UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

REJANE TAVARES BOTREL

ANÁLISE SILVIGÊNICA EM FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA E EM CERRADÃO NO ESTADO DE SÃO PAULO.

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Rejane Tavares Botrel

e aprovada pela Comissão Julgadora.

K Yamamoto

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador(a): Prof(a). Dr(a). Kikyo Yamamoto

Co-Orientador(a): Prof(a). Dr(a). Ricardo Ribeiro Rodrigues

Campinas, 2007

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

Botrel, Rejane Tavares

B657a Análise silvigênica em floresta estacional semidecídua e em cerradão no estado de São Paulo. / Rejane Tavares Botrel. -- Campinas, SP: [s.n.], 2007.

Orientadora: Kikyo Yamamoto.
Co-orientador: Ricardo Ribeiro Rodrigues.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Silvigênese. 2. Floresta estacional semidecídua. 3. Cerradão. I. Yamamoto, Kikyo. II. Rodrigues, Ricardo Ribeiro. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Silvigenic analysis in seasonal semideciduous forest and cerradão in the state São Paulo, Brasil.
Palavras-chave em inglês: Silvigenesis; Seasonal semideciduous forest; Cerradão.
Área de concentração: Biologia Vegetal.
Titulação: Doutora em Biologia Vegetal.
Banca examinadora: Kikyo Yamamoto, Adriana Maria Zanforlin Martini, Sérgius Gandolfi, Fernando Roberto Martins, George John Shepherd.
Data da defesa*:* 24/10/2007***.***
Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 24 de outubro de 2007

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Kikyo Yamamoto (Orientadora) — Assinatura

Prof. Dr.Sérgius Gandolfi — Assinatura

Profa. Dra Adriana Maria Zanforlin Martini — Assinatura

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins — Assinatura

Prof. Dr. George John Shepherd — Assinatura

Dra. Luciana Ferreira Alves — Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira — Assinatura

Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita — Assinatura

AGRADECIMENTOS

A Deus pela dádiva de estar aqui;

À Universidade Estadual de Campinas através do Instituto de Biologia e do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal pela oportunidade de realização do curso

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa e reserva técnica concedidas;

À Fundação de amparo à pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo financiamento ao projeto: Biota – diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes. Processo 1999/ 09635-0.

À Profa. Kikyo Yamamoto, minha forte orientadora, que foi gentil em todos os momentos de orientação, até nos "puxões de orelha", sempre me erguendo e mostrando o verdadeiro valor de uma pesquisa;

Ao prof. Ricardo Ribeiro Rodrigues pela co-orientação e confiança depositada e também por me permitir fazer parte de um projeto tão grandioso quanto o Parcelas Permanentes;

Às meninas da gerência do projeto Parcelas Permanentes Mariana, Rose, Thaty, Alzira, que sempre deram o apoio incondicional.

Ao prof. Sérgius Gandolfi e à Profa. Adriana Maria Zanforlin Martini pelas sugestões valiosas em vários momentos da confecção da tese;

À Maria Roseli da Secretaria de Pós Graduação em Biologia Vegetal e à Silvia da Secretaria de Pós Graduação do Instituto de Biologia pela gentileza com que sempre me trataram;

Às professoras. Ana M. G. A. Tozzi e Sandra Maria Carmello Guerreiro, coordenadoras do curso de pós graduação em biologia vegetal durante o período em que realizei o curso;

Ao meu amigo Francisco Carlos Antoniolli (Chico), companheiro de estrada e de campo, sempre atencioso e disposto a ajudar ou a bater um bom papo;

Ao Bob (André) pela ajuda incondicional no tratamento dos mapas utilizados na tese e também pelos "muitos abacaxis" que me ajudou a descascar e melhor ainda sem perder o humor;

Ao Jefferson Polizel do DCF da Esalq pela paciência e ajuda sempre que precisei (sem nem mesmo marcar hora!!!);

Ao Nino e à Cris do LERF pela ajuda no abstract;

Ao pessoal das Estações Ecológicas de Caetetus e de Assis, pela atenção e respeito com que sempre me trataram durante todo o período de coleta de dados, em especial à Célia e ao Douglas da EEC e à Fátima de EEA;

Aos meus cunhados Tarlei e Andréia, pela tranqüilidade proporcionada em minhas idas a campo, cuidando do meu filhote (Otávio);

Aos meus amigos (melhor não citar nomes para não ser injusta) que passaram pela minha vida e certamente aqui permanecerão (isso inclui o pessoal do LERF da hora do cafezinho);

À minha mãe Helena que, tenho certeza, torceu por mim o tempo todo;

Aos meus queridos Otávio, Helena e Antônio João por todo carinho, apoio, compreensão e paciência durante a realização deste trabalho;

Enfim a todos que de uma forma ou de outra me incentivaram a continuar caminhando.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS viii
LISTA DE TABELAS xi
RESUMO GERAL 1
ABSTRACT 5
INTRODUÇÃO GERAL 9
ARTIGO 1 31
Avaliação de um método de análise silvigênica em uma floresta estacional semidecídua 31
ABSTRACT 32
RESUMO 33
Introdução 36
Material e métodos 39
Área de estudo 39
Caracterização silvigênica 40
Levantamento florístico 42
Classificação sucessional dos indivíduos arbóreos 42
Análise dos dados 44
Resultados e discussão 46
Caracterização silvigênica 46
Mosaico silvigênico × fatores bióticos (florísticos e ecológicos) 53
Referências bibliográficas 62
ARTIGO 2 87
A influência de fatores edáficos e topográficos no mosaico silvigênico em uma floresta estacional semidecídua. 87
ABSTRACT 88
RESUMO 89
Introdução 92
Material e Métodos 95
Área de estudo 95
Caracterização silvigênica 96

Caracterização edáfica - 96
Caracterização topográfica 97
Análise dos dados - 98
Resultados e Discussão 100
Mosaico silvigênico × Solo 100
Mosaico silvigênico × Classes de altitude 103
Referências Bibliográficas 107
ARTIGO 3 118
Avaliação de um método de análise silvigênica em um cerradão 118
ABSTRACT 119
RESUMO 120
Introdução 123
Material e métodos 128
Área de estudo 128
Caracterização silvigênica 129
Levantamento florístico 130
Classificação ecológica das espécies – 131
Análise dos dados 132
Resultados e discussão 133
Caracterização silvigênica 133
Mosaico silvigênico × fatores bióticos 141
Referências Bibliográficas 147
ARTIGO 4 165
A influência de fatores edáficos e topográficos no mosaico silvigênico em um cerradão 165
ABSTRACT 166
RESUMO 167
Introdução 170
Material e métodos 173
Área de estudo 173
Caracterização silvigênica 173

Caracterização edáfica 173
Caracterização topográfica 176
Análise dos dados 177
Resultados e discussão 178
Mosaico silvigênico × Solos 178
Mosaico silvigênico × Caracterização topográfica 183
Referências bibliográficas 190
CONSIDERAÇÕES FINAIS 207

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Caetetus no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Caetetus. 80

Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Caetetus. 80

Figura 3 - Esquema de identificação para eco-unidades em equilíbrio. 1 e 2 = primeiro e segundo níveis do dossel, A e B = níveis de inversão morfológica alto e baixo (Engel, 1993, baseado em Torquebiau, 1986). 81

Figura 4 – Distribuição das alturas (freqüências absolutas) das árvores das categorias Presente e Futuro na Estação Ecológica de Caetetus 81

Figura 5 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico na Estação Ecológica de Caetetus. 82

Figura 6 – Distribuição espacial dos indivíduos pioneiros em relação às eco-unidades em reorganização separadas em classes de tamanho das suas áreas ocupadas. 83

Figura 7 – Ocorrência dos indivíduos pioneiros nas diferentes eco-unidades de acordo com sua classe de altura. Classe 1 = 2,3 a 7,5m; Classe 2 = 8 a 14m; e Classe 3 = 15 a 22m..... 84

Figura 8– Distribuição espacial dos indivíduos secundários iniciais em relação às eco-unidades em reorganização (clareiras) numeradas de acordo com classes de tamanho. 85

Figura 9 – Distribuição espacial dos indivíduos secundários tardios em relação às eco-unidades em reorganização, numeradas de acordo com classes de tamanho. 86

ARTIGO 2

Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Caetetus no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Caetetus. 114

Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Caetetus. 114

Figura 3 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico na Estação Ecológica de Caetetus. 115

Figura 4 – Mapa de classes de solo em 5,12 ha da Parcela Permanente da E. E. de Caetetus.116
Figura 5 – Mapa hipsométrico de 5,12 ha da Parcela Permanente da E. E. de Caetetus..... 117

ARTIGO 3

Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Assis no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Assis. 162
Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis. 162
Figura 3 - Esquema para identificação para eco-unidades em equilíbrio. 1 e 2 = primeiro e segundo níveis do dossel, A e B = níveis de inversão morfológica alto e baixo (Engel, 1993, baseado em Torquebiau, 1986). 163
Figura 4 – Distribuição das alturas (freqüências absolutas) das árvores das categorias Presente e Futuro na Estação Ecológica de Assis..... 163
Figura 5 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico em uma área de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis. 164

ARTIGO 4

Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Assis no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Assis. 201
Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis. 201
Figura 3 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico em uma área de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis. 202
Figura 4 – Mapa de classes de solo de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis (Fonte: Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes).203
Figura 5 – A) Topocromosseqüência da transição B0-B15 da Parcela Permanente da Estação Ecológica de Assis, **B)**. Distribuição dos solos na transeção estudada e **C)** Localização da transecção estudada dentro da área de estudo (figura adaptada de Juhász *et al.* (2006).204

Figura 6 – Mapa hipsométrico de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis (Fonte: Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes)..... 205

Figura 7 – Mapa de classes de declividade de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis (Fonte: Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes). 206

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1 - Estrutura das eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico da Estação Ecológica de Caetetus. 69

Tabela 2 - Distribuição de área (%) das eco-unidades constituintes de mosaicos silvigênicos construídos através do método de inventário proposto por Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais. 69

Tabela 3 - Distribuição de área (%) das eco-unidades constituintes de mosaicos silvigênicos em Florestas Estacionais Semideciduais do Estado de São Paulo 69

Tabela 4 - Espécies componentes do mosaico silvigênico com suas respectivas classificações quanto à perda sazonal de folhas (Decídua – DEC, Perenifólia – PER, Deciduidade desconhecida – DD). 70

Tabela 5 – Espécies (%) ocorrentes na E. E. de Caetetus (com 10 ou mais indivíduos) nas eco-unidades que compõem o mosaico silvigênico e seus grupos ecológicos (GE) (P-Pioneira, Si-Secundária inicial, St-Secundária tardia, NC-Não classificada). 72

Tabela 6 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × espécies com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 74

Tabela 7 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × categorias sucessionais com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 78

Tabela 8 - Cruzamento das eco-unidades em reorganização (*chablis*) em suas diferentes classes de tamanho × categorias sucessionais com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 79

ARTIGO 2

Tabela 1 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × classes de solo com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 112

Tabela 2 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × classes de altitude com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 113

ARTIGO 3

Tabela 1 - Estrutura das eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico em área correspondente a 5,12ha no interior da parcela permanente alocada na Estação ecológica de Assis, Assis – SP. 153

Tabela 2 - Distribuição de área (%) das eco-unidades constituintes de mosaicos silvigênicos construídos através do método de inventário proposto por Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais. Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais 153

Tabela 3 – Ocorrência (%) das espécies mais abundantes da E. E. de Assis nas diferentes eco-unidades que compõem o mosaico silvigênico. 154

Tabela 4 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × espécies arbóreas com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 156

Tabela 5 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × grupos ecológicos com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 1,96 em negrito). 161

ARTIGO 4

Tabela 1 - Estrutura das eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico mapeado por Botrel *et al.* (cap.1) em área correspondente a 5,12ha no interior da parcela permanente alocada na Estação ecológica de Assis, Assis – SP..... 197

Tabela 2 - Cruzamento das categorias de ecounidades × classes de solo com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 198

Tabela 3 - Cruzamento das categorias de ecounidades × classes de altitude com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 199

Tabela 4 - Cruzamento das categorias de ecounidades × classes de declividade com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito). 200

RESUMO GERAL

Estudos de mosaicos silvigênicos baseados na análise da arquitetura das árvores, presumidamente representando respostas ao estímulo provocado pela entrada de luz no dossel florestal, têm sido sugeridos para investigar os mecanismos envolvidos na construção do padrão de mosaicos em florestas tropicais. A identificação das eco-unidades (manchas de árvores de mesma categoria arquitetural representando fases de regeneração da floresta) constituintes do mosaico silvigênico considera características arquiteturais de suas árvores componentes como a presença ou a ausência de reiteração, além da sua altura total, altura do fuste e sinais de senescência. Além disso, alguns caracteres supõem as condições de luz sob as quais as árvores teriam reiterado (altura da árvore em relação à altura média do dossel da floresta e a posição do ponto de inversão morfológica no indivíduo). Para mapear o mosaico silvigênico, um método de interceptação de linhas para inventário das árvores de dossel foi proposto e inicialmente aplicado em uma floresta tropical perenifólia. Considerando que a Floresta Estacional Semidecídua possui regime de luz determinado pela perda sazonal de folhas de 20% a 50% de suas espécies, e que o cerradão possui dossel relativamente aberto, o significado biológico do mosaico silvigênico produzido pelo método proposto ainda não está compreendido nestes tipos florestais. Com o objetivo de contribuir para a interpretação biológica de mosaicos silvigênicos obtidos pelo método em questão, este foi aplicado em duas áreas de 5,12ha cada, uma em uma Floresta Estacional Semidecídua na Estação Ecológica de Caetetus (Gália, São Paulo) e a outra num Cerradão na Estação Ecológica de Assis (Assis, São Paulo). Análises estatísticas (Qui-quadrado e resíduos ajustados) foram aplicadas para verificar se categorias de eco-unidades estavam associadas à composição florística e/ou aos grupos sucessionais de espécies. Além disso, considerando as premissas da análise silvigênica, é importante saber se e como a arquitetura arbórea é influenciada por outros fatores além de luz. Portanto, os mosaicos provenientes das

duas áreas de estudo foram analisados quanto à influência de fatores edáficos e topográficos na distribuição de categorias de eco-unidades, por meio de cruzamentos entre os mapas dos mosaicos silvigênicos e os mapas de solo e de topografia (altitude e declividade) e testes de associação (Qui-quadrado e resíduos ajustados). Os resultados encontrados para a Floresta Estacional Semidecídua indicaram maturidade e pouca perturbação no trecho estudado, sendo isso reflexo principalmente da predominância de eco-unidades em equilíbrio 2A (árvores altas com fuste longo) no mosaico silvigênico. Foi constatado também que a análise de mosaicos é útil para indicar o estado de conservação da floresta. A análise do mosaico silvigênico em conjunto com as espécies arbóreas categorizadas em grupos sucessionais indicou algumas associações coerentes entre espécies pioneiras e secundárias iniciais com eco-unidades formadas por árvores com arquiteturas que permitem maior entrada de luz no dossel. O tamanho da clareira apresentou pouca influência no padrão de distribuição de espécies pioneiras e a importância da deciduidade foliar sazonal no tipo de floresta estudado foi evidenciada. A incoerência de algumas associações entre espécies secundárias tardias e categorias de eco-unidades que, presumidamente, representam fases iniciais da silvigênese sugere que o método de análise silvigênica estudado apresenta limitações para descrever as fases de regeneração da floresta e que existe dificuldade em se distinguir grupos sucessionais de espécies, especialmente das fases mais tardias. Quanto à possível influência de fatores edáficos e topográficos na distribuição das categorias de eco-unidades, duas classes de Argissolo discriminadas pela espessura da camada superficial de areia (‘arênico’ e ‘espessarênico) e três classes de altitude foram consideradas. As classes de solo se apresentaram parcialmente relacionadas às classes de altitude, com o Argissolo espessarênico se distribuindo principalmente na classe mais baixa de altitude. Os resultados encontrados sugerem que, além da menor ou maior capacidade de sustentar árvores de maior porte, a disponibilidade de água em camadas mais ou menos profundas do solo pode estar influenciando a distribuição

local de categorias de eco-unidades. A preferência de eco-unidades em reorganização (clareiras) por Argissolo espessarênico indica que a dinâmica em uma floresta pode ser influenciada por características físicas do solo. Entretanto, a influência deste mesmo tipo de solo na distribuição das eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B (árvores baixas com fuste longo ou curto) evidencia a limitação do método de estudo silvigênico analisado em expressar, somente através da arquitetura arbórea, as condições de luz sob as quais estas árvores devem ter se reiterado. Os resultados para o Cerradão sugerem que o forte predomínio de eco-unidades em equilíbrio 2B (árvores altas com fuste curto) encontrado na área é coerente com suas próprias características fisionômicas, com o dossel aberto induzindo reiteração precoce. O mosaico silvigênico evidenciou a relevância das árvores mortas em pé por aumentarem ainda mais a entrada de luz no dossel. Estas árvores, junto com a rara ocorrência de clareiras na área de estudo, indicaram a existência de um ciclo silvigênico diferenciado, onde a fase inicial é suprimida. Conforme esperado, algumas espécies intolerantes à sombra como *Vochysia tucanorum*, *Xylopia aromatica* e *Plenckia populnea* ocorreram preferencialmente em eco-unidades das fases silvigênicas iniciais. Mas a maioria das espécies, em especial as tolerantes à sombra, não apresentou associação com nenhuma categoria de eco-unidade. Entre as tolerantes à sombra, *Maytenus robusta* apresentou uma associação incoerente com eco-unidades de fases iniciais da silvigênese. De maneira geral, tanto a classificação de espécies segundo a tolerância à sombra como o próprio método de análise silvigênica estudado mostraram-se limitados para distinguir fases de regeneração no cerradão. No que diz respeito à influência de fatores edáficos e topográficos no delineamento do mosaico silvigênico, foram consideradas três classes de altitude (alta, intermediária e baixa) e três classes de declividade (fraca, moderada, e moderada-forte). Em seqüência, os tipos de solo Argissolo Vermelho, Argissolo Vermelho-Amarelo, Argissolo Amarelo, e Gleissolo foram encontrados seguindo altitudes decrescentes. Os resultados obtidos

indicam que o mosaico silvigênico apresentado não parece ter sido influenciado por um único fator, mas sim por uma interação entre os fatores abióticos (solo e topografia) analisados. No entanto, poucas associações permitiram uma explicação satisfatória ou coerente. Entre aquelas que parecem ter sido explicadas está a distribuição de eco-unidades 2A em classes extremas de altitude associada ao Argissolo Vermelho e aos Gleissolos sugerindo que esta categoria de eco-unidade pode ser composta por grupos florísticos ao menos parcialmente distintos, com presença de espécies da Floresta de Galeria nos Gleissolos. Em geral, as associações evidenciadas pelo teste estatístico indicam que o mosaico no Cerradão estudado não é influenciado apenas por aspectos energéticos, indicando assim a limitação do método em estabelecer uma correspondência entre categorias de eco-unidades e fases de sucessão secundária.

ABSTRACT

Studies of silvigenic mosaics based on the analysis of tree architecture, presumed to represent reations to the stimulus due to the light entrance in the forest canopy, have been suggested to investigate the mechanisms involved in the construction of tropical forests mosaic patterns. The identification of the eco-units (patches of trees of same architectural category representing forest regeneration phases) that constitute the silvigenic mosaic considers the architectural characteristics of its component trees such as the presence or absence of reiteration, the total height of the tree and of its clear bole, and evidences of senescence. Moreover, some characteristics are presumed to indicate the light conditions under which the trees should have reiterated (tree height compared to forest canopy middle height, and to the individual morphological inversion point). To map the silvigenic mosaic, a line interception method to inventory the canopy trees was proposed and initially applied to an evergreen tropical forest. Considering that the Seasonal Semideciduous Forest has its light regime determined by a seasonal leaf fall of 20% - 50% of its species, and that the Cerradão has a relatively open canopy, the biological meaning of the silvigenic mosaic produced by that method is still not understood for these forest types. Aiming to contribute to the biological interpretation of silvigenic mosaics obtained by this method, it was applied in two areas with 5,12ha each, one in a Seasonal Semideciduous Forest in the Ecological Station of Caetetus (Gália, São Paulo), and the other in Cerradão, in the Ecological Station of Assis (Assis, São Paulo). Statistical analyses (Qui-square and adjusted residues) have been applied to verify if eco-units categories were associated to the floristic composition and/or the sucessional categories of species. Moreover, due to the premises of silvigenic analyses, it was considered important to know if and how tree architecture is influenced by other factors besides light. Therefore, the mosaics obtained in those two study areas were analyzed for the influence of soil and topographical characteristics on the distribution

of eco-unit categories, by crossing the maps of silvigenic mosaics with those of soil and topography (altitude and declivity). Again, association tests (Qui-square and adjusted residues) were applied. The results found for the Seasonal Semideciduous Forest indicated the maturity and the little disturbance in the studied fragment, mainly because of the predominance of steady-state eco-units 2A (high trees with long clear bole) in the silvigenic mosaic. It was also evidenced that the analysis of this kind of mosaic is useful to indicate the forest state of conservation. The analysis of the relation between the silvigenic mosaic and the tree species categorized in sucessional groups indicated some coherent associations between pioneer species and early secondary species with eco-units formed by trees which architecture allow greater light penetration through the canopy. The size of the tree fall gaps showed little influence in the distribution pattern of pioneer species. Otherwise, the importance of the seasonal leaf fall in the studied forest type was evidenced. The incoherence of some associations between late secondary species and eco-units categories that presumably represent initial phases of silvigenesis suggests that the studied silvigenic analysis method presents limitations to describe the forest regeneration phases and that there exists difficulty on distinguishing species sucessional groups, especially those of the later phases. Regarding the possible influence of soil and topographical factors on the distribution of eco-unit categories, two classes of Acrisol distinguished by the superficial sand layer thickness (‘arenic' or ‘thick-arenic’) and three altitudinal classes were considered. The soil classes were found to be partly related to the altitudinal classes; with the ‘thick-arenic’ Acrisols mostly distributed in the lowest altitudinal class. These results suggest that, beside of the lower or higher capacity to support large trees, the water availability in more shallow or deeper layers of the soil could be influencing the local distribution of eco-units categories. The preference of eco-units in reorganization (tree fall gaps) for ‘thick arenic’ Acrisol pointed out that the dynamics in a forest can be influenced by the soil physical characteristics. However, the

influence of this same type of soil in the distribution of the steady-state eco-units 1A and 1B (low trees with long or short clear bole) evidences a limitation of the analysed silvigenic study method to express, only through tree architecture, the light conditions under which these trees must have reiterated. The results for Cerradão suggest that the strong predominance of steady-state eco-units 2B (high trees with short clear bole) in the area is coherent with its intrinsic physiognomic characteristics, with the open canopy inducing precocious reiteration. The silvigenic mosaic evidenced the relevance of dead trees that remain stood for increasing even more the penetration of light through the canopy. These trees and the rare occurrence of tree fall gaps in the study area indicated the existence of a differentiated silvigenic cycle where the initial phase is suppressed. As expected, some shade intolerant species like as *Vochysia tucanorum, Xylopia aromatica* and *Plenckia populnea* occurred preferentially in eco-units of initial silvigenetic phases. But most of the species, especially the shade tolerant ones, did not present association with any eco-unit category. Among the shade tolerant species, *Maytenus robusta* presented an incoherent association with eco-units of initial silvigenetics phases. In general, the classification of species according to their shade tolerance, as well as the studied silvigenic analysis method itself, showed to be limited for distinguishing the regeneration phases in Cerradão. Regarding the influence of soil and topographical factors in the silvigenic mosaic delineation, three classes of altitude (high, intermediate and low) and three classes of declivity (weak, moderate, and moderate-strong) were considered. In a gradient of decreasing altitudes, the soil types Rhodic Haplustox, Typic Haplustox, Epiaquic Haplustult and Oxysols were found from top to bottom. The results indicate that the silvigenic mosaic in the area is seemingly not influenced by one isolated factor, but by an interaction between the abiotic factors (soil and topography) analyzed. However, few associations presented a satisfactory or coherent explanation. One association that seems to have some coeherence is the distribution of 2A

steady-state eco-units in extreme altitudinal classes associated with Rhodix Haplustox or Oxysols, suggesting that this category of eco-unit may be composed by at least partly different floristic groups, with species of riverine forest occurring in the Oxysols. In general, the associations evidenced by the statistical test indicated that the mosaic in the studied Cerradão is not only influenced by energetic features, thus indicating the limitation of the method to establish a correspondence between the categories of eco-units and phases of secondary succession.

INTRODUÇÃO GERAL

I. A silvigênese no contexto de estudos sobre a ecologia de florestas tropicais.

O processo de fragmentação das florestas tropicais, comumente associado às ações antrópicas, pode resultar numa maior perda de espécies arbóreas e, conseqüentemente, na mudança da composição florística e da estrutura da comunidade ao longo do tempo (Nascimento *et al*, 1999). A composição florística e a estrutura de comunidades florestais têm sido objetos de muitos estudos no Brasil (*e.g.* Cavassan, 1984; Bertoni & Martins, 1987, Baitelo *et al*, 1988; Mantovani *et al*, 1989; Catharino, 1989; Mantovani, 1990; Mantovani *et al.*, 1990, Gandolfi, 1991; Fidelis & Godoy, 2003; Assunção & Felfili, 2004; Gomes *et al.,* 2004), assim como há pesquisas que procuram conhecer os processos ecológicos determinantes destas características (*e.g.* Batista, 1988; Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Tabarelli & Mantovani, 1999; Rodrigues & Shepherd, 2000; Dislich *et al.*, 2001). Importantes informações para subsidiar propostas referentes à conservação, ao manejo e à recuperação da vegetação remanescente vêm sendo obtidas destes tipos de estudos, somados às investigações sobre as mudanças temporais nas características florísticas e estruturais das florestas. Estas envolvem aspectos sobre a dinâmica e processos de sucessão ecológica.

