., Chen, Z. Q., Wen, J. & Shao, H. 2004. Is allelopathy a driving force in forest succession? *Allelopathy Journal* 14: 197-204.
- Putnam, A. R. & Tang, C. S. 1986. Allelopathy: State of the Science. In: Putnam, A. R. & Tang, C. S. (eds.) *The science of allelopathy*, pp. 1-17. John Wiley & Sons, New York.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Seoane, C. E. S., Kageyama, P. Y. & Sebben, A. M. 2000. Efeitos da fragmentação florestal na estrutura genética de populações de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Guarantã). *Scientia Forestalis* 57: 123-39.
- Souto, X. C., González, L. & Reigosa, M. J. 1995. Allelopathy in forest environment in Galicia, NW, Spain. *Allelopathy Journal* 2: 67-78.
- Stowe, L. G. 1979. Allelopathy and its influence on the distribution of plants in an Illinois old-field. *Journal of Ecology* 67: 1065-1085.
- Villela, F. A., Doni Filho, L. & Sequeira, E. L. 1991. Tabela de potencial osmótico em função da concentração de polietileno glicol 6000 e da temperatura. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 26: 1957-1968.
- Wardle, D. A., Nilsson, M. C., Gallet, C. & Zackrisson, O. 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Review* 73: 305-319.
- Weidenhamer, J. D., Hartnett, D. C. & Romeo, J. T. 1989. Density-dependent phytotoxicity: distinguishing resource competition and allelopathic interference in plants. *Journal of Applied Ecology* 26: 613-624.
- Whittaker, R. H. & Feeny, P. P. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171: 757-770.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Sadle River, New Jersey.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, apresentamos resultados que fornecem subsídios para a discussão sobre os processos ecológicos que atuam na dinâmica das formações florestais ricas em espécies, especialmente das florestas estacionais semidecíduais. Em particular, ressaltamos a possível existência de interações positivas e negativas das árvores que compõem o estrato superior com a comunidade de plantas arbustivas e arbóreas que se estabelece sob suas copas. O fato de termos obtido evidências de associações entre a composição do dossel e os indivíduos do subosque com diâmetro à altura do peito $\geq 4,8$ cm indica que, apesar dos eventos estocásticos e das diversas forças seletivas (herbivoria, predação, competição) que participam da história de vida das plantas desde os estádios iniciais de desenvolvimento, os efeitos das árvores do dossel podem permanecer na estrutura da comunidade até os estádios mais avançados. Desse modo, seria possível dizer que a identidade da planta que compõe o estrato superior faz parte do conjunto de fatores que determinam a estrutura e a composição das comunidades vegetais nessas florestas. A investigação da influência das árvores do dossel sobre a germinação, a sobrevivência e o desenvolvimento das plântulas é essencial para que se tenha uma melhor compreensão da magnitude dos efeitos dessas interações e das conseqüências na distribuição espacial dos indivíduos adultos.

Algumas respostas dessas interações manifestaram-se de maneira espécie-específica (capítulo 1), indicando que a influência das espécies do dossel varia em relação a cada espécie do subosque, o que chama a atenção para o papel diferencial das espécies na organização da comunidade. Os padrões observados na ocorrência das espécies do subosque sugerem a existência de mecanismos de inibição (ex.: alelopatia em *E. leiocarpa* – capítulo 3) ou de facilitação (ex.: deciduidade em *C. speciosa*) das espécies do dossel sobre o estabelecimento de algumas espécies embaixo de suas copas.

Além das interações espécie-específicas, as árvores do dossel com características ecológicas semelhantes, como a deciduidade e a síndrome de dispersão, parecem causar efeitos similares sobre a comunidade do subosque (capítulo 2). Desse modo, as espécies do subosque responderiam a um conjunto de características ambientais, e não a uma determinada espécie em particular. A atratividade à fauna pode ser um potencial fator de regulação da abundância e da

riqueza das espécies do subosque, interferindo na ação não só dos agentes dispersores, mas também de predadores e herbívoros. A deciduidade, por sua vez, parece influenciar a sobrevivência e o desenvolvimento das plantas em virtude das mudanças nos regimes de luz do subosque. Além disso, esses dois fatores poderiam atuar simultaneamente sobre a estrutura da comunidade, resultando em uma série de interações e de efeitos possíveis.

A deciduidade do dossel pode ainda trazer outras implicações que merecem ser exploradas em futuros estudos, como os efeitos do acúmulo de serapilheira decorrente da queda das folhas. Por um lado, essa camada pode ser importante na manutenção do teor de umidade no solo, além de promover um aumento na disponibilidade de nutrientes e na matéria orgânica (Zinke 1962; Facelli e Pickett 1991a; Moro et al. 1997), ou ainda, proteger as sementes contra predação (Cintra 1997). Em contrapartida, o espessamento da serapilheira pode impedir ou dificultar a germinação e o crescimento de algumas espécies pela formação de barreiras físicas (Walker e Vitousek 1991; Santos e Válio 2002; Cintra et al. 2005), químicas – por meio da liberação de compostos alelopáticos – (Rice 1984; Molina et al. 1991; Villela e Proctor 2002) ou em decorrência de reduções consideráveis na luminosidade (Facelli e Pickett 1991a e b; Wang e Augspurger 2006).