No que diz respeito aos estudos sobre sucessão ecológica, há diferentes abordagens. Em algumas delas, são enfatizados os padrões de sucessão (Drury & Nisbet, 1973), enquanto que em outras são destacados os mecanismos que explicam tais padrões (Connell & Slatyer, 1977; Huston & Smith, 1987). A maior parte dos processos de sucessão observados na natureza referem-se à sucessão secundária, processo pelo qual as florestas tropicais se renovam por meio da cicatrização de locais perturbados que ocorrem a cada momento em diferentes pontos da mata (Gomez-Pompa, 1971).

Quanto aos métodos de estudo de sucessão secundária em ecossistemas florestais, Gómez-Pompa & Wiechers (1979) observam que se podem seguir vários caminhos que podem ser englobados em duas abordagens básicas. A primeira consiste em estudar, através do tempo, o que se sucede em uma área determinada após esta ter sido perturbada. Este tipo de método apresenta sérias limitações já que requer um intervalo de tempo grande para se obter resultados sobre o processo geral de sucessão. Outra abordagem consiste em estudar, em uma mesma zona ecológica, diversos estágios sucessionais de idade conhecida. Com base em informações obtidas destas amostras no espaço, procura-se interpretar as mudanças ao longo do tempo. Neste tipo de abordagem, pode-se incluir os estudos de mosaicos florestais.

Os mosaicos florestais vêm sendo estudados em sua maioria baseados no paradigma de dinâmica de clareira (Whitmore 1975, Denslow, 1980, Hartshorn 1980, Orians 1982, Brokaw 1985, Martínez Ramos 1985; Brandani *et al*. 1988, Schupp *et al*. 1989, Costa & Mantovani, 1992, Negrelle, 1995, Van Der Meer & Bongers, 1996, Tabarelli & Mantovani, 1997, 1999, Hubbel *et al*. 1999; Brokaw & Busing 2000; Schnitzer & Carson 2001), incluindo-se a análise de espécies classificadas em grupos funcionais como pioneiras, secundárias ou clímaces que são baseados em características ecofisiológicas de respostas à luz ao longo da ontogenia dos indivíduos.

Numa abordagem alternativa do estudo de mosaicos florestais, Oldeman (1978) propôs analisar a dinâmica em florestas tropicais através de transformações arquiteturais dos indivíduos arbóreos, diferentemente de Whitmore (1975), que baseia a análise de mosaicos florestais nas variações da composição florística e/ou dos parâmetros quantitativos das espécies na floresta. Segundo Oldeman (1978), a organização temporal e espacial de órgãos e a morfologia característica de uma espécie seguem um padrão próprio (geneticamente determinado) que, porém, pode apresentar variações quanto à quantidade de matéria viva a ser formada (ramos,

flores, frutos), dependendo da entrada de energia no ecossistema. A premissa básica desta proposta é a de que a arquitetura arbórea pode ser interpretada como fruto das condições energéticas abaixo do dossel. Para Oldeman (1978, 1983), cada mancha dentro da floresta em um determinado estágio sucessional compreende uma eco-unidade, e o conjunto de eco-unidades em diferentes estágios sucessionais, com diferentes tamanhos e composições florísticas, compreende o mosaico florestal, o qual também denomina mosaico silvático, mosaico silvigênico ou, ainda, unidade silvática. Oldeman (1978) e Torquebiau (1986) sugerem que 5 a 10ha de floresta equatorial podem conter todas as fases silvigênicas em uma floresta.

Em analogia à ontogênese da planta individual, Hallé *et al.* (1978) interpretam a silvigênese como sendo o processo de construção arquitetural ou "fabricação" da floresta, processo este que compreende uma gama de fenômenos que se iniciam com o estabelecimento florestal, passam por uma fase em que a floresta é arquiteturalmente instável ou dinâmica, e chegam a uma fase de equilíbrio homeostático ou de floresta madura. A fase inicial ocorreria em clareiras; as fases dinâmica e homeostática seriam representadas pelas eco-unidades em desenvolvimento e em equilíbrio. Por último, haveria a fase degenerativa, de finalização do ciclo silvigênico, representada pelas eco-unidades em degradação. Para os autores, a diagnose da fase de desenvolvimento arquitetural de um sistema, em um determinado nível de organização, seria sempre feita através da diagnose do "estado arquitetural" dos componentes ou elementos que pertencem ao nível de complexidade imediatamente inferior. Assim, o diagnóstico, ou seja, a identificação do estágio ao qual pertence uma eco-unidade, seria feita pela análise arquitetural das árvores que a compõem, mediante parâmetros que são interpretados como sintomas dos níveis de energia no ecossistema (Oldeman 1983, Engel 1993).

De acordo com Torquebiau (1986), o tamanho das eco-unidades é determinado pelo tamanho do distúrbio inicial, sendo o mais comum o *chablis* (abertura no dossel por queda

natural de árvores). O comportamento subseqüente das eco-unidades dependeria de seu tamanho original, bem como de fatores bióticos e abióticos que podem influenciar a sucessão florestal. Desde a fase de clareira, grandes *chablis* passariam por um processo completo de sucessão secundária, incluindo fases de construção, de maturidade e de degeneração. Hallé *et al.* (1978) introduziram a expressão "crono-unidade" para designar o conjunto de todas as fases de crescimento de uma eco-unidade. Torquebiau (1986) também define crono-unidade dentro de uma dimensão temporal, ou seja, como uma série de fases de crescimento arquitetural de uma mesma eco-unidade.

Através de um ensaio realizado em três áreas de um tipo de floresta tropical úmida na Indonésia (Floresta de Dipterocarpáceas), Torquebiau (1986) propôs um método de campo simples para mapear o mosaico silvigênico. Este método consiste em amostrar as árvores mais altas que interceptam linhas dispostas a distâncias regulares (no caso, o autor usou 10m). Para diagnosticar os estágios ou fases do ciclo silvigênico, o autor propôs, ainda, a categorização das eco-unidades por meio de características simples e facilmente reconhecíveis. Além disso, o autor propôs usar somente o contorno das copas das árvores do dossel para delimitar as eco-unidades por considerar que o dossel (composto pelas árvores mais altas das linhas de amostragem) seria a principal fronteira entre as eco-unidades e o macroclima externo e, assim, o responsável pelo microclima interno (abaixo do dossel). Ou seja, Torquebiau (1986) fundamenta seu método de inventário na premissa de que as árvores do dossel apresentariam as respostas arquiteturais à exposição direta à radiação solar. Torquebiau (1986) propõe distinguir as categorias de eco-unidades através de características arquiteturais das árvores, conforme segue.

Árvores juvenis, que ainda não possuem copa e conformam seu modelo arquitetural inicial (Hallé *et al.*, 1978), são chamadas de árvores do futuro e definem as eco-unidades em desenvolvimento. Quando essas árvores alcançam as condições de luz próximas ao dossel, elas

passam a ocupar as aberturas e seus galhos finos são substituídos por galhos grossos, permanentes. Diz-se que essas árvores são reiteradas porque esses galhos permanentes (reiterações) duplicam o seu modelo arquitetural inicial. O nível dessa primeira e mais importante reiteração (bifurcação) permanece visível, marcado pelo fim do fuste e início da copa. Admite-se que as reiterações caracterizam a história da floresta, pois ocorreriam quando as árvores, antes em condições úmidas ou relativamente frias do subosque da floresta, passam a se desenvolver em condições secas e quentes do dossel. Na reiteração, ocorre uma reversão no tamanho da unidade de crescimento morfológico das árvores: abaixo da reiteração, o tronco único (fuste) forma uma grande unidade; acima disso, as reiterações aparecem como "troncos" progressivamente menores. Por esta razão, o nível da primeira e maior reiteração do tronco é chamado de "ponto de inversão morfológica", ou seja, o ponto que ocorre quando a árvore diminui seu crescimento em altura (Oldeman, 1978) e o seu conjunto define a superfície de inversão morfológica.

As árvores reiteradas são chamadas árvores do presente e dão origem a eco-unidades em equilíbrio. As árvores do presente são subdivididas em categorias conforme sua altura total e a altura do fuste levando em consideração o ponto de inversão morfológica (PI=Hf (altura do fuste)/Ht (altura total)), além da superfície de inversão ecológica do dossel da floresta (ou do trecho florestal considerado) que corresponde à metade da altura máxima dos indivíduos do dossel (altura da floresta) e o ponto de inversão ecológica (metade da altura total da própria árvore) (Torquebiau, 1986). A superfície de inversão ecológica de fato é composta pela união virtual dos pontos de inversão ecológica dos indivíduos arbóreos e separa o primeiro e segundo níveis do dossel. A posição do 'ponto de inversão morfológica' em relação ao 'ponto de inversão ecológica' arbitrado por Torquebiau (1986) indicaria as variações nas condições de luz sob as

quais teriam ocorrido as reiterações. Com isso as quatro sub-categorias de eco-unidades em equilíbrio são:

1. Eco-unidades em equilíbrio 1A. Árvores mais baixas que a metade da altura da floresta (altura máxima encontrada), tendo fuste mais longo que a metade da sua própria altura.

2. Eco-unidades em equilíbrio 1B. Árvores mais baixas que a metade da altura da floresta (altura máxima encontrada), tendo fuste mais curto que a metade da sua própria altura.

3. Eco-unidades em equilíbrio 2A. Árvores mais altas que a metade da altura da floresta (altura máxima encontrada), tendo fuste mais longo que a metade da sua própria altura.

4. Eco-unidades em equilíbrio 2B. Árvores mais altas que a metade da altura da floresta (altura máxima encontrada), tendo fuste mais curto que a metade da sua própria altura.

Árvores senis, mortas ou com danos irreparáveis são chamadas árvores do passado e definem eco-unidades em degradação; seus galhos são muitas vezes quebrados e cobertos de epífitas. Tais árvores podem morrer progressivamente e permanecerem mortas em pé, introduzindo mudanças ecológicas sob o dossel a partir de sua lenta abertura pela queda de folhas e de galhos.

Já as eco-unidades em reorganização são compostas pelas clareiras ou *chablis*, locais onde novos ciclos silvigênicos seriam iniciados.

II. Estudos silvigênicos em formações florestais nas regiões extra-amazônicas do Brasil.

O título deste tópico, limitado às regiões extra-amazônicas, deve-se ao fato de que nenhum estudo silvigênico foi realizado na Amazônia Brasileira. Além da Floresta Ombrófila Densa, distribuída junto à costa atlântica, as formações florestais extra-amazônicas de mais ampla distribuição pelo interior do Brasil são a Floresta Estacional Semidecídua e o Cerradão.

A Floresta Estacional Semidecídua já recebeu várias denominações, entre elas floresta pluvial estacional tropical do planalto centro-sul (Veloso, 1962), floresta semidecídua de planalto (Eiten, 1970), matas foliadas subtropicais (Hueck, 1972), floresta estacional semidecídua submontana (Veloso e Goes Filho, 1982), floresta latifólia semicaducifólia ou mata de planalto (Leitão Filho, 1982). Dentre estas, a denominação floresta mesófila semidecidual, adaptada de Rizzini (1963), foi bastante usada por muitos anos por expressar as características climáticas dominantes na sua região de ocorrência e também por fazer menção à deciduidade foliar que atinge entre 20 e 50% das espécies do conjunto florestal. Sua expansão dentro das áreas de cerrado se dá junto às linhas de drenagem, e é popularmente conhecida como Floresta de Galeria. Atualmente, a denominação mais usada é Floresta Estacional Semidecídua (Veloso *et al.* 1991; IBGE, 1993), que também expressa as transformações de aspecto ou comportamento da comunidade conforme as estações do ano (ACIESP, 1997).

O Cerradão compreende a forma fisionômica florestal do bioma do Cerrado (Ribeiro & Walter, 1998). Ainda que tenhamos adotado a nomenclatura de Veloso *et al.* (1991) para a Floresta Estacional Semidecídua, usaremos Cerradão em lugar de Savana Florestada, expressão proposta para este tipo de vegetação por aqueles autores, pois Cerradão tem sido uma expressão bastante duradoura na literatura científica, sendo ainda a mais freqüentemente usada nas publicações científicas. Assim como a Floresta Estacional Semidecídua, o Cerradão ocorre em áreas com clima caracterizado pela ocorrência de um período chuvoso (6-7 meses) e um seco (6-5 meses), sendo este último coincidente com os meses mais frios. A vegetação está associada a esse clima sazonal e ao tipo de solo que é composto principalmente por latossolos de baixa fertilidade, com pH ácido, abundância de alumínio e freqüente presença de laterita (Giulietti, 1992). Para Coral (1991), a mudança de Cerradão para Floresta Estacional Semidecídua ocorre num espaço pequeno, sugerindo que fatores edáficos sejam responsáveis por essa mudança.

Aparentemente, a grande profundidade do solo, a porosidade e a baixa capacidade de retenção de água no solo seriam impedimentos ao desenvolvimento da Floresta Estacional Semidecídua em favor do Cerradão (Veloso, 1948).

Três análises silvigênicas seguindo o método de Torquebiau (1986) foram realizadas em formações florestais do Brasil, nenhuma delas em Cerradão. Uma destas foi realizada no estado do Espírito Santo em uma das principais seções de Floresta Ombrófila Densa na tipologia da Mata de Tabuleiros (Engel & Prado, 1992) e os outros dois em Florestas Estacionais Semidecíduas localizadas no interior do estado de São Paulo (Cardoso-Leite, 1995; Oliveira, 1997). Estas pesquisas obtiveram claro delineamento do mosaico silvigênico. Nos três casos, o mosaico permitiu interpretar o estado geral das florestas estudadas quanto ao grau de conservação. Entretanto, dada a complexidade e a diversidade de nossos ecossistemas florestais, estes estudos ainda não são suficientes para explicar as questões abaixo, as quais consideramos relevantes para o entendimento dos resultados da aplicação do método silvigênico em análises de dinâmica e de regeneração florestal:

Questão 1: Até que ponto estudos dinâmicos baseados unicamente na arquitetura arbórea são eficientes para diagnosticar o estado sucessional de uma comunidade florestal?

Questão 2: Ainda que a análise silvigênica proposta por Oldeman (1978) e por Hallé *et al.* (1978) e o método nela baseado por Torquebiau (1986) possam ser adequados para Florestas Ombrófilas Densas para investigar e caracterizar a dinâmica de regeneração florestal, seria esta adequação extensiva a outras formações florestais tais como as Florestas Estacionais Semidecíduas ou os Cerradões que diferem daquelas principalmente quanto à permeabilidade e ao regime de luz?

Questão 3: Qual é ou quais são as relações entre o padrão do mosaico silvigênico e fatores físicos locais como solo e topografia? Se for influenciado por estes fatores, pode o mosaico

silvigênico ser ainda usado para avaliar a dinâmica de regeneração florestal?

III. As áreas de estudo

Os remanescentes florestais protegidos sob a forma de Unidades de Conservação no Brasil constituem-se em locais propícios para gerar conhecimentos necessários para subsidiar práticas de manejo e conservação. Assim, para a presente pesquisa, na qual se pretende abordar as questões acima, foram selecionadas duas áreas de proteção permanente, conforme descrito a seguir. Entre outros motivos, a escolha destas áreas se deve à possibilidade de se fazer re-coletas de dados a intervalos regulares de tempo, a fim de verificar a ocorrência de alterações nas categorias e no delineamento de eco-unidades.

As áreas de estudo correspondem a duas parcelas permanentes implantadas pelo Projeto Temático "Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes" (FAPESP 99/09635-0) que integra o programa BIOTA/FAPESP. Para este trabalho, que integra este projeto, foram utilizadas metades das parcelas implantadas na Estação Ecológica de Caetetus (Floresta Estacional Semidecídua) e na Estação Ecológica de Assis (Cerradão), correspondendo a 5,12ha em cada uma delas.

A Estação Ecológica de Caetetus (E. E. de Caetetus) fica localizada nos municípios de Gália e Alvinlândia, no estado de São Paulo, sob as coordenadas 22°41'e 22°46'S e 49°10'e 49°16'W. Com uma área contínua de 2178,84 ha, a E. E. de Caetetus, se encontra dentro da bacia hidrográfica do Médio Paranapanema e localiza-se na província geomorfológica Planalto Ocidental, zona do Planalto de Marília (Ponçano *et al*., 1981).

A E. E. de Caetetus é formada predominantemente por arenitos das formações Marília e Adamantina, do Grupo Bauru (Almeida 1981). Secundariamente, são encontrados Sedimentos Continentais Indiferenciados e Sedimentos Aluvionais. No que diz respeito aos solos

predominantes na região, o Latossolo de textura média Álico ocorre nas partes mais altas da Estação e o Podzólico Vermelho-Amarelo Profundo de textura arenosa/média nas mais baixas (Mattos *et al*. 1996). As altitudes médias são de 650m e 550m nas áreas mais elevadas e nas partes mais baixas respectivamente.

A E. E. de Caetetus contém um dos principais remanescentes de Floresta Estacional Semidecídua do Planalto Ocidental do estado de São Paulo. O conceito ecológico deste tipo de vegetação está condicionado à ocorrência de estacionalidade bem definida, com inverno seco e verão chuvoso. É constituída por fanerógamos com gemas foliares protegidas da seca por escamas, folhas esclerófilas decíduas, com perda de folhas do conjunto florestal situado entre 20 e 50%. As faciações deste tipo florestal são Aluvial, Terras Baixas, Submontana e Montana (Veloso *et al*., 1991).

De acordo com Rodrigues (2006), no período de 01/11/2003 a 31/08/2005, as temperaturas médias diárias para a E. E. de Caetetus oscilaram entre 8,6 e 30,0^{o}C, sendo os limites inferior e superior das mínimas 2,2 e 22,0^{o}C, respectivamente, enquanto que as máximas variaram entre 16,1 e 38,8^{o}C. A continentalidade e a disponibilidade energética do local (Qg) (Figura 5c) foram responsáveis pelos níveis térmicos e pelas variações dos valores extremos. Na região de Gália, onde se encontra a E.E. dos Caetetus, a Qg variou entre 30,8 MJm^{-2}dia^{-1} em dia de verão com ausência de nebulosidade e 0 MJm^{-2}dia^{-1} em dia intensamente nublado de inverno. A irradiância solar fotossinteticamente ativa (RFA) foi em média 36% dos valores de Qg, oscilando entre 0,9 e 12 MJm^{-2}dia^{-1}. As chuvas foram bastante variáveis, atingindo uma ocorrência máxima diária de 128,8 mm. As chuvas concentraram-se nos meses de outubro a março, mas precipitações freqüentes foram observadas nos demais meses, especialmente do ano de 2004. A variação dos dados de umidade relativa média do ar (UR) foram proporcionais às variações observadas para a precipitação, havendo concordância entre os períodos de menores

índices pluviométricos e os de menores umidades relativas. A UR variou de 28,5% até 95,1% nos meses chuvosos. Os ventos também se mostraram bastante variáveis, oscilando entre 0,2 ms^{-1} e 3,7 ms^{-1}, sendo predominantemente de direção SE, com algumas variações para as direções E, NE, S e SW. Praticamente, não foram observados ventos provenientes de N e NW na região.

No trecho de floresta estacional semidecídua representado pela parcela permanente, Toniato *et al.* (2006) amostraram 12.040 indivíduos vivos com DAP ≥ 4,8cm pertencentes a 148 espécies de 45 famílias. As famílias mais ricas em espécies foram Myrtaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Mimosaceae, Rutaceae e Meliaceae. As espécies com maior densidade foram *Metrodorea nigra* A. St.-Hil., *Ocotea indecora* (Schott) Mez, *Trichilia claussenii* C. DC., *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. e *Trichilia catigua* A. Juss. Dentre essas, destaca-se a alta densidade de *M. nigra*, cujos 4.620 indivíduos representaram 38,4% da densidade total.

A Estação Ecológica de Assis (E. E. de Assis) localiza-se no município de Assis, SP, entre as coordenadas geográficas 22°33'65" a 22°36'68"S e 50°23'00" a 50°22'29"W. Segundo Ponçano *et al*. (1981), a E. E. de Assis está assentada sobre a formação Adamantina, do grupo Bauru, constituída de arenitos finos a muito finos, com o teor de matriz variável, lamitos, siltitos de cores creme e vermelha. Com uma área de 1312,28ha, a Estação apresenta um relevo regional de colinas, com a predominância de declividades baixas de até 15% e amplitudes locais inferiores a 100m. Situada nas cabeceiras dos córregos Pirapitinga e Campestre, esta Unidade de Conservação ocupa as áreas mais altas do município de Assis, com altitudes que variam entre 520 e 590m. Em relação aos solos predominantes pode-se citar a ocorrência do Latossolo, Luvissolo e Neossolo (EMBRAPA 1999).

A vegetação da E. E. de Assis enquadra-se no conceito de cerrado "lato sensu", sendo o Cerradão a fitofisionomia predominante, com árvores de até 15m de altura formando um dossel

contínuo e ausência de gramíneas (segundo caracterização de Savana Florestada por Veloso *et al.*, 1991).

Segundo Rodrigues (2006), no período de 01/11/2003 a 31/08/2005, as chuvas na E. E. de Assis se concentraram nos meses de outubro a março, apesar de freqüentes nos demais meses, especialmente do ano de 2004, atingindo ocorrência máxima diária de 57,7 mm. A umidade relativa média do ar (UR) variou de 30,3% até 95,3% nos meses chuvosos. Quanto às temperaturas médias diárias, houve oscilação entre 8,2 e 29,1^{o}C. As temperaturas mínimas oscilaram entre 1,3 e 23,0^{o}C, enquanto que as máximas variaram entre 13,6 e 38,4^{o}C. O efeito da continentalidade juntamente com a disponibilidade energética do local representada pela irradiância solar global (Qg) foram responsáveis pelos níveis térmicos e pelas variações dos valores extremos de temperatura. Na região de Assis, a Qg variou entre 39,6 $MJm^{-2}dia^{-1}$ em dia de verão com ausência de nebulosidade e 2,0 $MJm^{-2}dia^{-1}$ em dia nublado de inverno. A irradiância solar fotossinteticamente ativa (RFA), importante por seu papel fundamental no processo fotossintético, foi em média 33% dos valores de Qg, oscilando entre 0,8 e 11,5 $MJm^{-2}dia^{-1}$. Os ventos oscilaram entre calmaria (0 ms^{-1}) e 3 ms^{-1}, sendo predominantemente de direção SE, com algumas variações para as direções E, NE, S e SW.

No Cerradão da E. E. de Assis, a equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes amostrou 21.929 indivíduos com DAP≥4,8cm, pertencentes a 116 espécies de 84 gêneros e 44 famílias botânicas. A maior parte das famílias é representada por apenas uma ou duas espécies (64%). No entanto, algumas são bastante representativas com relação à riqueza de espécies, como é o caso de Myrtaceae (16), Fabaceae (7), Lauraceae (6), além de Euphorbiaceae, Mimosaceae e Vochysiaceae com cinco espécies cada. Quando se considera o número de indivíduos em cada família, a ordem se altera para Caesalpiniaceae (3.941 indivíduos), Vochysiaceae (2.569) e Myrtaceae (2.313). A posição de destaque de Caesalpiniaceae,

representada por apenas três espécies na área, deve-se à quantidade de indivíduos de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Copaíba ou Pau d'óleo) que representam 18% do total de indivíduos amostrados. O mesmo foi observado para Vochysiaceae, com *Vochysia tucanorum* Mart. (Tucaneiro ou Pau de tucano) como a segunda espécie mais freqüente.

IV. Objetivos e organização da tese

Para abordar as questões enumeradas no tópico II, acima, estabelecemos dois objetivos para a presente tese:

a) avaliar a eficácia da análise silvigênica, segundo proposto por Oldeman (1978) e Hallé et al. (1978), na caracterização da dinâmica sucessional de uma floresta estacional semidecídua e de um cerradão,
b) verificar a possível influência de fatores edáficos e topográficos no delineamento das eco-unidades segundo o método proposto por Torquebiau (1986) nestas duas formações.

A tese está dividida em quatro partes, além desta introdução geral e das considerações finais onde procuramos realizar uma análise sintética do conjunto dos resultados apresentados nos quatro capítulos. Estes, por sua vez, estão organizados na forma de artigos científicos usando-se como padrão a formatação da Revista Brasileira de Botânica. Esta é uma das razões pela qual detalhamos alguns aspectos relativos à caracterização das áreas de estudo, que se encontram mais resumidos nos capítulos.

No capítulo 1 o método proposto por Torquebiau (1986) foi testado na caracterização do mosaico silvigênico de um trecho de Floresta Estacional Semidecídua na E. E. de Caetetus (SP). Além da descrição desse mosaico silvigênico e de sua comparação com outros mosaicos obtidos por meio do mesmo método, foi investigada a correspondência entre as fases do ciclo silvigênico

e as fases de sucessão secundária sugeridas pela classificação das espécies componentes das eco-unidades em grupos funcionais (pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias ou clímaces). Na descrição do mosaico silvigênico deste capítulo, foi enfatizada a importância da deciduidade foliar sazonal existente na formação estudada.

Ainda avaliando o método proposto por Torquebiau (1986) em um trecho de Floresta Estacional Semidecídua, o capítulo 2 aborda a influência de fatores edáficos e topográficos no padrão do mosaico silvigênico obtido no capítulo 1. Classes de solo discriminadas com base em sua estrutura física (principalmente camada superficial de areia) e classes de altitude foram os fatores avaliados em conjunto com o mosaico silvigênico neste capítulo.

O objetivo do capítulo 3 foi verificar se o método de interceptação de linhas para inventário de árvores do dossel (Torquebiau, 1986) permite distinguir eco-unidades que representam as fases do ciclo silvigênico em um trecho de Cerradão na E. E. de Assis (SP). Para isso foi realizada uma descrição do mosaico, abordando as diferenças quanto à estrutura do dossel do Cerradão, mais aberto e conseqüentemente com diferenciado regime de luz em relação a outros tipos florestais como a Floresta Estacional Semidecídua e Floresta Ombrófila Densa (ambas com dosséis mais fechados). Além disso, mapas de distribuição de espécies componentes das eco-unidades e categorizadas como tolerantes e intolerantes à sombra foram relacionados ao mosaico encontrado para verificar a hipótese de que espécies intolerantes à sombra devem predominar em eco-unidades das fases iniciais do ciclo silvigênico que, teoricamente, devem corresponder às fases também iniciais de sucessão secundária. A importância da freqüente ocorrência de árvores mortas em pé como geradoras de um ciclo silvigênico característico para o cerradão também é enfatizada neste capítulo.

O método proposto por Torquebiau (1986) também é avaliado no capítulo 4, onde o mosaico silvigênico obtido no capítulo 3 foi analisado para verificar a influência de fatores

edáficos e topográficos no seu delineamento. Para esta verificação foram utilizadas classes de solo, classes de altitude e classes de declividade.

IV. Referências bibliográficas

ACIESP - ACADEMIA DE CIÊNCIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO. 1997. Glossário de ecologia. 2.ed. ACIESP, CNPq, FAPESP, Secretaria de Ciência e Tecnologia, São Paulo.

ALMEIDA, F. F. M. 1981. Mapa Geológico do Estado de São Paulo. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo – (Monografias) IPT, Divisão de Minas e Geologia Aplicada.

ASSUNÇÃO, S. L.; FELFILI, J. M. Fitossociologia de um fragmento de cerrado *sensu stricto* na APA do Paranoá, DF, Brasil. Acta Botanica Brasílica, 18: 903-909, 2004.

BAITELLO, J.B., PASTORE, J.A., AGUIAR, O.T., SÉRIO, F.C. & SILVA, C.E.F. 1988. A vegetação arbórea do Parque Estadual do Morro do Diabo, município de Teodoro Sampaio, Estado de São Paulo. Acta Botanica Brasilica 1:221-230.

BATISTA, E. A. 1988. Influência dos fatores edáficos na estrutura da vegetação de cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

BERTONI, J. E. & MARTINS, F. R. 1987. Composição florística de uma floresta ripária na Reserva Estadual de Porto Ferreira, SP. Acta botânica Brasílica. 1: 17-26.

BRANDANI, A., HARTSHORN, G. S. & ORIANS, G. H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rica tropical wet forest. Journal of Tropical Ecology, 68: 99-119.

BROKAW, N.; BUSING. R. T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. Tree, 15: 183-188.

BROKAW, N.V. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest In: The ecology of natural disturbance and patch dynamics (S.T.A., Pickett & P.S., White, eds). Academic Press, New York.

CARDOSO-LEITE, E. 1995. Ecologia de um fragmento florestal em São Roque, SP: florística, fitossociologia e silvigênese. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

CATHARINO, E.L.M. 1989. Estudos fisionômico-florísticos e fitossociológico em matas residuais secundárias do município de Piracicaba, SP. Campinas. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

CAVASSAN, O., CESAR, O. & MARTINS, F. R. 1984. Fitossociologia da vegetação arbórea da Reserva Florestal de Baurú, estado de São Paulo. Revista brasileira de botânica, v. 7, n. (2), p. 91-107.

CONNELL, J. H., and R. O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111:1119-1144.

CORAL, D. J., CAVASSAN, O., PASCHOAL, M. E. S. & SODRÉ, C. 1991. Levantamento florístico do estrato arbustivo arbóreo em uma área de vegetação nativa na região de Agudos, SP. Revista Salusvita, 10: 1-18.

COSTA, M. & MANTOVANI, W., 1992. Composição e estrutura de clareiras em mata mesófila na Bacia de São Paulo. In: II Congresso Nacional sobre Essências Nativas, São Paulo, SP, Instituto Florestal (ed.). Revista do Instituto Florestal, 1: 178-173.

DENSLOW, J. S. 1980. Gaps partioning among tropical rainforest trees. Biotropica. 12 (2): 47-55.

DISLICH, R., CERSOSIMO, L.F.;MANTOVANI,W. 2001. Análise de fragmentos florestais no Planalto Paulistano-SP. Revista Brasileira de Botânica, 24: 321-332.

DRURY, W. H., & I. C. T. NISBET. 1973. Succession. Journal of the Arnold Arboretum 54:331-368.

EITEN, G. A vegetação do Estado de São Paulo. 1970. Boletim do Instituto de Botânica, 7: 1-147.

EMBRAPA - CNPS. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.

ENGEL, V. L. & PRADO, P. I. K. L. 1992. Aspectos da silvigênese de uma Mata Pluvial Atlântica em Linhares, ES. *In* Anais do II congresso nacional sobre essências nativas. Revista do Instituto Florestal 4: 163-168.

ENGEL, V. L. 1993. Silvigênese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicais. Série técnica florestal, Botucatu 1: 1-21.

FIDELIS A. T., GODOY S. A. P. de, 2003. Estrutura de um cerrado stricto sensu na Gleba Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. Acta Botanica Brasilica, 17: 531-539.

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, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

GIULIETTI, A.M. 1992. Biodiversidade da região sudeste. Revista do Instituto Florestal (Parte1 – edição especial) 4:125-130.

GOMES, B.R., MARTINS, F. & TAMASHIRO, J. 2004. Estrutura do cerradão e da transição entre cerradão e floresta paludícola num fragmento da International Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. Revista Brasileira de Botânica 27:249-262.

GOMEZ-POMPA, A. 1971. Possible papel de la vegetación secundária en la evolución de la flora tropical. Biotropica, 3: 125-135.

GOMEZ-POMPA, A.; WIECHERS, B. L. 1979. Regeneración de los ecossistemas tropicales y subtropicales. *In*: Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Vera Cruz, México. (A., Gómez-Pompa & R. S., Amo, eds.). México: Companhia Editorial Continental.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. Tropical trees and forests. An architetural analysis. Springer-Verlag, Berlin.

HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical rainforest dynamics. Biotropica, 12: 23-30.

HUBBEL, 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.

HUECK, K. As florestas da América do Sul. 1972. Editora da Universidade de Brasília, Editora Polígono, São Paulo.

HUSTON, M. & SMITH, T. 1987. Plant sucession: life history and competition American Naturalist 130: 168-198.

IBGE - Fundação Instituto Brasileiro De Geografia e Estatística. 1993. Mapa de vegetação do Brasil. Rio de Janeiro.

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

MANTOVANI, W. 1990. A dinâmica da floresta na encosta atlântica. *In*: Anais do II simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, função e manejo. ACIESP, São Paulo.

MANTOVANI, W., RODRIGUES, R.R., ROSSI, L., ROMANIUC-NETO, S., CATHARINO, E.L.M. & CORDEIRO, I. 1990. A vegetação na Serra do Mar em Salesópolis. *In*: Anais do II simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, função e manejo. ACIESP, São Paulo.

MANTOVANI, W., ROSSI, L., ROMANUIC NETO, S., ASSAD-LUDEWIGS, I. Y., WANDERLEY, M. G. L., MELO, M. M. da R. F. & TOLEDO, C. B. de. 1989. Estudo fitossociológico de áreas de mata ciliar em Mogi-Guaçú, SP, Brasil. In: Anais do Simpósio sobre mata ciliar (L. M., BARBOSA, coord.)

MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Pp.191-239. *In*: Investigaciones sobre la regeneración de las selvas alta en Vera Cruz, Mexico. (A. Gómez-Pompa & R.S. Del Amo, eds.). Xalapa, Mexico.

MATTOS, C., MIRANDA, J. R., ZONTA, M. & COUTINHO, A. C. 1996. Cartografia do uso atual das terras nas Áreas de Proteção Ambiental de Sousas e Joaquim Egídio, Campinas-SP, Brasil. *In*: Anais do Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto. Inpe/Selper, Salvador, Bahia.

NASCIMENTO, H. E. M, DIAS, A. DA S., TABANEZ, A. A. J. & VIANA, V. M. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. Revista Brasileira de Biologia, 59.

NEGRELLE, R. R. B., 1995. Sprounting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. Biotropica, 27: 448-454.

OLDEMAN, R. A. A. 1978. Architeture an energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In*: Tropical trees as living systems (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds). University Press Cambridge, p. 535-560.

OLDEMAN, R. A. A. 1983. Tropical rainforest, architeture, sylvigenesis and diversity. *In:* Tropical rainforest: ecology and management. (S.L. SUTTON; T.C. WHITMORE & A C. CHADWICK, eds) Oxford: Blackwell Scientific.

OLIVEIRA, R. E. 1997. Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba – SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. Piracicaba, SP.

OLIVEIRA-FILHO, A.T & RATTER, J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. Edinburgh Journal of Botany, Edinburgh, 52: 141-194.

ORIANS, G.H. 1982. The influence of tree-fall in tropical forests in tree species richness. Tropical Ecology, 23: 255-279,.

PONÇANO, W.L., CARNEIRO, C.D.R., BISTRICHI, C.A., ALMEIDA, F.F.M., PRANDINI, F.L. 1981. Mapa geomorfológico do estado de São Paulo. v. 2. IPT, São Paulo.

RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. Pp. 89-166. *In*: Cerrado: ambiente e flora (S. M Sano, & S. P. Almeida, eds.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina-DF.

RIZZINI, C.T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. Revista brasileira de geografia, 25: 3-64.

RODRIGUES, R.R. 2006. Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes. Piracicaba: LERF, ESALQ, USP, jan. 2006. 4° Relatório Científico do processo FAPESP 1999/09635-0. Disponível em: <http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas/relatoriofinal.pdf>. Acesso em: março 2006.

RODRIGUES, R. R. & SHEPHERD, G.J. 2000. Fatores condicionadores de matas ciliares. In Matas Ciliares: uma abordagem interdisciplinar (R. R. Rodrigues & H. F. Leitão-Filho, eds.) EDUSP, São Paulo.

SCHNITZER, S. A. & CARSON, W. P. 2001. Treefall gaps and maintenance of species diversity in a tropical forest. Ecology, 82: 913-919.

SCHUPP, E. W., HOWE, H. F., AUSPURGER, C. K. & LEVEY, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. Ecology, 70: 562-564.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no Sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 20:57-66.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. Revista Brasileira de Biologia, 59: 251-261.

TONIATO, M. T. Z., BARRETO, T. E., SOUZA, F. M., FRANCO, G. A. D. C., RODRIGUES, R. R. 2006. Florística e estrutura da vegetação arbórea em um remanescente de Floresta Estacional Semidecídua, Gália – SP: 10ha de parcelas permanentes. *In*: XVI Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Mudanças climáticas e biodiversidade (S. GODOI, L. R. A. FAVETTA, orgs.). UNIMEP, Piracicaba, SP.

TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipteriocarp rainforest in Indonesia and their implications for pratical forestry. Journal of Tropical Ecology 2: 301-325.

VAN DER MEER, P. J.; BONGERS F. 1996. Patterns of tree-fall and branchfall in a tropical rain forest in French Guiana. Journal of Ecology, 84: 19-29.

VELOSO, H. P. 1948. Considerações sobre a vegetação do Estado de Mato Grosso: (II) notas preliminares sobre o pantanal e zonas de transição. Boletim Geográfico 6: 798–943.

VELOSO, H.P. 1962. Os grandes clímaces do Brasil: 1- considerações sobre os tipos vegetativos da região sul. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 60: 175-194.

VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. A classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.

VELOSO, H.P., GOES FILHO, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica-ecológica da vegetação neotropical. Boletim técnico Radam-Brasil: série vegetação 1: 1-80.

WHITMORE, T. 1975. Tropical Rain Forests of the Far East, Clarendon Press, Oxford, UK.

ARTIGO 1

Avaliação de um método de análise silvigênica em uma floresta estacional semidecídua[1]

(Formatado segundo as normas da Revista Brasileira de Botânica)

REJANE TAVARES BOTREL[2], KIKYO YAMAMOTO[3], RICARDO RIBEIRO RODRIGUES[4]

Autor para correspondência: Rejane Tavares Botrel (rtbotrel@yahoo.com.br)

Título resumido: Avaliação da análise silvigênica em floresta estacional semidecídua

---

[1] Parte da tese de doutorado da primeira autora

[2] Doutoranda Biologia Vegetal, IB - Unicamp, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP.
[3] Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP.
[4] Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, USP, Departamento de Ciências Biológicas, laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Caixa postal 9, CEP 13418-900, Piracicaba, SP

ABSTRACT – (Evaluation of a method of silvigenic analysis in a Seasonal Semideciduous Forest) The study of silvigenics mechanisms involved in building up a mosaic pattern in tropical forests has been suggested to be carried out through analyses of eco-units (patches of trees of same architectural category representing phases of forest regeneration). The identification of eco-unit categories considers that some tree architectural features indicate the light condition under which patches of trees would have reiterated. To map the silvigenic mosaic, a method of line-intercept sampling of canopy trees was proposed and formerly applied to a tropical evergreen forest. Since this method is very easy to be applied, it would be very helpful for fast analyses of forest regeneration dynamics. However, it is still not clear if the eco-unit categories actually represent silvigenic phases, especially in not evergreen forests. Aiming to contribute to the biological interpretation of the silvigenic mosaics obtained by such method, it was applied in an area of 5.12 ha of a seasonal semideciduous forest in the Ecological Station of Caetetus (Gália, São Paulo) to make an inventory of canopy trees with DAP (diameter at breast height) ≥ 4.8 cm. Statistical analyses (Qui-square and adjusted residues) were applied to verify if eco-unit categories are associated with floristic composition and/or successional species groups. Comparing our data with those from other studies that applied the same method, the proportion and the spatial distribution of eco-unit categories were found to be useful to indicate the state of conservation of forests, regardless if it is evergreen or with seasonal leaf fall. The predominance of steady-state eco-units 2A (taller trees than the middle height of the forest, and that reiterate above its own middle height) combined with the low frequency of eco-units in reorganization (gaps) and aggrading eco-units (younger trees without reiteration) indicated that the studied forest is in mature phase and little disturbed. The pattern of the silvigenic mosaic in the studied area has also indicated that silvigenesis has probably been started either in tree fall gaps or under

damaged crowns of senile trees or leafless dead trees that remain stood. Some few coherent associations were found between pioneers and early secondary species with eco-units which defining tree architectures allow larger entrance of light. Besides, the distribution pattern of pioneer species was found to be little influenced by the size of the tree fall gaps. The relatively high density and frequency of earlier secondary species points out the important role played by the seasonal leaf fall in the studied forest type. This phenomenon is likely to be one of the most important selective force that influences the species composition and the silvigenic processes. Considering the eco-physiological parameters used to distinguish the successional species groups, many incoherent associations were found between late secondary species with eco-unit categories that are presumed to represent the earlier phases of silvigenesis. This kind of result suggests that the studied method of silvigenic analysis is not quite reliable to describe phases of forest regeneration. It also points out a problem to distinguish successional species groups, especially of those of the later phases, using eco-physiological criteria that have been proposed for evergreen forests where light conditions under a closed canopy and tree fall gaps are very different.

Key words – Silvigenesis, sucessional characterization, seasonal semideciduous forest, Ecological Station of Caetetus, Gália (SP), Brazil.

RESUMO – (Avaliação de um método de análise silvigênica em uma floresta estacional semidecídua) Análise de eco-unidades (manchas de árvores de mesmas categorias arquiteturais representando fases de regeneração da floresta) tem sido sugerida para o estudo de mecanismos silvigênicos envolvidos na construção do padrão de mosaicos em florestas tropicais. A identificação das categorias de eco-unidades considera que alguns aspectos da arquitetura arbórea indicam as condições de luz sob as quais manchas de árvores teriam se reiterado. Para

mapear o mosaico silvigênico, um método de interceptação de linhas para inventariar árvores de dossel foi proposto e inicialmente aplicado numa floresta tropical perenifólia. Devido à facilidade de aplicação, este método seria muito útil para análises rápidas da dinâmica de regeneração floresta. Entretanto, ainda não está claro se as categorias de eco-unidades de fato representam fases silvigênicas, especialmente em florestas não perenifólias. Visando a contribuir para a interpretação biológica de mosaicos silvigênicos obtidos por este método, este foi aplicado numa área de 5,12 ha de uma floresta estacional semidecídua na Estação Ecológica de Caetetus (Gália, São Paulo) para fazer o inventário de árvores do dossel com DAP (diâmetro à altura do peito) ≥ 4.8 cm. Análises estatísticas (Qui-quadrado e resíduos ajustados) foram aplicadas para verificar se categorias de eco-unidades estão associadas à composição florística e/ou aos grupos sucessionais de espécies. Da comparação dos nossos dados com os de outros trabalhos que usaram o mesmo método, ficou evidente que a proporção e a distribuição espacial das categorias de eco-unidades são úteis para indicar o estado de conservação da floresta, seja ela perenifólia ou com deciduidade foliar sazonal. O predomínio de eco-unidades em equilíbrio 2A (árvores mais altas que a metade da altura da floresta e que reiteram acima da metade da altura do próprio indivíduo) combinado à baixa freqüência de eco-unidades em reorganização (clareiras) ou em desenvolvimento (árvores mais jovens, sem reiteração) indicou que a floresta estudada se encontra em fase madura e é pouco perturbada. O padrão do mosaico silvigênico da área estudada também indicou que a silvigênese tem sido provavelmente iniciada tanto em clareiras como abaixo de copas danificadas de árvores senescentes ou já desfolhadas de árvores mortas em pé. Foram encontradas algumas associações coerentes entre espécies pioneiras e secundárias iniciais com eco-unidades formadas por árvores que possuem arquiteturas que permitem maior entrada de luz. Além disso, as análises mostraram que o tamanho da clareira exerce pouca

influência no padrão de distribuição de espécies pioneiras. A densidade e a freqüência relativamente altas das espécies secundárias iniciais evidencia o papel importante desempenhado pela deciduidade foliar sazonal no tipo de floresta estudado. Este fenômeno parece ser uma das forças seletivas mais importantes que influencia a composição florística e os processos silvigênicos. Considerando os parâmetros ecofisiológicos usados para distinguir grupos sucessionais de espécies, muitas associações incoerentes foram encontradas entre espécies secundárias tardias e categorias de eco-unidades que, presumidamente, representam fases iniciais da silvigênese. Esse tipo de resultado sugere que o método de análise silvigênico estudado não é totalmente confiável para descrever as fases de regeneração da floresta. Além disso, evidencia o problema em se distinguir grupos sucessionais de espécies, especialmente das fases mais tardias, usando critérios ecofisiológicos que têm sido propostos para florestas perenifólias onde as condições de luz diferem muito entre a parte de baixo do dossel fechado e a clareira.

Palavras chave – Silvigênese, caracterização sucessional, floresta estacional semidecídua, Estação Ecológica de Caetetus, Gália (SP), Brasil.

Introdução

As florestas tropicais, que abrigam aproximadamente a metade das espécies animais e vegetais existentes no planeta (Myers, 1997), encontram-se entre os ecossistemas mais ameaçados pelo homem. A fragmentação das florestas tropicais pode resultar numa maior perda de espécies arbóreas, gerando mudança na composição florística e na estrutura das comunidades ao longo do tempo (Nascimento *et al.*, 1999). Em conseqüência, pesquisadores têm direcionado esforços em estudos que possam subsidiar a formulação de estratégias eficientes e realistas de conservação e manejo da biodiversidade remanescente e, assim, ajudar a promover o desenvolvimento econômico equilibrado com o ambiente.

Estudos florísticos e fitossociológicos (*e.g.* Cavassan *et al*. 1984, Nicolini-Gabriel & Pagano 1993, Silva-Filho & Engel 1993, Stranguetti 1996, Rozza 1997, Silva & Soares 2003, Santos e Kinoshita 2003, Yamamoto, Kinoshita & Martins 2005) têm contribuído para os objetivos acima, assim como os estudos sobre a dinâmica da vegetação. Parte importante das pesquisas sobre este último tipo de abordagem é baseada no paradigma de dinâmica de clareira, muitas delas compreendendo análises sobre espécies classificadas em grupos funcionais como pioneiras, secundárias ou clímaces segundo suas características ecofisiológicas (Whitmore 1978, Denslow, 1980, Hartshorn 1980, Orians 1982, Brokaw 1985, Martínez Ramos 1985; Brandani *et al*. 1988, Schupp *et al*. 1989, Costa & Mantovani, 1992, Negrelle, 1995, Tabarelli & Mantovani, 1997, 1999, Hubbel *et al*. 1999; Brokaw & Busing 2000; Schnitzer & Carson 2001). Mas, alternativamente, há autores que vêm tentando examinar a dinâmica da floresta como um todo com base em caracteres morfológicos. Este é o caso de Hallé *et al*. (1978) e Oldeman (1978) que propuseram analisar as florestas tropicais com base em modificações arquiteturais ao longo do processo de construção da floresta (silvigênese) ou, mais precisamente, de setores da floresta que, em conjunto, comporiam o mosaico florestal ou silvático.

Para estudar o mosaico florestal nos termos propostos por Hallé *et al*. (1978) e Oldeman (1978), Torquebiau (1986) propôs um método de interceptação de linhas para inventário das árvores mais altas em qualquer ponto das linhas de amostragem. Neste método, indivíduos do dossel interceptados por linhas eqüidistantes são categorizados segundo características como presença ou ausência de reiteração, altura total e altura do fuste, além da presença de sinais de senescência. Através do delineamento de árvores adjacentes de mesma categoria, o método mapeia manchas compostas por indivíduos de mesma categoria, as eco-unidades, e produz uma representação esquemática do mosaico que o autor denomina silvigênico, adjetivo este que enfatiza a idéia de que as categorias de eco-unidades representam fases da silvigênese. Portanto, diferencia-se de outros métodos de análise da dinâmica florestal por ser independente da taxonomia e de conhecimentos auto-ecológicos das espécies (Engel, 1993).

Apesar da praticidade implícita, o método que Torquebiau (1986) desenvolveu para um tipo de Floresta Ombrófila Densa na Indonésia (Floresta de Dipterocarpáceas) foi ainda pouco utilizado no Brasil. Dos três estudos em formações florestais brasileiras, um foi realizado no estado do Espírito Santo em uma das principais seções de Floresta Ombrófila Densa na tipologia da Mata de Tabuleiros (Engel & Prado, 1992) e os outros dois em Florestas Estacionais Semidecíduas no interior do estado de São Paulo (Cardoso-Leite, 1995; Oliveira,1997). O uso do método nestas três pesquisas foi satisfatório no sentido em que permitiu descrever os mosaicos florestais e indicou o nível de perturbação das áreas de estudo. No entanto, dados sobre as espécies componentes dos mosaicos não foram envolvidos nestas análises. Como o próprio Torquebiau (1986) observa, o comportamento das eco-unidades constituintes de um mosaico silvigênico pode depender de características individuais das espécies que, portanto, influenciariam a sucessão florestal. A arquitetura das árvores depende tanto de suas características intrínsecas, tais como aquelas que são expressas no modelo de crescimento que é

geneticamente determinado (Hallé *et al.* 1978), quanto de características determinadas pelas condições ambientais, tal como o momento em que a árvore inicia a fase de formação de sua copa. Logo, é muito importante conhecer a composição florística das categorias de eco-unidades. Além disso, o conhecimento sobre a classificação sucessional das espécies componentes de cada categoria de eco-unidade é importante para avaliar o método de análise silvigênica, posto que este pressupõe a correspondência entre as fases de construção da floresta ou do ciclo silvigênico (categorias de eco-unidades) com as séries sucessionais adotadas em outros tipos de estudos de dinâmica de regeneração florestal.

Como a maioria das regiões do Brasil, o estado de São Paulo possui alguns poucos remanescentes florestais maiores protegidos sob a forma de unidades de conservação. Por exemplo, a Estação Ecológica de Caetetus, cuja área principal localiza-se no município de Gália (SP), abriga um importante fragmento de floresta estacional semidecídua, formação esta que, em função de sua localização sobre solos férteis e relevo favorável à agricultura, tornou-se o tipo fisionômico mais devastado em toda a sua área de ocorrência natural que abrange partes importantes das regiões extra-amazônicas do Brasil. O método de Torquebiau (1986) seria muito útil para estudar este tipo de floresta, sobretudo se houver clareza quanto à sua eficácia para identificar suas fases de regeneração. Além disso, unidades de conservação como a E. E. de Caetetus são sítios bastante convenientes para sediar estudos de avaliação deste tipo de método pois podem permitir o acompanhamento temporal das modificações das características estudadas.

Sendo a resposta ecofisiológica ou morfológica das plantas em relação à luz o fundamento básico tanto dos estudos de sucessão secundária como de análises silvigênicas nos moldes propostos por Hallé *et al.* (1978) e Oldeman (1978), a questão sobre a fidelidade com que as categorias de eco-unidades definidas pelo método de Torquebiau (1986) representam as

fases do ciclo silvigênico ou os estádios sucessionais presumidos é particularmente relevante quando se consideram as Florestas Estacionais Semidecíduas. Mas a aplicação de ambos os tipos de abordagem é complicada neste tipo florestal devido à variação sazonal na quantidade e qualidade de luz decorrente da deciduidade sazonal das árvores do dossel.

Face ao exposto, este trabalho foi realizado com os objetivos de:

a) testar o método proposto por Torquebiau (1986) na caracterização do mosaico silvigênico de um trecho de floresta estacional semidecídua na E. E. de Caetetus (SP) e compará-lo com outros mosaicos silvigênicos obtidos com o mesmo método visando a identificar padrões que possam ajudar a interpretação dos mosaicos.

b) avaliar o mosaico obtido no ítem (a) quanto à correspondência entre as fases do ciclo silvigênico presumidas pelo método de Torquebiau (1986) e as fases de sucessão secundária sugeridas pela classificação das espécies componentes das eco-unidades em grupos funcionais (pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias ou clímaces).