Apesar da importância da deciduidade na estrutura e dinâmica das florestas semidecíduais, existem poucos estudos tratando das implicações ecológicas desse evento nos padrões de ocorrência das espécies arbóreas (Hoshino et al. 2003; Taylor et al. 2004; Tomita e Seiwa 2004), especialmente nas regiões tropicais. Alguns trabalhos apresentam descrições de padrões fenológicos gerais, como produção de folhas, sazonalidade e interação com fatores bióticos e abióticos (Reich 1995), mas não apontam questões sobre a interferência da cobertura do dossel na organização da comunidade. Também é pequeno o número de trabalhos que forneçam informações sobre algumas dessas características das espécies arbóreas nos trópicos; alguns exemplos são os trabalhos realizados no Brasil (Morellato 1991), na Guiana Francesa (Loubry 1994), na Bolívia (Justiniano e Fredericksen 2000) e no Panamá (Condit et al. 2000). A escassez de estudos, particularmente no que diz respeito aos padrões de queda e brotamento de folhas, limita as discussões e a formulação de hipóteses sobre as interações planta-planta nessas formações florestais.

Por fim, destacamos a alelopatia como mais um possível modo de ação das árvores do

dossel sobre a comunidade sob suas copas (capítulo 3). A realização de experimentos em laboratório e de análises químicas para identificar compostos potencialmente alelopáticos nas plantas são atividades necessárias e que devem ser estimuladas para auxiliar na detecção e compreensão do processo alelopático. Porém, apesar da extrema dificuldade em isolar a ação dos diversos fatores na dinâmica das comunidades, experimentos de campo são necessários para constatar a existência de efeitos alelopáticos de uma planta sobre outra em condições naturais (Inderjit e Callaway 2003).

A grande diversidade de fatores bióticos (competição, herbivoria, predação) e abióticos (água, luz, clima, solo, topografia) que atuam nos processos ecológicos e a simultaneidade da ocorrência de associações positivas e negativas entre as plantas aumentam o grau de complexidade das interações e, conseqüentemente, a dificuldade na compreensão dos mecanismos de ação de uma espécie sobre outra. A diferenciação da influência de cada um desses fatores requer estudos de longo prazo que permitam acompanhar o desenvolvimento das plantas desde os estádios iniciais de vida. É preciso também considerar o fato de que a composição de espécies da vizinhança contribui significativamente para a chegada de propágulos e para a definição das espécies que ocuparão o ambiente (Dalling et al. 1998; Lawes e Obiri 2003) e, portanto, deve ser contemplada como um importante objeto de investigação.

Os resultados apresentados neste trabalho podem ser utilizados na proposição de medidas de manejo e conservação de espécies e de comunidades em áreas naturais ou aplicados à restauração de áreas degradadas. A deciduidade das árvores do dossel é uma característica pouco valorizada e constitui-se um fator importante a ser considerado, sobretudo nas florestas estacionais semidecíduais, uma vez que a abertura do dossel interfere nas condições microambientais do subosque, estabelecendo mudanças sazonais que podem interferir não só no desenvolvimento das espécies arbóreas, mas também na permanência de espécies indesejáveis na estrutura da comunidade, como gramíneas de pastagens e bambus (Souza e Batista 2004; Tomita e Seiwa 2004). A atração de animais potencialmente dispersores de sementes pelas árvores dominantes no dossel e o conseqüente aumento na riqueza sob as copas dessas espécies também é fundamental para o sucesso da restauração em locais onde a paisagem encontra-se fragmentada e a matriz não é florestal, condição predominante nas regiões originalmente ocupadas por florestas estacionais semidecíduais no estado de São Paulo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Cintra, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.
- Cintra, R., Ximenes, A. C., Gondim, F. R. & Kropf, M. S. 2005. Forest spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme forest, Central Amazon. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 75-84.
- Condit, R., Watts, K., Bohlman, S. A., Pérez, R., Foster, R. B. & Hubbell, S. P. 2000. Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. *Journal of Vegetation Science* 11: 649-658.
- Dalling, J. W., Hubbell, S. P. & Silveira, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991a. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991b. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.
- Hoshino, D., Nishimura, N. & Yamamoto, S. 2003. Effects of canopy conditions on the regeneration of major tree species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 175: 141-152.
- Inderjit & Callaway, R. M. 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil* 256: 1-11.
- Justiniano, M. J. & Fredericksen, T. S. 2000. Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Lawes, M. J. & Obiri, J. A. F. 2003. Canopy gaps in subtropical forest in South Africa: size of the species pool and not the number of available niches limits species richness. *Journal of Tropical Ecology* 19: 549-556.
- Loubry, D. 1994. La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord): illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. *Canadian Journal of Botany* 72: 1843-1857.
- Molina, A., Reigosa, M. J. & Carballeira, A. 1991. Release of allelochemical agents from litter, throughfall, and topsoil in plantations of *Eucalyptus globulus* Labill in Spain. *Journal of Chemical Ecology* 17: 147-160.

- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Campinas, SP). Tese de Doutorado - Campinas, UNICAMP.
- Moro, M. J., Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Santos, S. L. & Válio, I. F. M. 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 89-92.
- Souza, F. M. & Batista, J. L. F. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191: 185-200.
- Taylor, A. H., Jinyan, H. & ShiQiang, Z. 2004. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management* 200: 347-360.
- Tomita, M. & Seiwa, K. 2004. The influence of canopy tree phenology on understorey populations of *Fagus crenata*. *Journal of Vegetation Science* 15: 379-388.
- Villela, D. M. & Proctor, J. 2002. Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* Forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 34: 334.
- Walker, L. R. & Vitousek, P. M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawai'i. *Ecology* 72: 1449-1455.
- Wang, Y. & Augspurger, C. 2006. Comparison of seedling recruitment under arborescent palms in two Neotropical forests. *Community Ecology* 147: 533-545.
- Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43: 130-133.