Material e métodos

Área de estudo - A Estação Ecológica de Caetetus localiza-se entre as coordenadas 22°41'e 22°46'S e 49°10'e 49°16'W e se caracteriza como um dos principais remanescentes de floresta estacional semidecídua do Planalto Ocidental do estado de São Paulo (figura 1). Com uma área contínua de 2178,84 ha, a E. E. de Caetetus se encontra dentro da bacia hidrográfica do Médio Paranapanema. As altitudes médias da unidade de conservação são de 650 m e 550 m nas áreas mais elevadas e nas partes mais baixas respectivamente. No que diz respeito aos solos predominantes na região, o Latossolo de textura média Álico ocorre nas partes mais altas da Estação e o Podzólico Vermelho-Amarelo Profundo de textura arenosa/média nas mais baixas (Mattos *et al*. 1996). De acordo com a classificação de Köppen, o clima local é Cwa

(mesotérmico), com invernos secos. No interior dessa unidade de conservação, foi implantada uma parcela de 320 x 320 m, totalizando 10,24 ha, subdividida em 256 sub-parcelas contíguas de 20 x 20 m (400 m^2). Essa área representa uma das quatro parcelas estabelecidas pelo Projeto Temático *Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes*[5] (FAPESP 99/09635-0) que integra o programa BIOTA/FAPESP. Para este trabalho, que integra este Projeto, foi utilizada metade da parcela permanente, correspondendo a 5,12 ha (Figura 2).

Caracterização silvigênica - O método utilizado para o levantamento dos dados no campo foi o de interceptação de linhas para inventário das árvores do dossel, descrito por Torquebiau (1986). No interior da parcela estudada, foram dispostas linhas paralelas e distantes 10m uma da outra. As árvores com maior altura (dominantes) nos pontos de interceptação das linhas receberam um número identificador e tiveram anotados dados sobre altura total (Ht), altura do fuste (Hf), diâmetro à altura do peito (DAP ≥ 4,8 cm), e as coordenadas de localização e projeção horizontal (coordenadas x e y) utilizando-se as sub-parcelas de 20x20 m como referência. As áreas de clareira que interceptaram as linhas também foram amostradas, medidas e incluídas no mapeamento. O conceito de clareira utilizado nesta pesquisa foi o mesmo adotado por Engel (1993) e Cardoso-Leite (1995), ou seja, o de aberturas verticais do dossel até o piso florestal com no mínimo 2 m de diâmetro.

As árvores inventariadas no período compreendido entre 20/05/2003 e 09/10/2003, foram divididas quanto à sua arquitetura em: árvores do futuro (sem reiteração), árvores do presente (com reiteração) e árvores do passado (com sinais de senescência ou mortas em pé). Segundo o método de Torquebiau (1986), deveríamos criar uma categoria própria de eco-unidade para palmeiras se estas ocorrerem na área em grande número. Como este não foi o caso, adotou-se a

[5] Doravante, será referido apenas como Projeto Parcelas Permanentes.

recomendação do autor de incluir os indivíduos maduros (com sinais de reprodução sexuada) na categoria de árvores do presente, e aqueles com sinais de senescência na categoria de árvores do passado. Posteriormente, as árvores do presente foram subdivididas em categorias conforme sua altura total e a altura do fuste que, conforme indicado na figura 3, leva em consideração o ponto de inversão morfológica (PI=Hf (altura do fuste)/Ht (altura total)), que ocorre quando a árvore diminui seu crescimento em altura (Oldeman, 1978), além da superfície de inversão ecológica do dossel da floresta (ou do trecho florestal considerado) que corresponde à metade da altura máxima dos indivíduos do dossel (altura da floresta) e o ponto de inversão ecológica (metade da altura total da própria árvore) (Torquebiau, 1986). A superfície de inversão ecológica de fato é composta pela união virtual dos pontos de inversão ecológica dos indivíduos arbóreos e separa o primeiro e segundo níveis do dossel. A posição do 'ponto de inversão morfológica' em relação ao 'ponto de inversão ecológica' arbitrado por Torquebiau (1986) indicaria as variações nas condições de luz sob as quais teriam ocorrido as reiterações. O mapeamento das eco-unidades foi feito no programa Microsoft Excel, versão 2002, baseado nas coordenadas das copas das árvores registradas nas linhas de inventário e representa esquematicamente o mosaico silvigênico. A união das copas de árvores de mesma categoria delimita cada uma das eco-unidades, cujas categorias foram definidas da seguinte forma:

a) Eco-unidades em reorganização: ocupadas por clareiras;

b) Eco-unidades em desenvolvimento: ocupadas por árvores do futuro;

c) Eco-unidades em equilíbrio: ocupadas por árvores do presente:

   c.1) Eco-unidades do tipo 1A: ocupadas por árvores do presente 1A.

   c.2) Eco-unidades do tipo 1B: ocupadas por árvores do presente 1B.

   c.3) Eco-unidades do tipo 2A: ocupadas por árvores do presente 2A.

   c.4) Eco-unidades do tipo 2B: ocupadas por árvores do presente 2B.

d) Eco-unidades em degradação: ocupadas por árvores do passado.

O mapa de eco-unidades foi georreferenciado e finalizado por meio do programa TNTmips versão 6.8.

Levantamento florístico - Os dados florísticos utilizados nesta pesquisa foram fornecidos pelo Projeto Parcelas Permanentes. Segundo o método descrito no mesmo, o levantamento incluiu e mapeou todos os indivíduos com DAP (diâmetro à altura do peito = 1,3 m) igual ou superior a 4,8 cm (equivalente ao PAP - perímetro à altura do peito maior ou igual a 15 cm) contidos nas 256 sub parcelas contíguas de 20 x 20 m (400 m^2). As coletas de material-botânico-testemunho foram 'morfotipadas' e identificadas no Laboratório de Sistemática da ESALQ/USP. Foi elaborado um acervo de referência do projeto que serve para recepção das amostras provenientes do campo e como coleção de referência para identificação. As duplicatas foram encaminhadas para especialistas nas famílias botânicas ou permutadas com outros herbários do estado de São Paulo, incluindo UEC, de outros estados brasileiros e do exterior, visando não apenas distribuir as amostras como, sobretudo, obter identificações precisas das espécies. Ao final do projeto, a coleção botânica principal será incorporada ao acervo do Herbário ESA (ESALQ/USP), inclusive os materiais vegetativos de espécies que não tenham sido amostradas em estado fértil durante todo o período do projeto. O Projeto Parcelas Permanentes nos forneceu a lista de espécies e o mapa dos indivíduos identificados (com DAP superior a 4,8 cm) da nossa área de estudo (metade da parcela total). Para efeitos práticos, este mapa será doravante referido como 'censo'.

Classificação sucessional dos indivíduos arbóreos – As espécies inventariadas foram submetidas à classificação ecológica com base em dados disponíveis na literatura e informações das espécies obtidas pelo Projeto Parcelas Permanentes. As categorias consideradas neste trabalho seguem a proposta de Gandolfi (2000):

Pioneiras: são mais dependentes de luz em processos como germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência, do que os indivíduos das demais categorias. Em função dessa dependência, os indivíduos desse estádio sucessional tendem a ocorrer preferencialmente nas clareiras, nas bordas dos fragmentos florestais, sendo pouco freqüentes no subosque. No entanto, eventualmente, esses indivíduos também podem ser observados sob a copa de outras árvores, na borda de uma clareira, numa clareira em preenchimento ou até numa clareira já preenchida.

Secundárias iniciais: apresentam uma dependência intermediária da luz em relação às demais categorias, em processos como germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência. Em função disso, essas espécies podem se desenvolver nas bordas ou no interior das clareiras, nas bordas de uma floresta e também no subosque, onde tendem a ocorrer mais freqüentemente em áreas menos sombreadas (espécies secundárias iniciais do subosque), estando, em geral, ausentes nas áreas de sombra muito densa. Muitas dessas espécies podem apresentar grande longevidade, vindo a compor o dossel sobre antigas clareiras, total ou parcialmente preenchidas.

Secundárias tardias e/ou clímaces: são aquelas que em processos como germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência, são comparativamente menos dependentes de luz do que os indivíduos das demais categorias. Em função disso, essas espécies tenderiam a apresentar maior ocorrência, abundância e permanência no subosque, inclusive em locais de sombra densa. Todavia, essas espécies podem eventualmente sobreviver em clareiras abertas ou em preenchimento. Dentro desse grupo podem se encontrar dois comportamentos bem distintos: espécies que podem permanecer toda a sua vida no subosque (espécies secundárias tardias ou clímaces do subosque) ou espécies que crescem e se desenvolvem no subosque, mas que alcançam e vão compor o dossel florestal ou a condição de emergentes (espécies secundárias tardias ou clímaces). Não existindo ainda uma definição consensual sobre quais são as características de uma comunidade climácica das florestas paulistas, em termos florísticos e

estruturais, preferiu-se agrupar as espécies que tendem a compor os trechos mais maduros existentes nos remanescentes florestais a serem estudados, na categoria de Secundárias Tardias e/ou Clímaces.

Não caracterizadas: Espécies que não puderam ser enquadradas nas categorias anteriores, em geral, pela falta de informações sobre a espécie. Essa categoria representa um resíduo do processo de classificação sucessional.

Análise dos dados - O censo e o mapa do mosaico silvigênico obtido neste estudo foram cotejados e analisados seguindo dois objetivos.

Visando a verificar se há relação entre espécies e categorias de eco-unidades, elaborou-se uma tabela a partir do cruzamento do mapa do mosaico silvigênico com o censo, por meio do programa TNTmips versão 6.8. Essa tabela contém as espécies arbóreas e suas densidades absolutas nas diferentes eco-unidades componentes do mosaico silvigênico. Algumas espécies com freqüência muito baixa na área foram excluídas das análises, pois a baixa freqüência é inadequada para avaliar a distribuição espacial das mesmas dentro do mosaico silvigênico. Assim, optou-se por incluir somente espécies representadas por 10 ou mais indivíduos na área amostral. Nesta tabela, o mapa do mosaico silvigênico (distribuição espacial de eco-unidades) e as espécies arbóreas foram consideradas como variáveis. Para analisar a associação entre essas variáveis, foi aplicado um teste de Qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999) pela seguinte fórmula:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O-E)^2}{E},$$

onde *O* é a freqüência observada para a intersecção da linha i com a coluna j e *E* é a freqüência esperada para esta mesma intersecção. O teste de χ^2 foi aplicado com o objetivo de testar a hipótese de que a freqüência de ocorrência de uma variável (mosaico silvigênico) é dependente da freqüência da segunda variável (espécies arbóreas). Ou seja, verificou-se se a distribuição das

espécies arbóreas ocorre preferencialmente em função do mosaico silvigênico (associado à distribuição espacial de eco-unidades). Quando o teste de χ^2 apresentou resultado significativo, foi realizada uma análise de resíduos da tabela de contingência para analisar o comportamento das categorias de eco-unidades em relação a cada espécie arbórea presente na área de estudo com 10 ou mais indivíduos por meio da fórmula (Pereira 2001):

$$Zres = \frac{O - E}{\sqrt{E}\sqrt{(1 - TC/TG)(1 - TL/TG)}},$$

onde *TC* é a soma dos valores dos cruzamentos entre uma categoria de eco-unidades e todas as espécies arbóreas, *TL* é a soma dos valores dos cruzamentos entre cada espécie e todas as categorias de eco-unidades e *TG* é o total geral da tabela. Tanto para verificar a associação entre as variáveis no teste de χ^2 quanto para as categorias de variáveis na análise de resíduos, adotou-se o nível de significância de 1%. Para este nível de significância, o resíduo ajustado deve ser superior a +2,58 (excesso de ocorrências: associação positiva) ou inferior a -2,58 (falta de ocorrências: associação negativa) para indicar associação entre variáveis.

Visando a analisar a distribuição espacial das categorias sucessionais dentro do mosaico silvigênico, foi feito um novo cruzamento utilizando o programa TNTmips versão 6.8 entre o mapa do mosaico silvigênico e o censo com os indivíduos identificados e classificados sucessionalmente. Além de uma tabela de contingência para um novo teste de χ^2, foram geradas representações gráficas da distribuição espacial das categorias sucessionais. Também foi realizada a análise de resíduos ajustados que permitiu verificar a existência de associação entre as categorias de eco-unidades e as categorias sucessionais.

Como as classificações sucessionais geralmente se baseiam no comportamento das espécies nas clareiras, foi realizada uma análise separada para as eco-unidades em reorganização.

Para essa análise, foram descartadas a menor (4,08 m²) e a maior eco-unidades (487,82 m²) por possuírem dimensões muito discrepantes, objetivando reduzir possíveis distorções nos resultados. Foram utilizadas seis classes de tamanho de eco-unidades em reorganização com uma diferença de 40 m² entre uma e outra. As classes definidas foram: classe 1 = 18,7 a 58,7 m²; classe 2 = 58,7 a 98,7 m²; classe 3 = 98,7 a 138,7 m²; classe 4 = 138,7 a 178,7 m²; classe 5 = 178,7 a 218,7 m²; e classe 6 = 218,7 a 258,7 m². A partir deste ponto, todas as análises utilizadas para o mosaico silvigênico em conjunto com a classificação sucessional foram repetidas.

Resultados e discussão

Caracterização silvigênica - A altura máxima das árvores na área de estudo foi de 26 m mas, para a altura máxima do dossel, foram considerados somente os indivíduos com altura até 20 m pois aqueles com altura superior foram considerados emergentes, principalmente por se encontrarem em número relativamente reduzido. Logo, seguindo Torquebiau (1986), a altura da superfície de inversão ecológica da floresta estudada foi estabelecida em 10 m. As árvores inventariadas apresentaram diâmetros de copa variando de 1,7 m a 43,95 m. No dossel superior da área estudada, correspondente a 5,12 ha, foram amostrados 734 indivíduos (143,35 ind/ha) distribuídos em 474 (64,57%) árvores do presente, 68 (9,26%) árvores do futuro, 192 (26,15%) árvores do passado, além de 53 clareiras (*chablis*). As árvores do presente, como já se esperava com base na interpretação atribuída a essa categoria (Hallé *et al*. 1978), ocorreram em maior número e dominaram arquiteturalmente a floresta. As 474 árvores do presente foram classificadas nas sub-categorias 2A (273 indivíduos), 2B (118 indivíduos), 1A (42 indivíduos) e 1B (41 indivíduos). O predomínio de indivíduos do presente resultou numa clara preponderância de eco-unidades em equilíbrio (76,73%) e em proporções muito menores de eco-unidades em degradação (14,16%), em reorganização (6,17%) e em desenvolvimento (2,94%) (tabela 1), tal como se pode observar no mosaico silvigênico (figura 5). Dentre as eco-unidades em equilíbrio,

destacaram-se aquelas do tipo 2A (60,11%). No esquema da figura 5, este tipo de eco-unidade forma uma matriz na qual as outras eco-unidades estão inseridas, de modo semelhante ao encontrado nas Florestas de Dipterocarpáceas estudadas por Torquebiau (1986). Entretanto, é importante observar que a matriz 2A é de fato formada por várias eco-unidades menores que se juntam e está representada sob a forma de um contínuo dentro do retângulo apenas como resultado da coloração usada. As áreas totais compostas por eco-unidades dos tipos 2B, 1A e 1B correspondem respectivamente a 12,98%, 1,64% e 2% da área amostrada.

Segundo Torquebiau (1986), a área ideal para amostrar adequadamente o mosaico silvigênico de uma floresta tropical seria entre 5 ha e 10 ha, sendo 2,5 ha a área mínima para conter todas as categorias de eco-unidades. Entretanto, os três estudos brasileiros que antecederam o presente amostraram apenas entre 10 e 20% deste mínimo e todos conseguiram gerar um mosaico contendo todas as categorias de eco-unidades. Mas perguntamo-nos quanto do resultado sobre densidade é decorrente do tamanho das áreas amostradas, da localização do sítio estudado dentro do fragmento florestal, e do espaçamento entre linhas do inventário. Usando o mesmo espaçamento de 10m entre linhas, foram encontrados 143,35 ind/ha em 5,12 ha na nossa área de estudo e 106 indivíduos (212 ind/ha) num trecho correspondente a 0,5 ha de uma Mata de Tabuleiros por Engel & Prado (1992). Excetuando-se as diferenças no tamanho da área amostral, essa superioridade no número de indivíduos por hectare pode talvez ser explicada pela diferença estrutural das formações estudadas. Espaçamento de 5 m entre linhas foi adotado nos dois outros estudos em floresta estacional semidecídua: Oliveira (1997) registrou 124 indivíduos em uma área equivalente a 0,25 ha, o que corresponde a 496 ind/ha; e Cardoso-Leite (1995), estudando três áreas denominadas A, B e C com 0,525ha cada, encontrou 221(421 ind./ha), 188 (358 ind./ha) e 188 (358 ind./ha) indivíduos, respectivamente. Comparando seus resultados com os de Engel & Prado (1992) e de Cardoso-Leite (1995), Oliveira (1997) notou que a densidade

visivelmente maior em seu levantamento é devida principalmente ao menor diâmetro das copas das árvores do fragmento que estudou, e sugere ainda que a ocorrência de incêndios recentes e extração seletiva de madeira na área estudada seja a causa deste resultado. Mas como a parcela que estudamos na E.E. de Caetetus e os setores florestais estudados por Cardoso-Leite (1995) se encontram relativamente bem preservados, pode-se sugerir que o espaçamento entre linhas possa ter sido o principal responsável pela diferença nas densidades num mesmo tipo florestal com graus semelhantes de conservação. Entretanto, apesar de termos usado o dobro da distância entre linhas que Cardoso-Leite (1995), notamos que os espaços vazios entre copas são naturais. Isto é, estes vazios não contêm indivíduos que poderiam ter sido inventariados se espaçamento de 5 m tivesse sido usado. Logo, é possível que as diferenças nas densidades encontradas possam ser devidas a variações estruturais existentes dentro da tipologia florestal estudada. De todo modo, o espaçamento de 10 m, usado por Torquebiau (1986) e por Engel & Prado (1992) em florestas ombrófilas densas, mostrou-se igualmente aplicável em nosso fragmento de floresta estacional semidecídua, além de ter se revelado conveniente por evitar sobreposições de copas que poderiam ter dificultado o delineamento de eco-unidades.

A floresta estudada se encontra bem estruturada segundo interpretação sugerida por Lescure (1978), já que as árvores do presente se encontram organizadas em vários conjuntos estruturais, ou seja, em grupos de árvores que se diferenciam quanto às suas alturas e pontos de inversão morfológica. As árvores da categoria 2 que somam 82,48% dos indivíduos do presente são as mais altas da floresta que, possivelmente em resposta ao diferenciado regime de luz nos quais se desenvolveram, possuem diferentes pontos de inversão morfológica, o que as distingue entre as subcategorias 2A e 2B. As árvores 2A (57,59%) devem ter crescido em aberturas estreitas do dossel e por isso reiteraram acima da metade de sua altura total. Já as árvores 2B (24,89%) provavelmente cresceram em ambiente mais aberto e reiteraram antes que seu fuste

superasse a metade do que viria a ser a sua altura atual. A predominância de árvores 2A nos remete ao raciocínio de Torquebiau (1986) que relaciona a ocorrência de eco-unidades em equilíbrio 2A a solos férteis e bem drenados, e observa que tais eco-unidades representam a clássica "fase madura" da floresta, ou seja, composta por árvores altas de longos fustes, várias camadas intermediárias no dossel e nível inferior sombreado com poucas plântulas. Logo, o mosaico silvigênico encontrado indica que o trecho estudado se encontra em fase madura. Nossa área de estudo também corresponde à descrição de uma floresta madura descrita por Hartshorn (1980) como aquela que possui dossel com muitos estratos, grande riqueza de espécies arbóreas, e que impressiona pela altura e porte, abundância de epífitas e lianas lenhosas.

As árvores das categorias 1A e 1B (17,52% dos indivíduos), ao contrário das 2A e 2B, correspondem às árvores do presente mais baixas da floresta (altura abaixo da superfície de inversão ecológica). Estas se diferenciam pelo ponto de inversão morfológica, ou seja, indivíduos 1A ou 1B reiteraram acima ou abaixo da metade de suas respectivas alturas totais.

No histograma de distribuição das alturas das árvores do presente e do futuro (figura 4), percebe-se que os indivíduos do futuro se concentram abaixo da superfície de inversão ecológica da floresta (10 m), assim como foi observado por Torquebiau (1986), Engel & Prado (1992) e Cardoso-Leite (1995). Mas também se nota uma grande proporção de indivíduos do presente distribuídos nas classes mais baixas de altura. Estes devem corresponder às categorias 1A e 1B que muito possivelmente se desenvolveram mediante exposição a distúrbios recentes no dossel superior. Lescure (1978) enfatiza que uma árvore do futuro nem sempre é cronologicamente mais jovem que aquelas do presente, mas é aquela que ainda mantém o potencial de crescimento do fuste. Acrescenta ainda que, se árvores do futuro vierem a sofrer danos severos, certamente não realizarão seu potencial para chegarem a árvores presente. Assim, passariam direto para a

categoria de árvores do passado e comporiam eco-unidades em degradação, sem nunca terem pertencido a uma eco-unidade em equilíbrio.

Quando se comparam os resultados encontrados nessa pesquisa com aqueles obtidos em outras florestas, há nítidas diferenças em relação às eco-unidades da categoria 1. Por ordem crescente de porcentagem (soma dos percentuais das eco-unidades 1A e 1B), temos 3,1% na Floresta de Dipterocarpáceas (Torquebiau, 1986), 3,64% na nossa área de estudo, média de 10,8% obtida entre as três áreas estudadas por Cardoso Leite (1995), 17,2% na Mata de Tabuleiros (Engel & Prado, 1992) e, por último, 29,98% na área de estudo de Oliveira (1997) (tabela 2). Destacam-se a semelhança de resultados entre a floresta estacional semidecídua que estudamos e a floresta ombrófila densa estudada por Torquebiau (1986), assim como o valor relativamente alto na área estudada por Oliveira (1997). Considerando-se os relatos desta autora de incêndios recentes em sua área; as proporções decrescentes de eco-unidades 1A e 1B nas áreas A, B e C estudadas por Cardoso Leite (1995) que, segundo a autora, possuem graus também decrescentes de perturbação (tabela 3); e os relatos de distúrbios nas áreas de floresta ombrófila densa causados por extração seletiva de madeira (Engel & Prado, 1992; Torquebiau, 1986), sugere-se que não é o tipo florestal que influencia a proporção de eco-unidades 1A e 1B e que, possivelmente, são a extensão e talvez o tipo de perturbação que exercem maior influência na ocorrência destas eco-unidades.

Há comparações de florestas estacionais semidecíduas que têm evidenciado alta diversidade florística e estrutural entre remanescentes paulistas com valores de similaridade muito baixos mesmo entre áreas espacialmente próximas (Pagano *et al.* 1995; Salis *et al.* 1995; Rodrigues 1999). Mas, recentemente, Oliveira (2006) estudou formações florestais no estado de São Paulo com ampla amostragem e constatou a existência de uma considerável homogeneidade florística e estrutural entre as florestas estacionais semidecíduas. Apesar da diferença notável na

densidade entre as três áreas com este tipo de floresta que foram estudadas quanto ao mosaico silvigênico, o resultado das análises feitas por Oliveira (2006) ajuda a apoiar nossa hipótese de que diferenças entre mosaicos silvigênicos em diferentes áreas em floresta estacional semidecídua são devidas à extensão e/ou ao tipo de perturbação. Assim, sugerimos que, embora variáveis como altura total da floresta e da superfície de inversão ecológica possam diferir entre diferentes tipologias florestais, a proporção e a distribuição espacial de categorias de eco-unidades podem ser úteis para diferenciar florestas quanto aos estados de perturbação.

As eco-unidades em reorganização, formadas pelas clareiras ou *chablis* e que indicam as partes da floresta em renovação, cobriram em nossa área de estudo superfície total semelhante àquelas encontradas por Cardoso Leite (1995) e por Torquebiau (1986), pouco superior a registrada por Engel & Prado (1992) e inferior à encontrada por Oliveira (1997). No mosaico de nossa área (figura 5), observa-se que as eco-unidades em reorganização se concentram na porção norte e centro-nordeste da parcela estudada, sugerindo que é nestas porções que ocorrem maiores taxas de renovação. A equipe do Projeto Parcelas Permanente responsável pela amostragem sistemática de solos na nossa área de estudo notou que ventos fortes teriam provocado queda de árvores (Rodrigues 2005). A equipe encontrou ainda evidências que sugerem a existência de manchas de camada arenosa do solo que podem atingir muitas vezes até 1,0m de profundidade na parcela, o que poderia dar menor capacidade de sustentação às árvores durante temporais (ver Botrel *et al.*, Cap. 2[6]). Essas situações explicariam o registro de clareiras no levantamento que, em sua maioria, foram originadas pela queda de árvores inteiras com raízes expostas. O percentual de área coberto pelas eco-unidades em degradação, cerca de 2 a 10 vezes maior que os percentuais encontrados em outros trabalhos (tabelas 2 e 3), indica o papel importante desempenhado pelas manchas de solo arenoso no mosaico silvigênico da área de estudo.

[6] Capítulo 2 desta tese.

De acordo com Engel (1993), a análise do mosaico silvigênico permite verificar se eco-unidades em degradação são repostas pelas eco-unidades em desenvolvimento. Comparando as proporções relativas destas duas categorias de eco-unidades entre a nossa área de estudo e outras em floresta estacional semidecídua ou Ombrófila Densa (tabela 2), nota-se uma grande disparidade. De longe, a maior proporção de eco-unidades em degradação (14,16%) e a menor proporção relativa de eco-unidades em desenvolvimento (2,94%) foram registradas na E. E. de Caetetus. Ou seja, a floresta que estudamos possui relativamente poucas árvores do futuro e muitas árvores do passado em comparação com outras áreas, mostrando taxas baixas de renovação e um perfil 'mais velho'. Esse resultado sugere que a área de estudo não sofreu grandes distúrbios recentes e que a permanência em pé de árvores do passado (ao contrário daquelas que caem em solos mais arenosos e formam eco-unidades em reorganização) podem ter levado à maior percentagem de eco-unidades em degradação em relação aos outros trabalhos (tabelas 2 e 3).

Durrieu de Madron (1993, *apud* Pélissier 1997), estudando florestas na Guiana, mostrou que quase 50% das árvores com DAP>10 cm não caem formando *chablis*, mas morrem em pé e se decompõem sem criar uma grande abertura no dossel. Considerando situações deste tipo, Pélissier (1997) observa que podem existir diferentes tipos de silvigênese em função da dinâmica global de uma área florestal. Assim, a silvigênese poderia ocorrer a partir da regeneração em *chablis*, seguindo o esquema geral do ciclo silvigênico proposto por Hallé *et al.* (1978), com início em clareiras, ou através da morte em pé de indivíduos do dossel superior que, mediante pequenas aberturas, proporciona o crescimento de indivíduos pré-existentes abaixo do dossel. Na E. E. de Caetetus, os dois tipos de silvigênese parecem estar ocorrendo.

Mosaico silvigênico × fatores bióticos (florísticos e ecológicos) - Devido ao método utilizado para mapear o mosaico silvigênico, somente indivíduos do dossel superior nos pontos amostrais da área de estudo foram utilizados para delimitar as eco-unidades (tabela 4). Entretanto, as análises neste tópico compreendem todas as espécies do censo disponibilizado pelo Projeto Parcelas Permanentes, isto é, com DAP ≥ 4,8 cm, o que inclui árvores ocorrentes abaixo do dossel. Na tabela 5 encontram-se as espécies arbóreas que ocorreram com 10 indivíduos ou mais no trecho estudado da parcela permanente, bem como sua classificação em categorias sucessionais e a distribuição dos seus indivíduos nas diferentes categorias de eco-unidades do mosaico silvigênico.

Dentre as 47 espécies da tabela 5, seis foram classificadas como Pioneira (P; 274 ind.), 22 como Secundária Inicial (Si; 3871 ind.), 13 como Secundária Tardia (St; 2040 ind.) e 6 não foram classificadas (NC; 131 ind). Além disso, indivíduos mortos não identificados também foram registrados (181 ind.). Todas as espécies apresentaram mais de 60% dos indivíduos nas eco-unidades em equilíbrio, exceto *Casearia sylvestris* (52,63%) e *Paraptadenia rígida* (45%). A espécie mais abundante na área, *Metrodorea nigra* (2523 ind.), foi classificada como secundária inicial (Si), enquanto *Trichilia claussenii* (480 ind.) foi a espécie mais abundante dentre as secundárias tardias. A pioneira (P) mais abundante foi *Croton floribundus* (201 ind.). Nenhuma espécie apresentou exclusividade a algum tipo de eco-unidade, indicando que uma mesma espécie está representada na área por indivíduos em diferentes estados arquiteturais (reiterados ou não) que correspondem a diferentes categorias de eco-unidades. Isto poderia sugerir que, tal como pretendido pelo método de análise silvigênica, as categorias de eco-unidades seriam independentes da composição florística. Mas o resultado do teste de χ^2 para verificar a existência de associação entre as espécies ocorrentes na área de estudo e as categorias de eco-unidades foi

significativo no nível de 1% (274,20), indicando que as variáveis não são independentes. No entanto, foram poucas as espécies que se mostraram associadas às categorias de eco-unidades de acordo com a análise de resíduos ajustados (tabela 5), conforme analisamos a seguir.

Antes, porém, é importante ressaltar que a maioria das espécies representadas pelos maiores números de indivíduos na área, como *Metrodorea nigra* (2523 ind.), por exemplo, não contribuíram para a significância do teste de χ^2. Ou seja, estas espécies não apresentaram associação com as categorias de eco-unidades, sugerindo que elas se distribuíram aleatoriamente em relação às eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico.

Dentre as espécies que mostraram associação com as categorias de eco-unidades, a pioneira *Croton floribundus* apresentou associação positiva com eco-unidades em reorganização e negativa com as eco-unidades em equilíbrio. Esse resultado preenche as expectativas do método e corrobora os resultados de vários autores (Cersósimo 1993, Denslow *et al,* 1990; entre outros) que citam a clara associação de espécies pioneiras com as clareiras. Mas *Casearia sylvestris* (19 ind.), embora também classificada como pioneira, não se associou a eco-unidades em reorganização e sim a eco-unidades em degradação. Isso pode ser explicado pela arquitetura das árvores que compõem esse último tipo de eco-unidade, que podem possuir copa debilitada, muitas vezes com galhos quebrados, que podem permitir aumento na entrada de luz no dossel inferior e favorecer a ocorrência de espécies pioneiras.

Albuquerque (1999) observa que o consenso entre autores sobre a classificação de espécies como pioneiras não ocorre quando se trata de espécies de estádios sucessionais mais tardios. De fato, *Casearia gossypiosperma, Cedrela fissilis*, *Savia dyctiocarpa* e *Trichilia claussenii*, classificadas neste trabalho (segundo Gandolfi, 2000) como secundárias tardias, não apresentaram o comportamento esperado para este grupo ecológico. *S. dyctiocarpa* e *T.*

claussenii se associaram positivamente com eco-unidades em reorganização (clareiras), assim como *C. fissilis*, e negativamente com eco-unidades em equilíbrio, enquanto *C. gossypiosperma* se associou positivamente com eco-unidades em degradação e também negativamente com as eco-unidades em equilíbrio. Esses resultados são contrários ao esperado pois, como as eco-unidades em equilíbrio devem possuir dossel mais fechado devido à presença de árvores com copas mais amplas e íntegras, estas deveriam abrigar preferencialmente as espécies de estádios sucessionais mais adiantados. As associações de *S. dictyocarpa, C. fissilis* e *T. claussenii* com eco-unidades em reorganização ou de *C. gossypiosperma* com eco-unidades em degradação também não fazem muito sentido, posto que maior entrada de luz é esperada em eco-unidades em reorganização (clareiras) ou em degradação, cujas árvores – quando não estão mortas - possuem copas danificadas que permitem maior entrada de luz no dossel inferior. Em ambos os tipos de eco-unidades, as condições de luminosidade devem favorecer espécies pioneiras e secundárias iniciais, e não as secundárias tardias. Já *Esenbeckia leiocarpa*, também secundária tardia, associou-se positivamente com eco-unidades em desenvolvimento e em equilíbrio e negativamente com eco-unidades em reorganização, mostrando comportamento coerente com sua classificação ecológica, assim como com as observações de Furtado (2005), o qual verificou, numa floresta estacional semidecídua em Campinas (SP), que a distribuição espacial desta espécie não é relacionada à abertura do dossel. As eco-unidades em desenvolvimento e em equilíbrio podem apresentar níveis diferentes de sombreamento devido às diferenças arquiteturas entre suas árvores componentes. Ou seja, a entrada de luz no dossel inferior de eco-unidades em desenvolvimento, compostas por árvores não reiteradas, é relativamente maior que naquelas em equilíbrio. Então, a associação positiva com estes dois tipos de eco-unidade corroboram a observação de que *E. leiocarpa* é uma espécie com amplo espectro de tolerância à sombra.

Syagrus oleracea se associou positivamente com eco-unidades em reorganização, confirmando parte da definição das secundárias iniciais usada nesta pesquisa (Gandolfi 2000), isto é, de que elas podem também se desenvolver nas bordas ou no meio das clareiras. Mas a secundária inicial *Parapiptadenia rigida* não se associou positivamente a eco-unidades em reorganização e sim negativamente às eco-unidades em equilíbrio, que possuem dossel mais fechado, o que é também coerente com a definição de secundária inicial (espécies que tendem a ocorrer em áreas menos sombreadas) por Gandolfi (2000). Desta forma, a associação positiva da secundária inicial *Chrysophyllum gonocarpum* com eco-unidades em desenvolvimento também é aceitável.

Actinostemon concolor, não classificada sucessionalmente mas considerada "típica de subosque" (Ricardo Ribeiro Rodrigues, com. pes.), apresentou associação positiva com eco-unidades em reorganização (clareiras). Essa associação sugere que esta espécie pode ser uma pioneira ou secundária inicial. Porém, como não houve coerência em todo o teste de associação é difícil enquadrar esta espécie em uma categoria sucessional com base somente no mosaico silvigênico.

O cruzamento entre o mosaico silvigênico (categorias de eco-unidades) e as categorias sucessionais também resultou significativo no nível de 1% (38,04) para o teste de qui quadrado (χ^2). Mas quando se procede à análise de resíduos ajustados (tabela 7), percebe-se que também ocorreram poucas associações.

Como já se esperava, a categoria Pioneira apresentou associação positiva com as eco-unidades em reorganização. No entanto, a categoria Secundária Inicial apresentou associação negativa com esta categoria de eco-unidade, apesar de *Syagrus oleracea*, espécie classificada nesta categoria sucessional, ter mostrado associação positiva com essa categoria de eco-unidade.

Já a categoria Secundária Tardia se associou negativamente com eco-unidades em equilíbrio 1B, que são aquelas formadas por árvores mais baixas que a metade da altura da floresta e que reiteram abaixo dos respectivos pontos de inversão ecológica. Essa associação pode ser explicada pela interpretação que Torquebiau (1986) faz de eco-unidades 1B, isto é, de que elas correspondem à manchas formadas por árvores expostas recentemente por distúrbios ocorridos no dossel superior, e a reiteração destas árvores abaixo do ponto de inversão ecológica, ou seja, abaixo da metade de sua altura total indicaria que ocuparam o dossel a partir da ocorrência de uma maior disponibilidade de luz.

Sobre clareiras, Arriaga (1988) observa que o regime de queda de árvores determina variações microambientais cujas magnitudes variam em função do tamanho da clareira gerada, enquanto que, para Denslow (1980), a estrutura da clareira é a responsável pelo arranjo espacial das espécies presentes. Já Torquebiau (1986) observa que eco-unidades em reorganização, criadas geralmente quando é aberto um *chablis* (clareira formada pela queda de árvores ou parte delas), são o ponto inicial de um ou mais novos ciclos silvigênicos com características determinadas pelo tamanho ou grau de destruição no *chablis*, pelas condições do chão da floresta e por todos os outros fatores locais que podem influenciar a silvigênese. Assim, grandes clareiras exibiriam um processo completo de sucessão secundária começando com uma eco-unidade de vegetação pioneira, enquanto pequenas aberturas no dossel dariam início a eco-unidades com árvores de fustes mais longos, antes suprimidas.

Assim, para verificar se a ocupação de eco-unidades em reorganização podem estar relacionadas ao tamanho da área ocupada por estas eco-unidades ou ainda com a distribuição espacial dos indivíduos dentro de cada mancha, foi feita uma análise de resíduos para as eco-unidades em reorganização distribuídas por classes de tamanho de suas áreas (tabela 8). Mas esta resultou em poucas associações, sendo estas na maioria difíceis de explicar, conforme segue.

Começando pelas pioneiras, que ocorreram na área com apenas 274 indivíduos (tabela 5), esperava-se que esta categoria ocorresse preferencialmente nas classes de tamanho maiores (clareiras mais amplas), mas ela se associou fortemente à classe de tamanho 2 (58,7-98,7 m²), apresentando o mais alto valor de resíduo ajustado. A maior classe analisada (218,7-258,7 m²) também apresentou associação positiva com as pioneiras, porém com um valor de resíduo ajustado mais que três vezes menor que o observado para a classe de tamanho 2. Analisando a distribuição espacial dos indivíduos classificados como pioneiros (figura 6), pode-se perceber que as espécies ocorreram preferencialmente nas eco-unidades adjacentes às clareiras e muito pouco dentro delas. Essas eco-unidades adjacentes às clareiras podem representar clareiras relativamente antigas (com idade suficiente para que as pioneiras atingissem DAP ≥ 4,8 cm) que, pela arquitetura das árvores do dossel, foram categorizadas em nosso inventário como eco-unidade em equilíbrio. Se este for o caso, tal como parece, há um sério problema de correspondência entre as categorias sucessionais adotadas e a etapa da silvigênese presumida nas categorias de eco-unidades. Entretanto, pode-se considerar que a grande proliferação de lianas observada na área de estudo, indicando a ocorrência de distúrbios no dossel, tenha condicionado uma maior ocorrência de pioneiras no dossel inferior. Outra explicação para a presença de pioneiras nas áreas adjacentes às clareiras pode ser a ocorrência de espécies decíduas no dossel superior destas eco-unidades em equilíbrio, conforme já constatado por Gandolfi (2000). Outros autores também já registraram maior penetração de radiação solar durante o inverno e o início da primavera em algumas formações florestais, provavelmente devido ao comportamento semidecíduo da vegetação arbórea (Hernandes *et al.*, 2004; Cestaro, 1988). De fato, do total de indivíduos utilizados para o mapeamento do mosaico silvigênico, ou seja, aqueles que se encontram no dossel superior (tabela 4), 58,03% pertencem a espécies classificadas como

decíduas (Destefani 2006). Quando se considera somente as eco-unidades em equilíbrio, essa percentagem é de 56,30% (tabela 4). Devemos considerar ainda a definição de clareiras aqui utilizada (aberturas verticais do dossel até o piso florestal com no mínimo 2 m de diâmetro), que pode ter sido a responsável pelo reduzido número de indivíduos em seu interior. Mesmo assim, é difícil explicar a quase ausência de pioneiras dentro de eco-unidades em reorganização.

A figura 7 mostra a distribuição das classes de altura das pioneiras nas diferentes eco-unidades do mosaico silvigênico. Pode-se observar que, nas três classes de altura dos indivíduos, as pioneiras ocorreram predominantemente nas eco-unidades em equilíbrio 2A, que são aquelas delineadas pelos indivíduos mais altos, com altura do fuste acima da superfície de inversão ecológica da floresta, e com as copas mais amplas do dossel superior. Mas foram os indivíduos pioneiros das menores classes de altura, 1 (2,3-7,5 m) e 2 (8-14 m) que apresentaram maior proporção nas eco-unidades em equilíbrio 2A. Isso sugere que, em algum momento, a disponibilidade de luz aumentou nestas eco-unidades 2A, propiciando o desenvolvimento dos indivíduos pioneiros sob árvores do presente. Novamente, é a deciduidade sazonal do dossel superior que pode ser sugerida como responsável pelo padrão encontrado, pois 60,44% das árvores constituintes das eco-unidades em equilíbrio do tipo 2A pertencem a espécies classificadas como decíduas.

Segundo Solè & Manrubia (1995), a dinâmica de clareiras em uma floresta tropical pode estar relacionada a um fenômeno comum na natureza conhecido como "criticalidade auto-organizada". Para aqueles autores, sistemas criticamente auto-organizados, ou no estado crítico, seriam aqueles onde todos os elementos constituintes do sistema podem influenciar uns aos outros, direta ou indiretamente. Desta forma, algumas perturbações, independentes de sua escala, podem influenciar o sistema como um todo (Bak & Chen, 1991). Em concordância com esta

hipótese, Pélissier (1997), analisando a distribuição espacial de indivíduos arbóreos no mosaico silvigênico numa floresta ombrófila densa na Índia, concluiu que cada indivíduo dentro da floresta é dependente de seus vizinhos mais velhos, que tanto podem cair formando *chablis*, quanto morrer em pé e proporcionar o crescimento de indivíduos pré-existentes. A essas constatações, podemos somar a já citada característica perda sazonal de folhas de árvores de dossel da floresta estudada que pode também influenciar a dinâmica florestal, estimulando o desenvolvimento de indivíduos sob o dossel superior por meio do aumento na disponibilidade de luz. O efeito da deciduidade foliar sazonal pode ser semelhante à morte de indivíduos em pé, embora a deciduidade sazonal de proporção elevada de indivíduos de eco-unidades 2A possa causar efeito mais expressivo na distribuição de categorias sucessionais iniciais, gerando padrões mais complexos do que em florestas perenifólias.

Os resultados da análise de resíduos ajustados (tabela 8) mostraram que a categoria Secundária Inicial se associou positivamente com a classe 1 (de tamanho de área) de eco-unidade em reorganização (clareiras com 18,7-58,7 m²). Mas a não associação desta categoria com nenhuma outra classe de tamanho de clareira, assim como a alta densidade e freqüência de indivíduos desta categoria, ilustrada na figura 8, sugerem que espécies Si ocorreram de modo quase aleatório pela área de estudo. Este resultado mostra que a deciduidade foliar sazonal representa uma força importante na seleção de espécies com as características de Si neste tipo de floresta, e aponta para um sério problema sobre o significado das características desta categoria sucessional no processo de regeneração da floresta, em particular do tipo estudado.

Quanto à categoria Secundária Tardia, que mostrou a inesperada associação com eco-unidades em reorganização e ocorreu em menor número de indivíduos (St=2040 ind.) que os secundários iniciais (Si=3871 ind.) na área de estudo, associaram-se negativamente às classes 2 (58,7-98,7 m²) e 6 (218,7-258,7 m²) das eco-unidades em reorganização (tabela 8). Este último

dado confirmaria a definição das espécies dessa categoria, isto é, com preferência pelos ambientes mais sombreados da área de estudo. Mas observou-se também que a categoria St se associou positivamente à classe 3 (98,7-138,7 m²). Este é mais um resultado que não faz sentido, levando-nos a considerar que a classificação das espécies em categorias sucessionais, principalmente as mais tardias, pode conter erros por falta de dados auto-ecológicos ou, ainda, que é preciso rever os critérios para a classificação de grupos funcionais em processos sucessionais em florestas não perenifólias. Além disso, apesar de algumas associações coerentes entre espécies pioneiras e secundárias iniciais com sítios mais iluminados, as diversas associações sem sentido das secundárias tardias com eco-unidades presumidamente iniciais sugere que o mosaico silvigênico é relativamente pouco eficaz no seu propósito de descrever as fases do ciclo de renovação da floresta.

Com os resultados obtidos, concluímos que o mosaico silvigênico gerado pelo método de Torquebiau (1986) permite, tal como o fez nos outros trabalhos aqui citados que o aplicaram, evidenciar o estado geral da floresta estudada. No caso da E. E. de Caetetus, evidenciou que o trecho florestal estudado encontra-se em fase madura de regeneração e sem a ocorrência de grandes distúrbios recentes. Da comparação dos resultados dessa pesquisa com os obtidos em outros estudos que usaram o mesmo método, também notamos fortes evidências de que a proporção relativa de áreas cobertas pelas diferentes categorias de eco-unidades num mosaico silvigênico pode revelar o nível de perturbação da área estudada, independente da tipologia florestal, semidecídua ou perenifólia.

Algumas associações entre categorias de eco-unidades com espécies componentes comprometem uma premissa importante do método proposto por Torquebiau (1986), isto é, de caracterizar etapas da silvigênese com base apenas na arquitetura arbórea. Houve coerência na distribuição de algumas poucas espécies pioneiras em eco-unidades em reorganização, mas

algumas associações contrárias ao esperado de espécies categorizadas como secundárias iniciais ou tardias evidenciaram problemas no estabelecimento de correspondência entre as fases do ciclo silvigênico presumidas pelo método, e as etapas da sucessão secundária, também presumidas através da classificação ecológica das espécies baseada em respostas diferenciadas das plantas à luz. Além de problemas com o método, estas incoerências podem estar relacionadas a falhas na classificação de espécies em estágios mais avançados de sucessão. Uma hipótese importante para explicar a aparente incongruência na distribuição de categorias sucessionais entre as categorias de eco-unidades é a deciduidade foliar sazonal. Este fenômeno proporciona alteração nos regimes de luz em florestas estacionais semidecíduas, gerando padrões espaciais mais complexos que em florestas ombrófilas densas. Neste caso, os critérios usados para a classificação ecológica de espécies em grupos funcionais merece ser revista. Re-coleta de dados a intervalos periódicos de tempo são importantes para aprofundar as análises das relações entre eco-unidade, espécies e categorias sucessionais.

Referências bibliográficas

ALBUQUERQUE, G. B. 1999. Floresta Nacional de Ipanema: Caracterização da Vegetação em Dois Trechos Distintos do Morro de Araçoiaba, Iperó (SP). Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

ARRIAGA, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. Biotropica 20: 178-184.

BAK, P. & CHEN, K. 1991. Self-organized criticality. Scientific American January:26-33.

BRANDANI, A., HARTSHORN, G. S. & ORIANS, G. H., 1988, Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rica tropical wet forest. Journal of Tropical. Ecology 68: 99-119.

BROKAW, N. & BUSING. R. T. 2000.Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. Tree 15: 183-188.

BROKAW, N.V. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests In: PICKETT, S.T.A., White, P.S. (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. New York Academic Press, p. 53-65.

CARDOSO-LEITE, E. 1995. Ecologia de um fragmento florestal em São Roque, SP: florística, fitossociologia e silvigênese. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

CAVASSAN, O., CESAR, O. & MARTINS, F. R. 1984, Fitossociologia da vegetação arbórea da Reserva Florestal de Baurú, estado de São Paulo. Revista brasileira de botânica, v. 7, n. (2), p. 91-107.

CERSÓSIMO, L. F. 1993. Variações espaciais e temporais no estabelecimento de plântulas em floresta secundária em São Paulo, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. São Paulo.

CESTARO, L. A. 1988. Estudo microclimático do interior de uma mata de araucária na Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, RS. Revista Árvore 12: 41-57.

COSTA, M. & MANTOVANI, W., 1992, Composição e estrutura de clareiras em mata mesófila na Bacia de São Paulo. In: Instituto Florestal (ed.), II Congresso Nacional sobre Essências Nativas, São Paulo, SP, Revista do Instituto Florestal 1: 178-173.

DENSLOW, J. S. 1980. Gaps partioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12: 47-55.

DENSLOW, J.S.; SCHULTZ, J.C.; VITOUSEK, P.M. & Strain, B.R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. Ecology 71: 165-179.

DESTEFANI, A.C.C. 2006. Espécies arbustivo-arbóreas em diferentes micro-sítios de luz numa Floresta Estacional Semidecidual no município de Gália – SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

ENGEL, V. L. & PRADO, P. I. K. L. 1992. Aspectos da silvigênese de uma Mata Pluvial Atlântica em Linhares, ES. *In* Anais do II congresso nacional sobre essências nativas. Revista do Instituto Florestal 4: 163-168.

ENGEL, V. L. 1993. Silvigênese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicais. Série técnica florestal, Botucatu 1: 1-21.

FURTADO, A. G. 2005. Estrutura de uma população de Esenbeckia leiocarpa Engl. (Rutaceae) numa floresta estacional semidecídua no Sudeste do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A A & TOMLINSON, P. B. 1978. Tropical Trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlim.

HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical rainforest dynamics. Biotropica 12: 23-30.

HERNANDES, J. L.; PEDRO JUNIOR, M. J. & BARDIN, L. 2004. Variação estacional da radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. Revista Árvore 28: 167-172,

HUBBEL, 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.

LESCURE, J .P. 1978. An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. Vegetatio 37: 53-60.

MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perenifolias. In: Investigaciones sobre la regeneração de selvas altas en Veracruz, Mexico (A. Gomes-Pompa & S. Del Amo, eds.). Alhambra Mexicana, México, p.191-239.

MATTOS, C.; MIRANDA, J. R.; ZONTA, M. & COUTINHO, A. C. 1996. Cartografia do uso atual das terras nas Áreas de Proteção Ambiental de Sousas e Joaquim Egídio, Campinas-SP, Brasil. *In*: Anais do Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto. INPE/SELPER, Salvador, Bahia.

MYERS, N. 1997. Florestas Tropicais e Suas Espécies, Sumindo, sumindo...? In: Biodiversidade (E.O Wilson, eds.)**.** Nova Fronteira, Rio de Janeiro, RJ, p.36-45.

NASCIMENTO, H. E. M, DIAS, A. DA S., TABANEZ, A. A. J. & VIANA, V. M. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. Revista Brasileira de Biologia 59: 329-342.

NEGRELLE, R. R. B., 1995, Sprounting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. Biotropica 27: 448-454.

NICOLINI-GABRIEL, E.M. & PAGANO, S.N. 1993. Estrutura fitossociológica do estrato arbóreo de floresta mesófila semidecídua no município de Jahu, SP. Arquivos de Biologia e Tecnologia 36:165-184.

OLDEMAN, R. A. A. 1978 Architeture an energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In* Tropical trees as living systems (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds). University Press Cambridge, p. 535-560.

OLIVEIRA, R.E. 1997. Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba-SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

OLIVEIRA, R. J. 2006. Variação da composição florística e da diversidade alfa das florestas atlânticas no Estado de São Paulo. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

ORIANS, G.H. 1982. The influence of tree-fall in tropical forests in tree species richness. Tropical Ecology 23: 255-279,.

PAGANO, S.N; LEITÃO-FILHO, H. F. & CAVASSAN, O. 1995. Variação temporal da composição florística e da estrutura fitossociológica de uma floresta estacional semidecidual – Rio Claro - Estado de São Paulo. Revista Brasileira de Biologia, 55: 241-258.

PÉLISSIER, R. 1997. Spatial heterogeneity and dynamics in a dense wet forest in the Western Ghats of India. Publications du département d'écologie (in French), 37, 148 pp. (http://pelissier.free.fr/Abstract.html: acesso em dezembro de 2006).

PEREIRA, J. C. R. 2001. Análise de dados qualitativos. Edusp, São Paulo.

PROGRAMA DE GEOREFERENCIAMENTO TNTmips.versão 6.8 for Windows

PROGRAMA MICROSOFT EXCEL versão 2002 for Windows.

RODRIGUES, R.R. Colonização e enriquecimento de um fragmento florestal urbano após a ocorrência de fogo, Fazenda Santa Eliza, Campinas, SP: avaliação temporal da regeneração natural (66 meses) e do crescimento (51 meses) de 30 espécies florestais plantadas em consórcios sucessionais. 1999. Tese (Livre Docente). Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

RODRIGUES, R.R. 2005. Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes. Piracicaba: LERF, ESALQ, USP, set. 2005. 3° Relatório Científico do processo FAPESP 1999/09635-0. Disponível em: <http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas/relatorio3.pdf>. Acesso em: dezembro 2006.

ROZZA, A.F. 1997. Florística, fitossociologia e caracterização sucessional em uma floresta estacional semidecidual: Mata da Virgínia, Matão, SP. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

SALIS, S. M.; SHEPHERD, G.J & JOLY, C.A. 1995. Floristic comparision of mesophytic semideciduous forests of the interior of state of São Paulo, Southeast Brazil. Vegetatio, 119: 155-164.

SANTOS, K. & KINOSHITA, L.S. 2003. Flora arbustivo-arbórea de fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, município de Campinas - SP. Acta Botanica Brasilica 17:325-486.

SCHNITZER, S. A. & CARSON, W. P. 2001. Treefall gaps and maintenance of species diversity in a tropical forest. Ecology 82: 913-919.

SCHUPP, E. W., HOWE, H. F., AUSPURGER, C. K. & LEVEY, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. Ecology 70: 562-564.

SILVA L. A. & SOARES, J. J. 2003. Composição florística de um fragmento de Floresta Estacional Semidecídua no município de São Carlos-SP. Revista Árvore 27: 647-656.

SILVA-FILHO, S.R. & ENGEL, V.L. 1993. Estrutura de um fragmento de mata mesófila semidecídua secundária tardia e implicações para o manejo. *In* Anais do 1º Congresso Florestal Panamericano e 7º Congresso Florestal Brasileiro, SBS, Curitiba, p.343-352.

SOLÈ, R.V. & MARRUBIA, S.C. 1995. Are rainforests self organized in a critical state? Journal of Theoretical Biology 173:31-40.

STRANGUETTI, V. 1996. Levantamento florístico das espécies vasculares de uma floresta estacional no norte do Estado de São Paulo, Estação Ecológica de Paulo de Faria. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no Sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 20:57-66.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. Revista Brasileira de Biologia 59: 251-261.

TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipteriocarp rainforest in Indonesia and their implications for pratical forestry. Journal of Tropical Ecology 2: 301-325.

WHITMORE, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. *In* Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, New York, p.639-655.

YAMAMOTO, L. F., KINOSHITA, L. S. & MARTINS, F. R. 2005. Florística dos componentes arbóreo e arbustivo de um trecho da Floresta Estacional Semidecídua Montana, município de Pedreira, estado de São Paulo Revista Brasileira de Botânica 28: 191-202.

ZAR, J.H. 1999. Bioestatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall.

Tabela 1 - Estrutura das eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico da Estação Ecológica de Caetetus.

Eco-unidade	Área mín (m^2)	Área máx (m^2)	Área média (m^2)	Área total (m^2)	Área total (%)
Equilíbrio 1A	6,49	87,14	32,39	842,18	1,64
Equilíbrio 1B	0,02	65,80	26,90	1022,02	2,00
Equilíbrio 2A	*	*	*	30778,08	60,11
Equilíbrio 2B	0,02	477,50	57,79	6645,98	12,98
Reorganização	0,02	487,82	65,79	3158,08	6,17
Desenvolvimento	3,85	96,18	32,00	1504,07	2,94
Degradação	0,02	380,48	61,96	7249,60	14,16

* Essas medidas não foram calculadas pois as eco-unidades em equilíbrio 2A corresponderam a uma matriz na qual foram inseridas as eco-unidades restantes.

Tabela 2 - Distribuição de área (%) das eco-unidades constituintes de mosaicos silvigênicos construídos através do método de inventário proposto por Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais.

Eco-unidade	FES[1]	FES[2]	FES[3]	Mata de Tabuleiros[4]	Floresta Úmida Dipt.[5]
Equilíbrio 1A (%)	1,64	7,9	20,32	5,5	2,8
Equilíbrio 1B (%)	2,00	2,9	6,66	11,7	0,3
Equilíbrio 2A (%)	60,11	57,0	27,42	42,4	66,8
Equilíbrio 2B (%)	12,98	16,0	18,8	23,4	11,4
Reorganização (%)	6,17	5,3	10,9	3,2	4,8
Desenvolvimento (%)	2,94	6,36	10,8	9,4	12,4
Degradação (%)	14,16	3,46	5,1	4,3	1,4

1 Floresta Estacional Semidecidual (este estudo); 2 Floresta Estacional Semidecidual (Cardoso-Leite, 1995) a autora apresenta a média dos valores para três áreas de estudo; 3 Floresta Estacional Semidecidual (Oliveira, 1997); 4 Floresta Ombrófila Densa (Engel & Prado, 1992); e 5 Média de três áreas em Floresta úmida de Dipterocarpaceaes (Torquebiau 1986).

Tabela 3 - Distribuição de área (%) das eco-unidades constituintes de mosaicos silvigênicos em Florestas Estacionais Semidecíduas do Estado de São Paulo

Eco-unidade	FES[1]	FES[2]	FES[3]	FES[4]	FES[5]
Equilíbrio 1A	1,64	13,8	7,7	2,2	20,32
Equilíbrio 1B	2,00	2,8	4,4	1,5	6,66
Equilíbrio 2A	60,11	46,8	48,6	75,7	27,42
Equilíbrio 2B	12,98	9,3	22,2	16,5	18,8
Reorganização	6,17	6,4	8,3	1,2	10,9
Desenvolvimento	2,94	14,5	3,9	0,7	10,8
Degradação	14,16	5,7	2,5	2,2	5,1

1 Este estudo; 2 Área A de Cardoso-Leite (1995); 3 Área B de Cardoso-Leite (1995); 4 Área C de Cardoso-Leite (1995); e 5 Oliveira (1997).

Tabela 4 - Espécies componentes do mosaico silvigênico com suas respectivas classificações quanto à perda sazonal de folhas (Decídua – DEC, Perenifólia – PER, Deciduidade desconhecida – DD).

ESPÉCIE	DESENV	EQUIL	DEGRAD	DECIDUIDADE	Total
Acacia polyphylla DC.	1	6	2	DEC	9
Actinostemon concolor (Spreng.) Müll. Arg.	1	2	-	DEC	3
Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan	-	2	-	DEC	2
Annona cacans Warm.	-	3	-	DEC	3
Astronium graveolens Jacq.	2	21	4	DEC	27
Bauhinia longifolia D. Dietr.	-	-	1	DEC	1
Cabralea canjerana (Vell) Mart.	-	-	2	DEC	2
Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze	1	4	-	DEC	5
Casearia gossypiosperma Briq.	2	1	-	DEC	3
Cedrela fissilis Vell.	-	1	4	DEC	5
Centrolobium tomentosum Guill. ex Benth.	2	22	23	DEC	47
Chorisia speciosa A. St.-Hil.	-	6	2	DEC	8
Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	-	8	12	DEC	20
Colubrina glandulosa Perkins	-	2	-	DEC	2
Cordia trichotoma (Vell.) Arrab. ex Steud.	-	1	-	DEC	1
Croton floribundus Spreng	4	37	11	DEC	52
Diatenopteryx sorbifolia Radlk.	-	4	2	DEC	6
Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong	-	2	1	DEC	3
Esenbeckia leiocarpa Engl.	10	28	5	DEC	43
Heliocarpus americanus L.	-	1	-	DEC	1
Holocalyx balansae Mich.	1	3	1	DEC	5
Jacaratia spinosa (Aubl.)A.DC.	1	-	-	DEC	1
Lonchocarpus cultratus (Vell.) A.M.G. Azevedo & H.C. Lima	-	4	-	DEC	4
Machaerium aculeatum Raddi.	-	-	1	DEC	1
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	-	1	1	DEC	2
Machaerium stipitatum (DC.) Vogel	-	5	5	DEC	10
Ocotea indecora (Schott) Mez.	2	42	16	DEC	60
Ocotea velutina (Nees) Rohwer	-	-	1	DEC	1
Parapiptadenia rigida (Benth.) Brenan.	-	5	1	DEC	6
Patagonula americana L.	1	-	-	DEC	1
Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.	-	1	1	DEC	2
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F. Macbr.	4	10	6	DEC	20
Rhamnidium elaeocarpus Reissek.	-	2	3	DEC	5
Savia dyctiocarpa Muell. Arg.	1	16	-	DEC	17
Schizolobium parahyba (Vell.) S.F. Blake	-	1	-	DEC	1
Trichilia pallida Swartz	-	2	-	DEC	2
Urera baccifera (L.) Gaudich. ex Wedd.	-	-	2	DEC	2
Trichilia claussenii C.DC.	6	23	9	DEC	38
Vitex montevidensis Cham.	-	-	1	DEC	1
Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.	-	1	1	DEC	2
Zanthoxylum rhoifolium Lam.	-	1	-	DEC	1
Zeyheria tuberculosa (Vell.) Bur.	-	-	3	DEC	3

Continua...

Tabela 4 Continuação

ESPÉCIE	DESENV	EQUIL	DEGRAD	DECIDUIDADE	Total
Alchornea triplinervia (Spreng.) Müll. Arg.	-	1	-	PER	1
Aspidosperma polyneuron Müll.Arg.	2	35	13	PER	50
Casearia sylvestris Sw.	-	1	1	PER	2
Cordia ecalyculata Vell.	-	-	2	PER	2
Cordia superba Cham.	-	2	-	PER	2
Eugenia blastantha (O. Berg) D. Legr	1	-	-	PER	1
Gallesia integrifolia (Spreng.) Harms	-	4	1	PER	5
Inga striata Benth.	-	6	-	PER	6
Metrodorea nigra A. St.-Hil.	15	111	31	PER	157
Nectandra megapotamica (Spreng.) Mez	-	1	-	PER	1
Pachystroma longifolium (Ness) I.M. Johnst	-	1	-	PER	1
Rapanea umbellata (Mart.) Mez	-	1	-	PER	1
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	1	1	-	PER	2
Trichilia catigua A.Juss.	2	13	1	PER	16
Aspidosperma ramiflorum Muell. Arg.	-	-	1	DD	1
Balfourodendron riedelianum (Engl.) Engl.	6	12	2	DD	20
Campomanesia xanthocarpa O. Berg.	-	1	2	DD	3
Ficus gameleira Standl.	-	1	1	DD	2
Ficus sp	-	-	1	DD	1
Mollinedia widgrenii A. DC.	-	-	1	DD	1
Myrciaria ciliolata (Cambess.) O. Berg	-	-	1	DD	1
Ocotea silvestris Vatt.	-	2	-	DD	2
Pilocarpus pauciflorus A.St. Hil.	-	1	-	DD	1
Seguieria floribunda Benth.	-	-	1	DD	1
Solanum argenteum Dun.	1	-	-	DD	1
Trichilia americana (Sess, & Moc.) T.D. Penn.	-	-	1	DD	1
Zanthoxylum caribaeum Lam.	-	1	1	DD	2
Zanthoxylum sp1	-	1	-	DD	1
Indeterminadas	2	11	7	DD	20

Tabela 5 – Espécies (%) ocorrentes na E. E. de Caetetus (com 10 ou mais indivíduos) nas eco-unidades que compõem o mosaico silvigênico e seus grupos ecológicos (GE) (P-Pioneira, Si-Secundária inicial, St-Secundária tardia, NC-Não classificada).

Especie	GE	Eco-unidades				Nº ind
		Degr	Desenv	Equil	Reor	
Acacia polyphylla DC.	Si	7,14	0,00	85,71	7,14	28
Actinostemon concepciones (Chod. & Hassl.) Pax & Hoffm.	St	0,00	9,09	90,91	0,00	11
Actinostemon concolor (Spreng.) Müll.Arg.	NC	8,00	0,00	68,00	24,00	25
Aspidosperma polyneuron Müll.Arg.	St	13,65	2,54	73,65	10,16	315
Astronium graveolens Jacq.	Si	14,29	0,00	78,57	7,14	112
Balfourodendron riedelianum (Engl.) Engl.	Si	10,67	1,78	80,44	7,11	225
Calliandra foliolosa Benth.	NC	18,18	0,00	63,64	18,18	11
Campomanesia xanthocarpa O. Berg.	St	9,09	7,27	72,73	10,91	55
Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze.	St	5,00	0,00	95,00	0,00	20
Casearia gossypiosperma Briq.	St	25,86	0,00	60,34	13,79	58
Casearia sylvestris Sw.	P	36,84	0,00	52,63	10,53	19
Cedrela fissilis Vell.	St	9,38	0,00	65,63	25,00	32
Centrolobium tomentosum Guill. ex Benth.	Si	15,38	5,13	72,65	6,84	234
Chorisia speciosa A. St.-Hil.	Si	4,35	0,00	95,65	0,00	23
Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	Si	15,24	7,62	73,33	3,81	105
Cordia ecalyculata Vell.	Si	16,00	2,00	78,00	4,00	50
Croton floribundus Spreng	P	13,43	2,49	66,17	17,91	201
Cupania vernalis Cambess.	Si	15,38	0,00	84,62	0,00	13
Diatenopteryx sorbifolia Radlk.	Si	6,06	3,03	84,85	6,06	33
Esenbeckia leiocarpa Engl.	St	7,29	7,29	83,33	2,08	192
Eugenia moraviana O.Berg	NC	18,60	0,00	76,74	4,65	43
Gallesia integrifolia (Spreng.) Harms	Si	26,67	0,00	73,33	0,00	15
Holocalyx balansae Micheli	St	14,29	4,76	77,78	3,17	63
Inga striata Benth.	NC	21,43	0,00	64,29	14,29	14
Jacaranda micrantha Cham.	Si	0,00	0,00	100,00	0,00	10
Jacaratia spinosa (Aubl.) A. DC.	P	8,33	0,00	91,67	0,00	12
Lonchocarpus cultratus (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	Si	11,76	5,88	70,59	11,76	17
*Machaerium nyctitans (*Vell.) Benth.	P	18,18	0,00	63,64	18,18	11
Machaerium stipitatum [DC.] Vogel	Si	17,54	0,00	71,93	10,53	57
Metrodorea nigra A .St.-Hil.	Si	13,12	2,62	76,34	7,93	2523
Mollinedia widgrenii A. DC.	NC	11,76	0,00	88,24	0,00	17

Continua...

Tabela 5 - continuação

Espécie	GE	Eco-unidades				Nº de ind
		Degrad	Desenv	Equil	Reorg	
Ocotea indecora (Schott) Mez.	St	12,04	2,80	76,19	8,96	357
Parapiptadenia rígida (Benth.) Brenan	Si	30,00	5,00	45,00	20,00	20
Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.	Si	0,00	0,00	80,00	20,00	10
Picramnia warmingiana Engl.	Si	0,00	0,00	83,33	16,67	12
Pilocarpus pauciflorus A.St.-Hil.	NC	4,76	4,76	90,48	0,00	21
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F. Macbr.	Si	14,81	0,00	81,48	3,70	54
Rhamnidium elaeocarpus Reissek.	Si	16,00	4,00	72,00	8,00	25
Savia dyctiocarpa Muell. Arg.	St	16,22	0,00	60,36	23,42	111
Seguieria floribunda Benth.	Si	10,53	0,00	78,95	10,53	19
Syagrus oleracea (Mart.) Becc.	Si	13,27	4,08	66,33	16,33	98
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	12,23	5,32	77,13	5,32	188
Trichilia catigua A.Juss.	St	12,96	1,66	78,07	7,31	301
Trichilia claussenii C.DC.	St	13,54	3,13	69,58	13,75	480
Trichilia pallida Swartz	St	15,56	2,22	73,33	8,89	45
Urera baccifera (L.) Gaudich. ex Wedd.	P	11,11	0,00	88,89	0,00	18
Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.	P	30,77	0,00	69,23	0,00	13
Morta	NC	11,60	3,87	75,69	8,84	181

Tabela 6 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × espécies com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE			
		Degrad	**Desenv**	**Equil**	**Reorg**
	FO	2,00	0,00	24,00	2,00
Acacia polyphylla DC.	**FE**	3,70	0,78	21,04	2,49
	RA	-0,95	-0,90	1,30	-0,33
	FO	0,00	1,00	10,00	0,00
Actinostemon concepciones (Chod. & Hassl.) Pax & Hoffm.	**FE**	1,45	0,30	8,26	0,98
	RA	-1,29	1,28	1,21	-1,04
	FO	2,00	0,00	17,00	6,00
Actinostemon concolor (Spreng.) Müll.Arg.	**FE**	3,30	0,69	18,78	2,22
	RA	-0,77	-0,85	-0,83	**2,66**
	FO	43,00	8,00	232,00	32,00
Aspidosperma polyneuron Müll.Arg.	**FE**	41,60	8,73	236,64	28,03
	RA	0,24	-0,26	-0,62	0,81
	FO	16,00	0,00	88,00	8,00
Astronium graveolens Jacq.	**FE**	14,79	3,11	84,14	9,96
	RA	0,34	-1,80	0,85	-0,66
.	**FO**	24,00	4,00	181,00	16,00
Balfourodendron riedelianum (Engl.)Engl	**FE**	29,71	6,24	169,03	20,02
	RA	-1,14	-0,93	1,88	-0,96
	FO	2,00	0,00	7,00	2,00
Calliandra foliolosa Benth.	**FE**	1,45	0,30	8,26	0,98
	RA	0,49	-0,56	-0,88	1,08
	FO	5,00	4,00	40,00	6,00
Campomanesia xanthocarpa O. Berg.	**FE**	7,26	1,52	41,32	4,89
	RA	-0,91	2,04	-0,41	0,53
	FO	1,00	0,00	19,00	0,00
Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze.	**FE**	2,64	0,55	15,03	1,78
	RA	-1,09	-0,76	2,06	-1,40
	FO	15,00	0,00	35,00	8,00
Casearia gossypiosperma Briq.	**FE**	7,66	1,61	43,57	5,16
	RA	**2,86**	-1,29	**-2,62**	1,32
	FO	7,00	0,00	10,00	2,00
Casearia sylvestris Sw.	**FE**	2,51	0,53	14,27	1,69
	RA	**3,05**	-0,74	-2,27	0,25
	FO	3,00	0,00	21,00	8,00
Cedrela fissilis Vell.	**FE**	4,23	0,89	24,04	2,85
	RA	-0,64	-0,96	-1,25	**3,21**
	FO	36,00	12,00	170,00	16,00
Centrolobium tomentosum Guill. ex Benth.	**FE**	30,90	6,49	175,79	20,82
	RA	1,00	2,24	-0,89	-1,13

Continua...

Tabela 6 - Continuação

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE			
		Degrad	**Desenv**	**Equil**	**Reorg**
	FO	1,00	0,00	22,00	0,00
Chorisia speciosa A. St.-Hil.	**FE**	3,04	0,64	17,28	2,05
	RA	-1,26	-0,81	2,28	-1,50
	FO	16,00	8,00	77,00	4,00
Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	**FE**	13,87	2,91	78,88	9,34
	RA	0,62	**3,05**	-0,43	-1,85
	FO	8,00	1,00	39,00	2,00
Cordia ecalyculata Vell.	**FE**	6,60	1,39	37,56	4,45
	RA	0,59	-0,33	0,47	-1,22
	FO	27,00	5,00	133,00	36,00
Croton floribundus Spreng	**FE**	26,54	5,57	151,00	17,88
	RA	0,10	-0,25	**-2,98**	**4,56**
	FO	2,00	0,00	11,00	0,00
Cupania vernalis Cambess.	**FE**	1,72	0,36	9,77	1,16
	RA	0,23	-0,61	0,79	-1,13
	FO	2,00	1,00	28,00	2,00
Diatenopteryx sorbifolia Radlk.	**FE**	4,36	0,91	24,79	2,94
	RA	-1,22	0,09	1,30	-0,57
	FO	14,00	14,00	160,00	4,00
Esenbeckia leiocarpa Engl.	**FE**	25,35	5,32	144,24	17,08
	RA	-2,46	**3,87**	**2,67**	**-3,37**
	FO	8,00	0,00	33,00	2,00
Eugenia moraviana O.Berg	**FE**	5,68	1,19	32,30	3,83
	RA	1,05	-1,11	0,25	-0,98
	FO	4,00	0,00	11,00	0,00
Gallesia integrifolia (Spreng.) Harms	**FE**	1,98	0,42	11,27	1,33
	RA	1,54	-0,65	-0,16	-1,21
	FO	9,00	3,00	49,00	2,00
Holocalyx balansae Micheli	**FE**	8,32	1,75	47,33	5,61
	RA	0,25	0,97	0,49	-1,60
	FO	3,00	0,00	9,00	2,00
Inga striata Benth.	**FE**	1,85	0,39	10,52	1,25
	RA	0,91	-0,63	-0,94	0,71
	FO	0,00	0,00	10,00	0,00
Jacaranda micrantha Cham.	**FE**	1,32	0,28	7,51	0,89
	RA	-1,23	-0,53	1,82	-0,99
	FO	1,00	0,00	11,00	0,00
Jacaratia spinosa (Aubl.) A. DC.	**FE**	1,58	0,33	9,02	1,07
	RA	-0,50	-0,59	1,33	-1,08

continua...

Tabela 6 - Continuação

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE			
		Degrad	**Desenv**	**Equil**	**Reorg**
Lonchocarpus cultratus (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	**FO**	2,00	1,00	12,00	2,00
	FE	2,24	0,47	12,77	1,51
	RA	-0,18	0,78	-0,43	0,42
*Machaerium nyctitans (*Vell.) Benth.	**FO**	2,00	0,00	7,00	2,00
	FE	1,45	0,30	8,26	0,98
	RA	0,49	-0,56	-0,88	1,08
Machaerium stipitatum [DC.] Vogel	**FO**	10,00	0,00	41,00	6,00
	FE	7,53	1,58	42,82	5,07
	RA	0,97	-1,28	-0,56	0,43
Metrodorea nigra A .St.-Hil.	**FO**	331,00	66,00	1926,00	200,00
	FE	333,16	69,95	1895,41	224,48
	RA	-0,16	-0,62	1,81	-2,20
Mollinedia widgrenii A. DC.	**FO**	2,00	0,00	15,00	0,00
	FE	2,24	0,47	12,77	1,51
	RA	-0,18	-0,70	1,25	-1,29
Ocotea indecora (Schott) Mez.	**FO**	43,00	10,00	272,00	32,00
	FE	47,14	9,90	268,20	31,76
	RA	-0,67	0,03	0,48	0,05
Parapiptadenia rigida (Benth.) Brenan	**FO**	6,00	1,00	9,00	4,00
	FE	2,64	0,55	15,03	1,78
	RA	2,22	0,61	**-3,12**	1,75
Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.	**FO**	0,00	0,00	8,00	2,00
	FE	1,32	0,28	7,51	0,89
	RA	-1,23	-0,53	0,36	1,23
Picramnia warmingiana Engl.	**FO**	0,00	0,00	10,00	2,00
	FE	1,58	0,33	9,02	1,07
	RA	-1,35	-0,59	0,66	0,95
Pilocarpus pauciflorus A.St.-Hil.	**FO**	1,00	1,00	19,00	0,00
	FE	2,77	0,58	15,78	1,87
	RA	-1,14	0,56	1,63	-1,43
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F. Macbr.	**FO**	8,00	0,00	44,00	2,00
	FE	7,13	1,50	40,57	4,80
	RA	0,35	-1,25	1,09	-1,35
Rhamnidium elaeocarpus Reissek.	**FO**	4,00	1,00	18,00	2,00
	FE	3,30	0,69	18,78	2,22
	RA	0,41	0,37	-0,36	-0,16
Savia dyctiocarpa Muell. Arg.	**FO**	18,00	0,00	67,00	26,00
	FE	14,66	3,08	83,39	9,88
	RA	0,95	-1,79	**-3,63**	**5,42**

Continua...

Tabela 6 - Continuação

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE			
		Degrad	**Desenv**	**Equil**	**Reorg**
	FO	2,00	0,00	15,00	2,00
Seguieria floribunda Benth.	**FE**	2,51	0,53	14,27	1,69
	RA	-0,35	-0,74	0,39	0,25
	FO	13,00	4,00	65,00	16,00
Syagrus oleracea (Mart.) Becc.	**FE**	12,94	2,72	73,62	8,72
	RA	0,02	0,80	-2,03	**2,60**
	FO	23,00	10,00	145,00	10,00
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	**FE**	24,83	5,21	141,24	16,73
	RA	-0,40	2,16	0,64	-1,75
	FO	39,00	5,00	235,00	22,00
Trichilia catigua A.Juss.	**FE**	39,75	8,35	226,13	26,78
	RA	-0,13	-1,20	1,21	-0,99
	FO	65,00	15,00	334,00	66,00
Trichilia claussenii C.DC.	**FE**	63,38	13,31	360,60	42,71
	RA	0,23	0,49	**-2,92**	**3,88**
	FO	7,00	1,00	33,00	4,00
Trichilia pallida Swartz	**FE**	5,94	1,25	33,81	4,00
	RA	0,47	-0,23	-0,28	0,00
	FO	2,00	0,00	16,00	0,00
Urera baccifera (L.) Gaudich. ex Wedd.	**FE**	2,38	0,50	13,52	1,60
	RA	-0,26	-0,72	1,35	-1,33
	FO	4,00	0,00	9,00	0,00
Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.	**FE**	1,72	0,36	9,77	1,16
	RA	1,87	-0,61	-0,49	-1,13

Tabela 7 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × categorias sucessionais com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

Eco-unidades		Classificação sucessional		
		P	**Si**	**St**
1A	**FO**	6,00	82,00	32,00
	FE	5,29	75,53	39,19
	RA	0,32	1,24	-1,41
1B	**FO**	6,00	80,00	22,00
	FE	4,76	67,97	35,27
	RA	0,59	2,42	**-2,75**
2A	**FO**	162,00	2449,00	1273,00
	FE	171,12	2444,52	1268,36
	RA	-1,13	0,24	0,25
2B	**FO**	22,00	518,00	256,00
	FE	35,07	500,99	259,94
	RA	-2,41	1,33	-0,32
Degradação	**FO**	43,00	513,00	259,00
	FE	35,91	512,95	266,15
	RA	1,30	0,00	-0,57
Desenvolvimento	**FO**	5,00	109,00	61,00
	FE	7,71	110,14	57,15
	RA	-1,01	-0,18	0,63
Reorganização	**FO**	40,00	306,00	202,00
	FE	24,14	344,90	178,95
	RA	**3,45**	**-3,60**	2,19

Tabela 8 - Cruzamento das eco-unidades em reorganização (*chablis*) em suas diferentes classes de tamanho × categorias sucessionais com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

Classe de tamanho		**Classificação sucessional**		
		P	**Si**	**St**
1	**FO**	6,00	88,00	40,00
	FE	10,10	73,38	50,52
	RA	-1,57	**3,17**	-2,40
2	**FO**	24,00	30,00	16,00
	FE	5,28	38,33	26,39
	RA	**9,13**	-2,01	**-2,90**
3	**FO**	0,00	52,00	60,00
	FE	8,44	61,33	42,22
	RA	0,00	-1,82	**3,72**
4	**FO**	0,00	76,00	62,00
	FE	10,40	75,57	52,02
	RA	0,00	0,31	1,82
5	**FO**	2,00	12,00	8,00
	FE	1,66	12,05	8,29
	RA	0,28	0,06	-0,21
6	**FO**	6,00	18,00	4,00
	FE	2,11	15,33	10,56
	RA	**2,86**	1,13	**-2,71**

1=18,7 a 58,7m² 3=98,7 a 138,7 m² 5=178,7 a 218,7m²
2= 58,7 a 98,7m²; 4=138,7 a 178,7m² 6=218,7 a 258,7m².

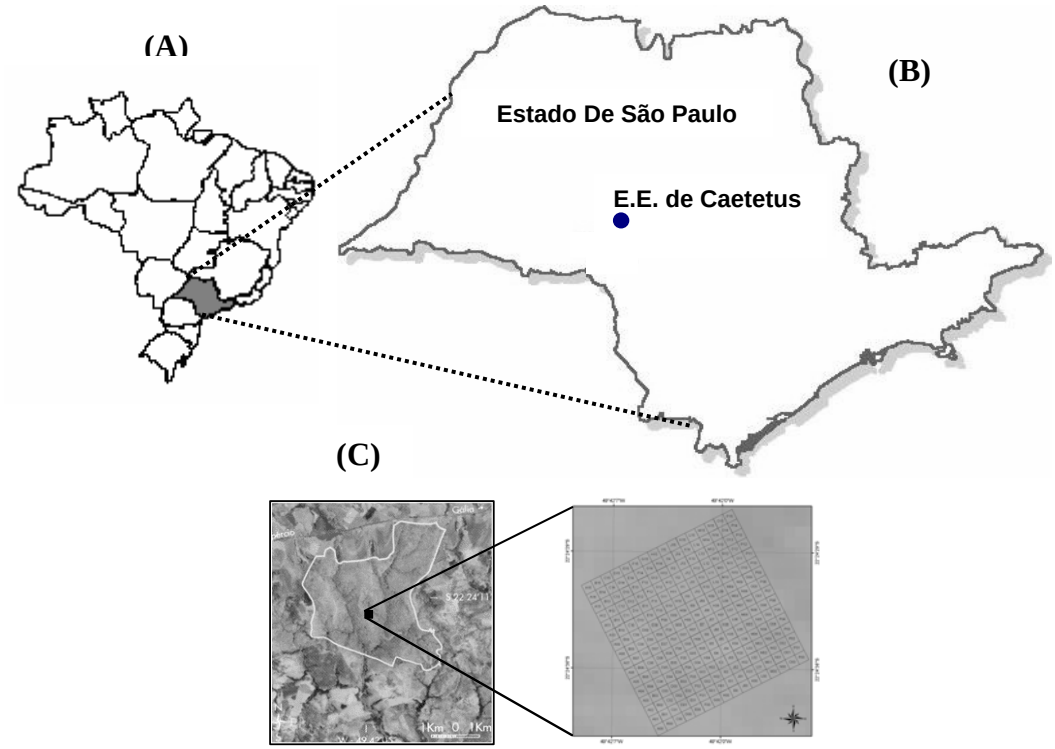


Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Caetetus no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Caetetus.

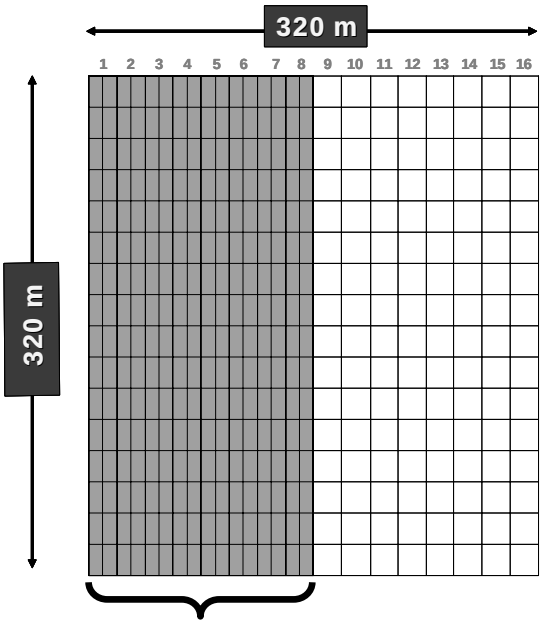


Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Caetetus.

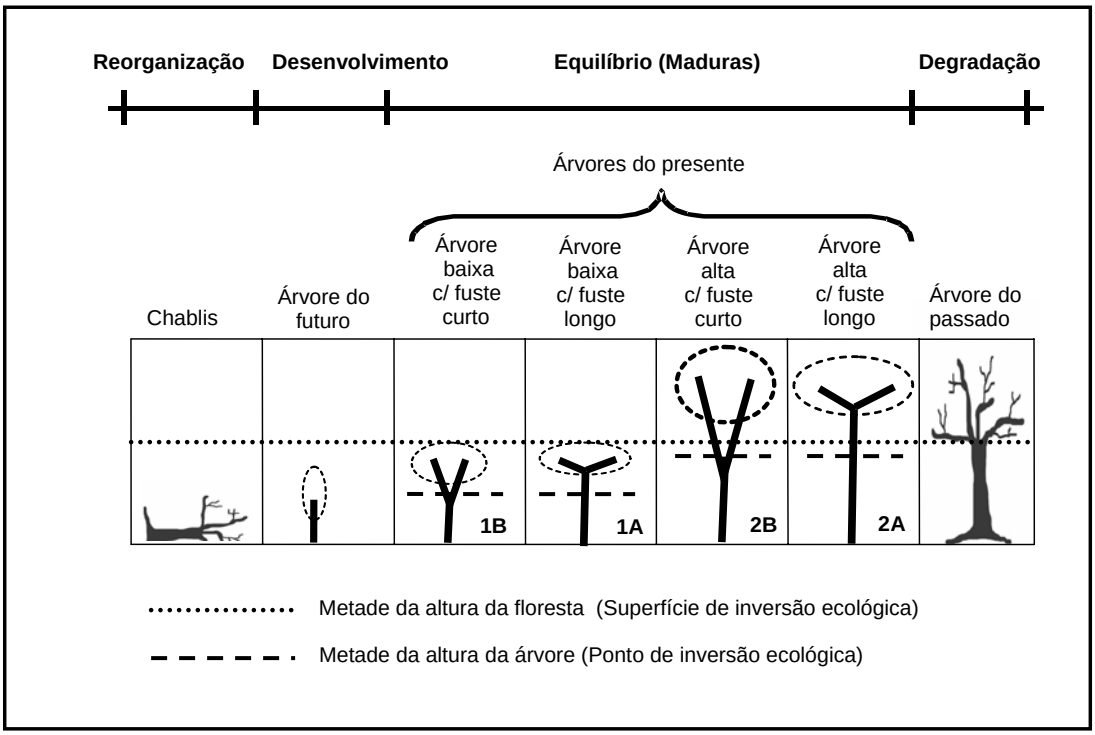


Figura 3 - Esquema de identificação para eco-unidades em equilíbrio. 1 e 2 = primeiro e segundo níveis do dossel, A e B = níveis de inversão morfológica alto e baixo (Engel, 1993, baseado em Torquebiau, 1986).

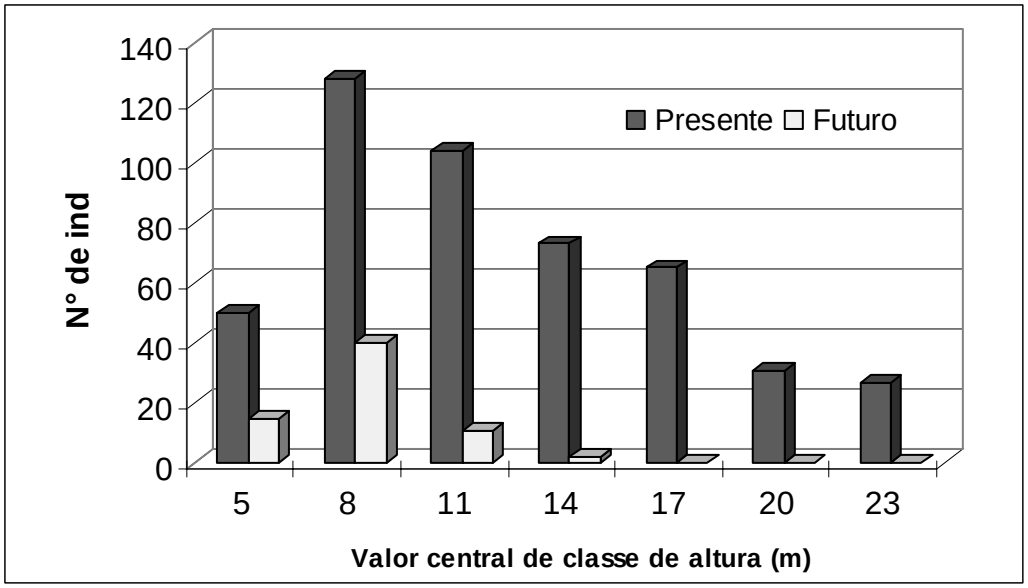


Figura 4 – Distribuição das alturas (freqüências absolutas) das árvores das categorias Presente e Futuro na Estação Ecológica de Caetetus

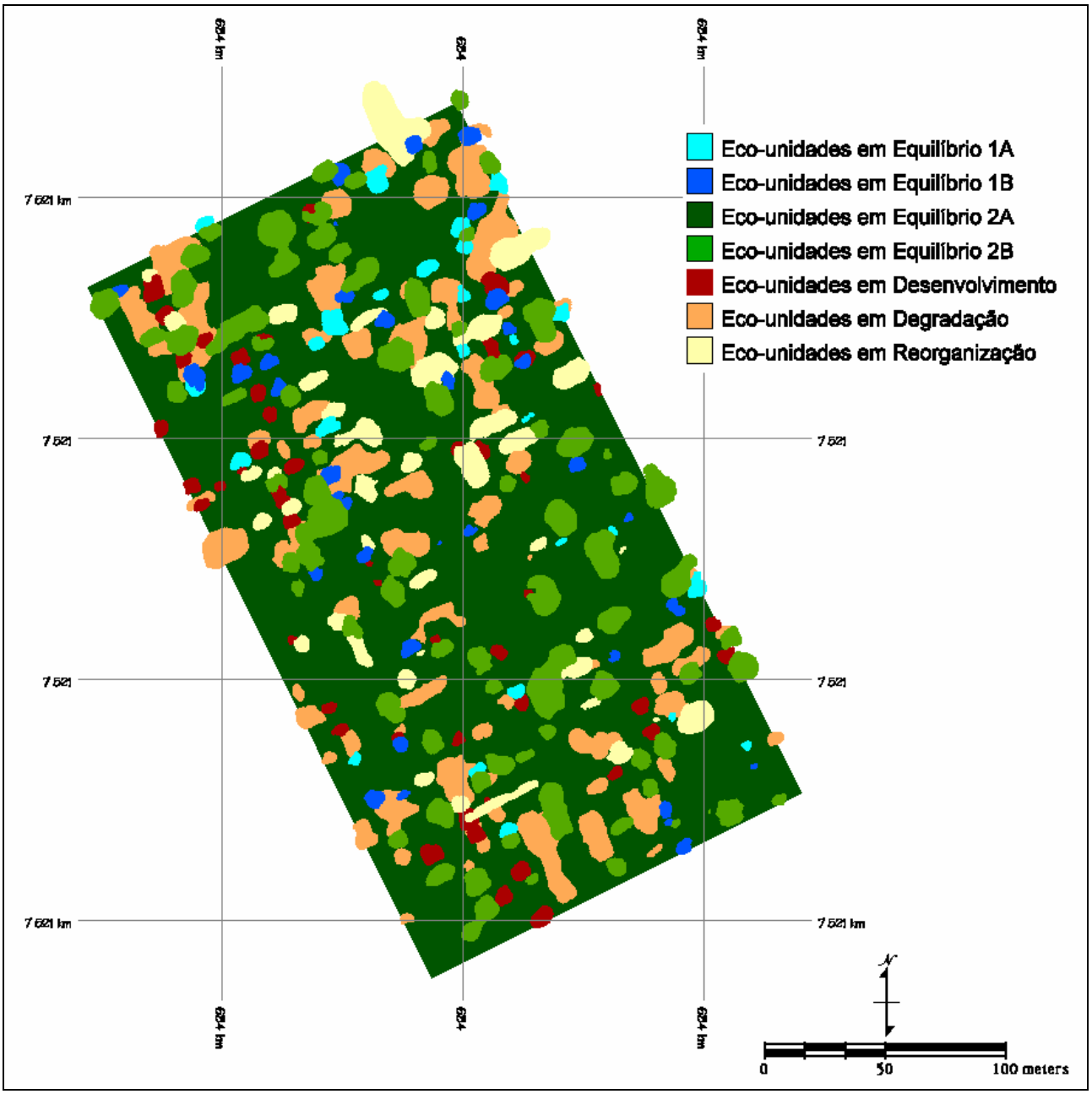


Figura 5 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico na Estação Ecológica de Caetetus.

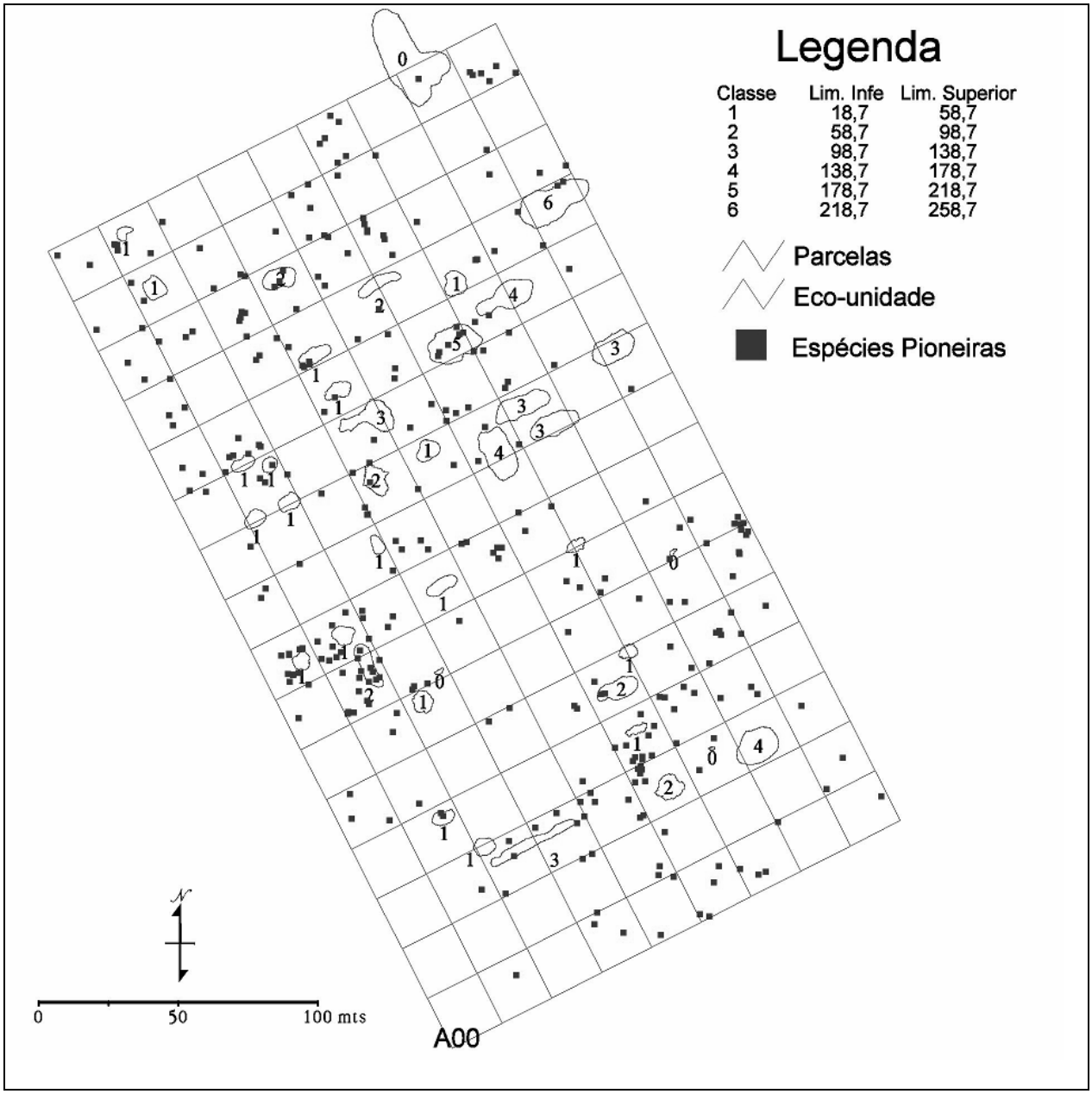


Figura 6 – Distribuição espacial dos indivíduos pioneiros em relação às eco-unidades em reorganização separadas em classes de tamanho das suas áreas ocupadas.

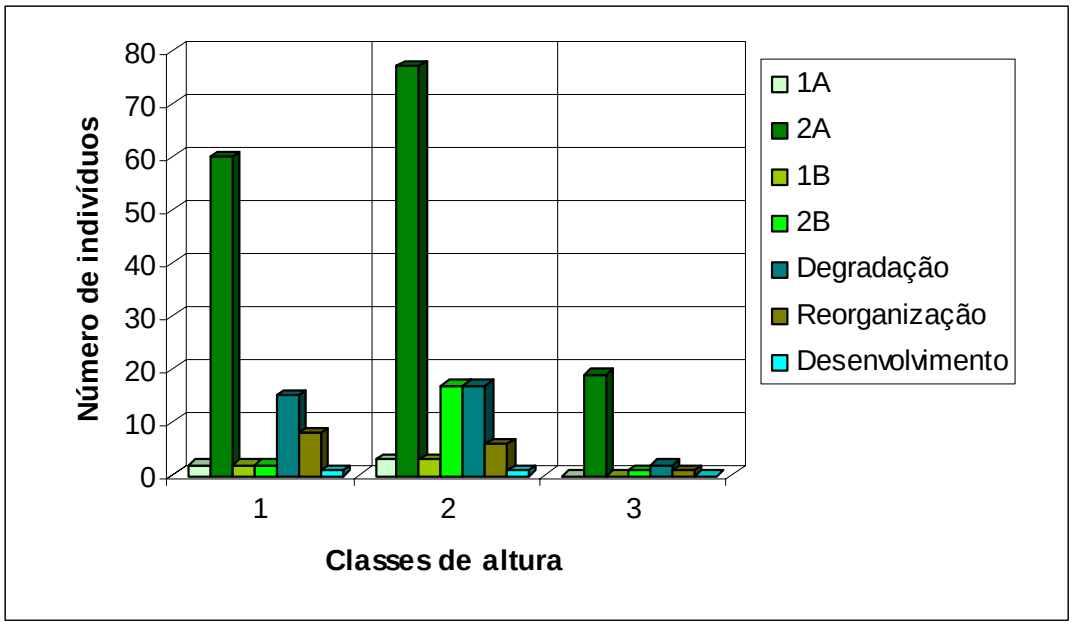


Figura 7 – Ocorrência dos indivíduos pioneiros nas diferentes eco-unidades de acordo com sua classe de altura. Classe 1 = 2,3 a 7,5m; Classe 2 = 8 a 14m; e Classe 3 = 15 a 22m

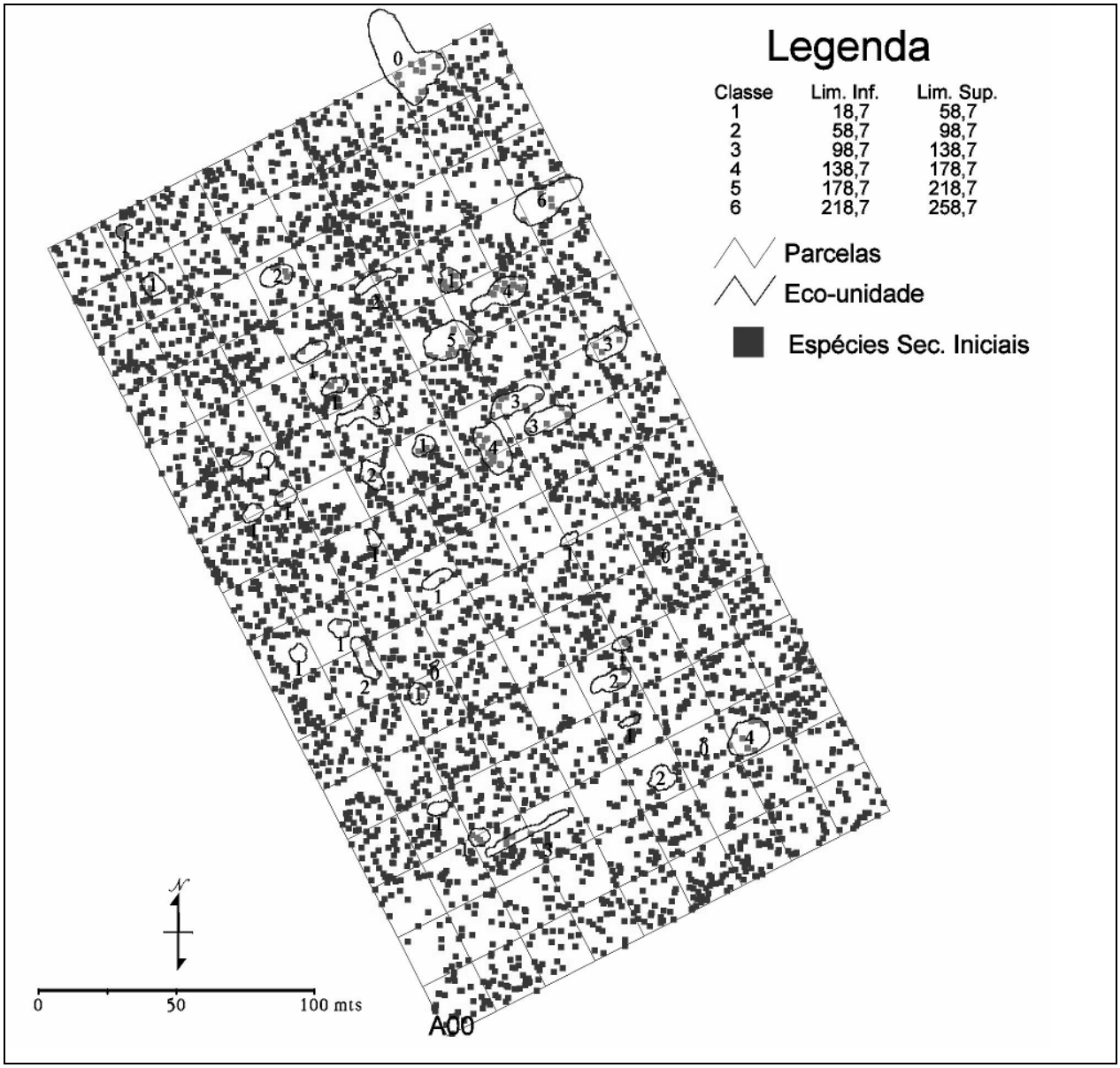


Figura 8– Distribuição espacial dos indivíduos secundários iniciais em relação às eco-unidades em reorganização (clareiras) numeradas de acordo com classes de tamanho.

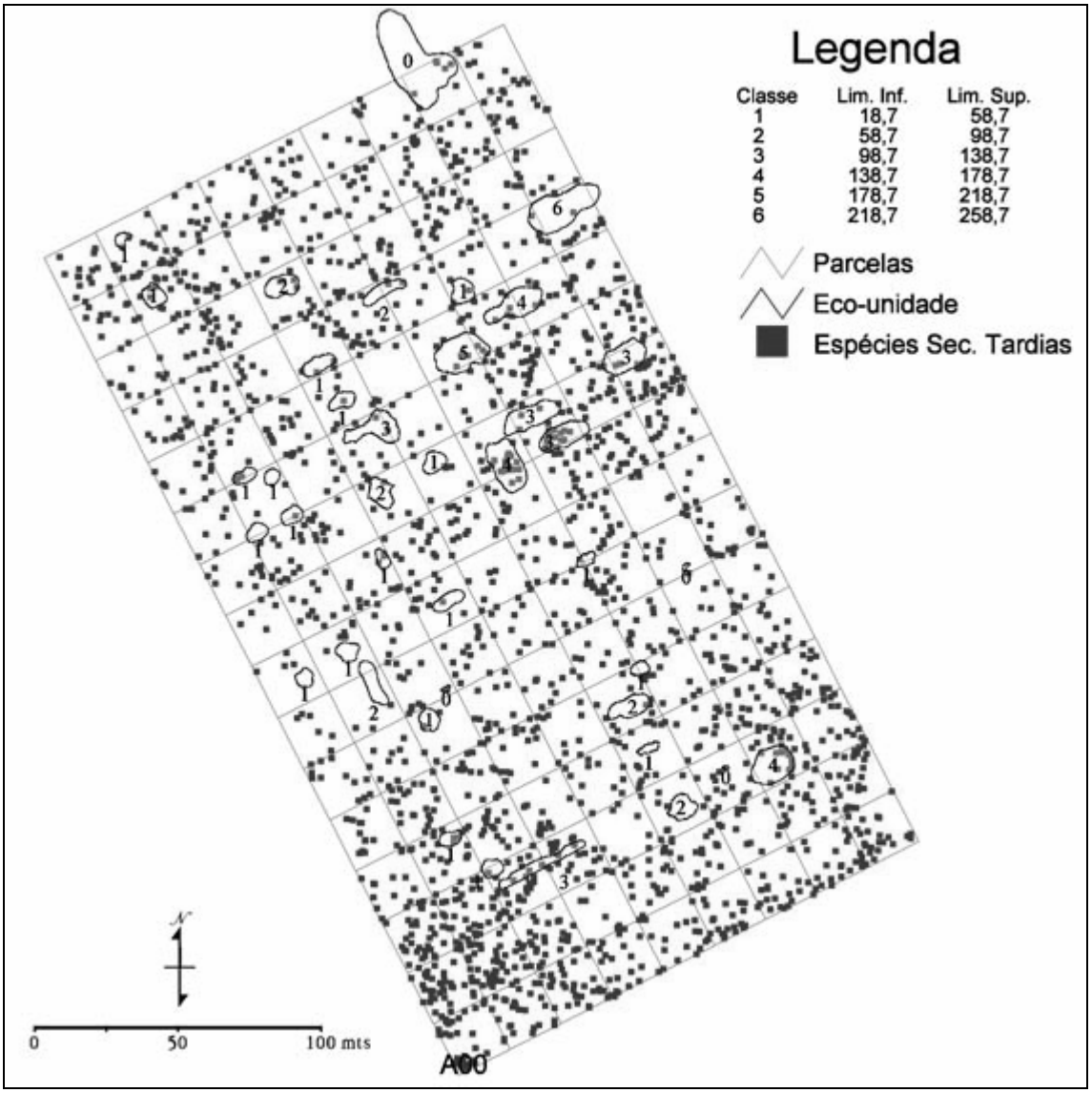


Figura 9 – Distribuição espacial dos indivíduos secundários tardios em relação às eco-unidades em reorganização, numeradas de acordo com classes de tamanho.

ARTIGO 2

A influência de fatores edáficos e topográficos no mosaico silvigênico em uma floresta estacional semidecídua.[1]

(Organizado segundo as normas da Revista Brasileira de Botânica)

REJANE TAVARES BOTREL[2], KIKYO YAMAMOTO[3], RICARDO RIBEIRO RODRIGUES[4]

Autor para correspondência: Rejane Tavares Botrel (rtbotrel@yahoo.com.br)

Título resumido: Mosaico silvigênico × fatores abióticos em floresta estacional semidecídua

[1] Parte da tese de doutorado da primeira autora

[2] Doutoranda Biologia Vegetal, IB - Unicamp, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP.
[3] Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP,.
[4] Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, USP, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Caixa postal 9, CEP 13418-900, Piracicaba, SP

ABSTRACT – (The influence of edaphic and topographic factors on the silvigenic mosaic in a Seasonal Semideciduous Forest) In silvigenic studies based on tree architectural analyses, eco-unit categories are presumed to represent phases of forest regeneration phases, *i.e.*, of the silvigenesis. These eco-unit categories are defined through tree architectural features such as the heights of the tree and of its clear bole, presence of reiteration, and evidences of senescence. Tree height related to the middle height of the forest canopy, as well as the position of the individual morphological inversion point are also considered to distinguish sub-categories of reiterated trees because these features are presumed to be indications of the light conditions that have stimulated the reiteration. Considering these premises in this kind of silvigenic analysis, it is very important to know if and how those tree architectural features are influenced by physical environmental factors other than light. In this study, the silvigenic mosaic of an area of 5.12 ha of a seasonal semideciduous forest in the Ecological Station of Caetetus (SP), previously described, was analysed with regards of the influence of soil and topography on the spacial distribution of eco-unit categories. The map of the silvigenic mosaic was crossed with maps of soil and topography. Statistical analyses (Qui-square and adjusted residues) were applied. Two classes of Acrisol distinguished by the thickness of the superficial sandy soil layer (‘arenic’ or ‘thick-arenic’), and three classes of altitude were considered. Soil classes were found to be partly related to the altitudinal classes, with the ‘thick-arenic’ Acrisols mostly distributed in the lowest altitudinal class. Steady-state eco-units 2A (trees taller than the middle height of the forest canopy and with clear bole longer than their own middle height) and aggrading eco-units (younger trees without reiteration) were found to be associated with arenic Acrisols (and higher altitudinal classes), suggesting that these eco-units prefer sites where the soil allows firmer tree establishment (eco-units 2A) or good water availability at shallower soil layers (aggrading eco-units). On the other hand, steady-state eco-units 1A and 1B (tress shorter than the middle height

of the forest canopy, and with clear boles longer or shorter than their own middle height) and 2B (same as 2A but with clear bole shorter than their own middle height), as well as the eco-units in reorganization (tree fall gaps) were found to be associated with "thick-arenic' Acrisols (and lower altitudes). These results suggest that beside of the lesser capacity of these soils to support large trees, the availability of water only on deeper soil layers may be influencing the local distribution of eco-unit categories. Degrading eco-units (senile or still stood dead trees) were also found to be associated with 'thick-arenic' Acrisols, suggesting that competition with species that are more efficient to get resources from this type of soil may be inducing the shortening of life span of less efficient tree species. But no association was found between degrading eco-units and altitudinal classes, thus indicating that other factors than soil type may also be affecting their distribution. The preference of eco-units in reorganization for 'thick-arenic' Acrisols and for the lowest altitudinal class indicates that the dynamics in a forest may be influenced by the physical characteristics of the soil. However, the influence of these same soil characteristics on the distribution of the steady-state eco-units 1A and 1B points out the limitation of the studied silvigenic analysis method to express, only through tree architectural features, the light conditions under which these trees should have reiterated.
Key words: silvigenic mosaic, soil, topography, seasonal semideciduous forest, Ecological Station of Caetetus, Gália (SP), Brazil.

RESUMO – (A influência de fatores edáficos e topográficos no mosaico silvigênico em uma floresta estacional semidecídua) Em estudos silvigênicos baseados na análise da arquitetura arbórea, presume-se que categorias de eco-unidades representam fases de regeneração da floresta, *i.e.*, da silvigênese. Estas categorias de eco-unidades são definidas através de aspectos da arquitetura arbórea como as alturas da árvore e do fuste, presença de reiteração, e sinais de

senescência. Altura da árvore em relação à metade da altura do dossel da floresta, assim como o ponto de inversão morfológica individual também são considerados para distinguir sub-categorias de árvores reiteradas, com base no pressuposto de que estes aspectos são indicativos das condições de luz que estimularam a reiteração. Considerando estas premissas neste tipo de análise silvigênica, é muito importante saber se e como estes aspectos da arquitetura arbórea são influenciados por outros fatores além de luz. Neste estudo, o mosaico silvigênico de uma área de 5,12 ha de uma floresta estacional semidecídual na Estação Ecológica de Caetetus (Gália, SP), previamente descrito, foi analisado quanto à influência de fatores edáficos e topográficos na distribuição de categorias de eco-unidades. O mapa do mosaico silvigênico foi cruzado com os mapas de solo e de topografia. Análises estatísticas (Qui-quadrado e resíduos ajustados) foram aplicadas. Duas classes de Argissolo discriminadas pela espessura da camada superficial de solo arenoso ('arênico' e 'espessarênico) e três classes de altitude foram consideradas. As classes de solo se apresentaram parcialmente relacionadas às classes de altitude, com o Argissolo espessarênico se distribuindo principalmente na classe mais baixa de altitude. Eco-unidades em equilíbrio 2A (árvores mais altas que a metade da altura da floresta e com o fuste mais longo que a metade de sua própria altura) e eco-unidades em desenvolvimento (árvores jovens sem reiteração) mostraram-se associadas ao Argissolo arênico (e classes de altitude maiores), sugerindo que estas eco-unidades preferem solos que permitem melhor sustentação (eco-unidades 2A) ou boa disponibilidade de água em camadas mais superficiais do solo (eco-unidades em desenvolvimento). Por outro lado, eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B (árvores mais baixas que a metade da altura do dossel da floresta e com o fuste maior ou menor que a metade de sua própria altura) e 2B (igual a 2A mas com o fuste mais curto que a metade de sua própria altura), assim como eco-unidades em reorganização (clareiras) se mostraram associadas ao Argissolo espessarênico (e altitudes menores). Estes resultados sugerem que, além da menor

capacidade de sustentar árvores de maior porte, a disponibilidade de água apenas em camadas mais profundas do solo pode estar influenciando a distribuição local de categorias de eco-unidades. Eco-unidades em degradação (árvores senescentes ou mortas em pé) também se mostraram associadas ao Argissolo espessarênico, sugerindo que a competição com espécies mais eficientes em obter recursos deste tipo de solo pode estar induzindo a abreviação no tempo de vida de espécies arbóreas menos eficientes. Mas nenhuma associação foi observada entre eco-unidades em degradação e classes de altitude, indicando que outros fatores podem estar afetando a sua distribuição. A preferência de eco-unidades em reorganização por Argissolo espessarênico indica que a dinâmica em uma floresta pode ser influenciada por características físicas do solo. Entretanto, a influência deste mesmo tipo de solo na distribuição das eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B evidencia a limitação do método de estudo silvigênico analisado em expressar, somente através da arquitetura arbórea, as condições de luz sob as quais estas árvores devem ter se reiterado.

Palavras chave: mosaico silvigênico, solo, topografia, floresta estacional semidecídua, Estação Ecológica de Caetetus, Gália (SP), Brasil.

Introdução

As Florestas Estacionais Semidecíduas, em função da localização sobre solos férteis e relevo favorável à agricultura, tornaram-se o tipo fisionômico mais devastado em toda a sua área de ocorrência natural, que abrange partes importantes das regiões extra-amazônicas do Brasil. Em conseqüência, pesquisadores têm direcionado esforços em pesquisas que permitam desenvolver estratégias eficientes e realistas para a conservação e o manejo da biodiversidade remanescente neste importante tipo de vegetação. A maioria destas pesquisas diz respeito a levantamentos florísticos e fitossociológicos (Cavassan *et al.* 1984, Baitello *et al*. 1988, Nicolini-Gabriel & Pagano 1993, Silva-Filho & Engel 1993, Stranguetti 1996, Rozza 1997, Silva & Soares 2003, Santos & Kinoshita 2003, Yamamoto *et al.* 2005, entre outros), cujos resultados vêm sendo também analisados quanto à relação com fatores abióticos. Por exemplo, Oliveira Filho & Fontes (2000) citam a relação entre a heterogeneidade florística e variações climáticas e altitudinais. Variações edáficas e topográficas também têm sido citadas como responsáveis pelas variações espaciais do componente arbóreo, principalmente em escala local (Torres *et al.* 1997, Rodrigues *et al.* 1989, Botrel *et al* 2002, Pezzopane *et al*. 2002).

Por outro lado, aspectos dinâmicos também vêm sendo cada vez mais incluídos nos estudos florestais, muitos deles incentivados pela visão de Watt (1947) de que a floresta é uma comunidade composta por áreas limitadas com fases de diferentes idades que se assemelha, em escala ampla de observação, a um mosaico de manchas em diferentes estádios sucessionais. Dentro deste tipo de abordagem, Oldeman (1978) e Hallé *et al.* (1978), em particular, propuseram um tipo de análise da dinâmica da comunidade vegetal em florestas tropicais que se baseia nas transformações arquiteturais dos indivíduos arbóreos ao longo dos processos de construção da floresta, ou da silvigênese. Em síntese, esta proposta baseia-se na premissa de que

ocorre um processo de reação morfológica dos indivíduos às condições de luminosidade e, assim, a arquitetura arbórea seria a expressão das condições energéticas abaixo do dossel. Ainda em consonância com Watt (1947), estes autores propõem interpretar cada mancha dentro da floresta em diferente estádio sucessional como diferentes categorias de eco-unidade; em conjunto, as eco-unidades, que podem possuir diferentes tamanhos e composições de espécies, comporiam o mosaico florestal ou silvático. Baseado nestes dois autores, Torquebiau (1986) propôs um método denominado "interceptação de linhas para inventário de árvores do dossel" para mapear o que denominou mosaico silvigênico, expressão esta que evidencia a equivalência pretendida entre ciclo silvigênico ou ciclo de construção das florestas (ou trechos delas) e séries sucessionais.

O método proposto por Torquebiau (1986) visa a mostrar a distribuição espacial das eco-unidades, isto é, das manchas em diferentes estádios sucessionais dentro da floresta. Neste método, as eco-unidades são classificadas em categorias definidas através de caracteres morfológicos como presença ou ausência de reiteração, altura total do indivíduo e do fuste, e sinais de senescência nos indivíduos do dossel, isto é, os mais altos em cada ponto amostral. Indivíduos sem reiteração são denominados 'árvores do futuro', os reiterados seriam as 'árvores do presente', e os senis ou mortos seriam as 'árvores do passado'. Estes três tipos morfológicos de árvores permitiriam identificar as categorias de eco-unidades em desenvolvimento (árvores do futuro), em equilíbrio (árvores do presente) e em degradação (árvores do passado). O método pressupõe que o ciclo silvigênico, de maneira geral, é iniciado por eco-unidades em reorganização que são compostas por clareiras ou *chablis*, seguidas pelas eco-unidades em desenvolvimento e em equilíbrio (grosseiramente equivalente à fase "madura" da floresta), e finalizadas pelas eco-unidades em degradação. Assim, este tipo de análise da silvigênese estabelece um paralelo com análises sucessionais que se baseiam na ocorrência de espécies

classificadas em grupos ecológicos (funcionais) como pioneiras que devem predominar nas fases iniciais do ciclo e as secundárias ou clímaces que devem predominar nas fases intermediárias ('maduras') ou finais do ciclo. Baseando-se apenas na análise dos indivíduos do dossel quanto a alguns poucos caracteres da arquitetura arbórea, este método pretende prescindir tanto de informações taxonômicas como de aspectos eco-fisiológicos das espécies. Além disso, ainda segundo o método em questão, as eco-unidades em equilíbrio são divididas em duas sub-categorias conforme duas classes de altura total dos indivíduos, mais baixa que a metade da altura da floresta, isto é, da sua superfície de inversão ecológica (tipo 1), ou mais alta (tipo 2). Tanto os tipos 1 como o 2 são novamente divididos em sub-grupos (A ou B) conforme a altura da primeira reiteração, ou seja, eco-unidades compostas por indivíduos que apresentam reiteração acima (A) ou abaixo (B) da metade da sua própria altura. Estas subdivisões teriam o objetivo de permitir a interpretação das condições de luminosidade presentes abaixo do dossel da floresta por ocasião da primeira reiteração do indivíduo em cada ponto amostral.

Se as correspondências pretendidas entre as categorias sucessionais e de eco-unidades puderem ser claramente estabelecidas, o método de Torquebiau (1986) seria de grande praticidade para descrever os processos de regeneração ou de degradação e a distribuição espacial dos mesmos numa dada floresta e proporcionar uma avaliação rápida do seu estado de conservação. No entanto, o próprio autor do método observa que, além de luz, outros fatores físicos do ambiente podem influenciar a arquitetura arbórea e, portanto, o padrão do mosaico silvigênico de uma formação florestal. Assim, o presente estudo foi realizado com o objetivo de verificar se e como fatores edáficos e topográficos afetam o mosaico silvigênico num trecho de floresta estacional semidecídua na Estação Ecológica de Caetetus em Gália, estado de São Paulo,

obtido por Botrel *et al.* (Cap. 1[5]). Além da aparente importância da deciduidade foliar no regime de luz pouco diferenciado entre áreas presumidamente mais ou menos sombreadas na distribuição espacial de categorias de eco-unidades, este estudo (Botrel *et al.*, Cap. 1), em particular, mostrou que camadas de solo arenoso que podem atingir até 1,0m de profundidade podem influenciar a distribuição espacial de eco-unidades em reorganização. Esta é uma hipótese em particular que se pretende verificar, entre outras questões gerais sobre associação entre categorias de eco-unidades e características edáficas e topográficas.

Material e Métodos

Área de estudo - A Estação Ecológica de Caetetus localiza-se entre as coordenadas 22°41'e 22°46'S e 49°10'e 49°16'W e se caracteriza como um dos principais remanescentes de floresta estacional semidecídua do Planalto Ocidental do Estado de São Paulo (figura 1). Com uma área contínua de 2178,84 ha, a E. E. de Caetetus se encontra dentro da bacia hidrográfica do Médio Paranapanema. As altitudes médias da unidade de conservação são de 650m e 550m nas áreas mais elevadas e mais baixas, respectivamente. No que diz respeito aos solos predominantes na região, o Latossolo de textura média Álico ocorre nas partes mais altas e o Podzólico Vermelho-Amarelo Profundo de textura arenosa/média nas mais baixas (Mattos *et al*. 1996). De acordo com a classificação de Köppen, o clima local é Cwa, mesotérmico com invernos secos. No interior dessa unidade de conservação, foi implantada uma parcela de 320 x 320 m, totalizando 10,24 ha, subdividida em 256 sub-parcelas contíguas de 20 x 20m (400 m^2). Essa área representa uma das quatro parcelas estabelecidas pelo Projeto Temático *Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes*[6] que integra o

[5] Capítulo 1 desta tese
[6] Deste ponto em diante será referido apenas como Projeto Parcelas Permanentes.

programa BIOTA (FAPESP 99/09635-0). Para este trabalho, que é parte deste Projeto, foi utilizada metade da parcela permanente, correspondendo a 5,12 ha (Figura 2).

Caracterização silvigênica – Neste estudo é utilizado o mosaico silvigênico descrito por Botrel *et al.* (Cap.1). Seu mapa encontra-se reproduzido na figura 3. A coleta de dados para obtenção do mosaico foi realizada no período compreendido entre 20/05/2003 e 09/10/2003.

Caracterização edáfica - O mapa de classes de solo reproduzido na figura 4 foi fornecido pela equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes. O método descrito neste Projeto para a obtenção desse mapa será descrito a seguir. Na caracterização edáfica, a cartografia de solos foi realizada com apoio de técnicas de geoprocessamento. No mapa de solos, as classes ou unidades de mapeamento foram definidas por características morfogenéticas seguindo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA 1999). As unidades taxonômicas foram relacionadas a sistemas internacionais (FAO 1998, Soil Survey Staff 1999). A técnica de trabalho utilizada foi a definição da legenda preliminar seguida da delimitação entre as unidades de mapeamento, percorrendo-se os limites no campo. Perfis modais (trincheiras) descreveram as unidades taxonômicas e, para cada uma, foram apresentados valores médios de atributos químicos e granulométricos. O método de amostragem foi o da grade regular com malha variável de 20 a 100 m, dependendo da variabilidade espacial de cada área, com três profundidades de amostragem por ponto da malha (0-5 cm, 5-25 cm e 40-60 cm). Tal método é empregado em levantamentos detalhados e ultra-detalhados de solos (EMBRAPA, 1989) e foi utilizada para definição dos mapas temáticos com base na variabilidade espacial dos atributos do solo mais relevantes para o estudo das relações solo-vegetação. Todos os dados referentes ao solo dessas unidades foram georreferenciados com GPS (Sistemas de Posicionamento Global) e geoprocessados em SIG (Sistema de Informações Geográficas), permitindo uma integração estreita entre o banco de dados e a informação cartográfica ou espacial dos solos.

De acordo com Rodrigues (2003), os solos encontrados na área de estudo foram quase em sua totalidade Argissolos Vermelho-Amarelos. Os Argissolos compreendem solos constituídos por material mineral que têm como características diferenciais argila de atividade baixa e horizonte B textural (Bt) imediatamente abaixo de qualquer tipo de horizonte superficial, exceto o hístico, sem apresentar, contudo, os requisitos estabelecidos para serem enquadrados nas classes dos Alissolos, Planossolos, Plintossolos ou Gleissolos, e apresentam relação textural de no mínimo 1,5 (Embrapa, 1999). No terceiro nível categórico (classe), os Argissolos Vermelho-Amarelos da área foram classificados como eutróficos (saturação por bases maior que 50 %) ou distróficos (saturação por bases menor que 50%). Os eutróficos apresentaram-se no quarto nível categórico (subclasse) como abrúpticos, que consiste em uma mudança textural abrupta entre os horizontes A ou E e o Bt. De acordo com a espessura da camada superficial de componente arenoso, os solos eutróficos foram ainda classificados como arênicos ou espessarênicos, estes com camada mais espessa. Os solos distróficos foram classificados como arênicos por apresentarem textura arenosa até o início do horizonte B textural, que ocorre entre 50 e 100 cm.

A despeito da descrição das classes de solo realizada em Rodrigues (2003), o mapa de classes de solo utilizado no cruzamento com o mapa de eco-unidades neste trabalho (figura 4) e que consta em Rodrigues (2006) considera apenas a classificação dos Argissolos quanto à espessura de sua camada superficial de areia como (1) Argissolos arênicos (PVAd-PVAe - Argissolo vermelho-amarelo distrófico arênico e Argissolo vermelho-amarelo eutrófico arênico com no máximo 100 cm de camada arenosa) e (2) Argissolos espessarênicos (PVAe - Argissolo vermelho-amarelo eutrófico espessarênico, com camada arenosa mais espessa que 100 cm).

Caracterização topográfica – As informações topográficas utilizadas neste estudo para confecção do mapa hipsométrico foram fornecidas pela equipe técnica do Projeto Parcelas

Permanentes. O método descrito no Projeto para a obtenção dessas informações será descrito a seguir.

O levantamento planialtimétrico do trecho florestal deste levantamento foi realizado em escala de 1:1.500, locando os vértices de cada sub-parcela de 20x20 m. As informações foram levantadas com uso de estação total, com precisão angular nominal de 10 mm e linear nominal de 1mm, com respectivos acessórios como prismas, trenas e bastões telescópicos. As informações foram armazenadas em arquivo .txt e o cálculo topográfico foi feito usando o programa TOPOESALQ 3.0 desenvolvido pelo Departamento de Engenharia Rural da ESALQ/USP; e as plantas baixas foram editadas em Autocad, gerando arquivos .dwg e .dxf.

A partir da carta topográfica, foi construído o Modelo Numérico do Terreno (MNT), resultante da interpolação das curvas de nível (interpolação pela distância ponderada média) que gerou uma superfície contínua dos valores de altitude. Este modelo foi a base para o mapa hipsométrico (figura 5), ou seja, o mapa de classes de altitude utilizado neste trabalho. A partir deste mapa foram definidas três classes de altitude: classe 1 = 579,75 a 589,17 m; classe 2 = 589,17 a 598,60 m; classe 3 = 598,60 a 608,03 m.

Análise dos dados - O mapa de eco-unidades foi cruzado com os mapas de classes de solo e de classes de altitude por meio de um sistema de informação geográfica TNTmips, versão 6.8. O cruzamento foi realizado aos pares: mapa de eco-unidades x mapa de classes de solo e mapa de eco-unidades x mapa hipsométrico. Como resultado dos cruzamentos entre os mapas chegou-se a uma tabela de contingência que apresentou a área (m²) de intersecção entre as classes dos mapas cruzados. Nesta tabela, cada mapa foi considerado como uma variável e, para analisar a associação entre essas variáveis, foram aplicados testes de Qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999) pela fórmula

$$\chi^2 = \sum \frac{(O-E)^2}{E} \quad ,$$

onde *O* é a freqüência observada para a intersecção da linha i com a coluna j e *E* é a freqüência esperada para esta mesma intersecção. O objetivo deste teste foi verificar se a freqüência de ocorrência de uma variável (neste caso as eco-unidades) é dependente da freqüência da segunda variável (solo e altitude). Ou seja, foi feito para verificar se as eco-unidades ocorrem preferencialmente em função de alguma categoria da variável ambiental analisada, ou aleatoriamente na área de estudo.

Quando os testes de χ^2 apresentaram resultados significativos, foi realizada uma análise de resíduos da tabela de contingência para analisar o comportamento das categorias dentro de cada variável (Pereira 2001). Para tal análise foram calculados os resíduos padronizados ou ajustados por meio da fórmula

$$Zres = \frac{O-E}{\sqrt{E}\sqrt{(1-TC/TG)(1-TL/TG)}} \, ,$$

onde *TL* é a soma dos valores dos cruzamentos entre uma categoria de eco-unidades e todas as categorias da outra variável (solo ou topografia), *TC* é a soma dos valores dos cruzamentos entre cada categoria da variável em questão (solo ou topografia) e todas as categorias de eco-unidades e *TG* é o total geral da tabela. A análise de resíduos revela os padrões característicos de cada categoria de cada variável, segundo o excesso ou falta de ocorrências de sua combinação com cada categoria da outra variável. Tanto para verificar a associação entre as variáveis no teste de χ^2, quanto para as categorias de variáveis na análise de resíduos, adotou-se o nível de significância de 1%. Para este nível de significância, o resíduo deve ser superior a +2,58 (excesso de ocorrências: associação positiva) ou inferior a -2,58 (falta de ocorrências: associação negativa).

Resultados e Discussão

Mosaico silvigênico × Solo - O resultado do teste de χ^2 foi significativo no nível de 1% (455,43) para o cruzamento entre o mapa de eco-unidades e o mapa de classes de solo. Na análise de resíduos ajustados, todas as categorias de eco-unidades apresentaram associação com as duas classes de solo (tabela 1) adotadas, conforme segue:

- Argissolo arênico (PVAd-PVAe - Argissolo vermelho-amarelo distrófico arênico e Argissolo vermelho-amarelo eutrófico arênico), que ocupou a maior parte da área (figura 4): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 2A e com eco-unidades em desenvolvimento; e associação negativa com eco-unidades em equilíbrio 1A, 1B, 2B, em degradação e em reorganização.
- Argissolo espessarênico (PVAe - Argissolo vermelho-amarelo eutrófico espessarênico), que ocupou uma faixa relativamente pequena da área (figura 4): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 1A, 1B, 2B e com eco-unidades em degradação e em reorganização; e associação negativa com eco-unidades em equilíbrio 2A e em desenvolvimento.

De maneira geral, as associações encontradas parecem estar ocorrendo em função da estrutura física das duas principais classes de solo, diferenciadas pela espessura da camada de areia, que pode chegar a 1,0 m de profundidade em alguns setores de solos espessarênicos (Rodrigues, 2006). O caráter abrúptico dos argissolos eutróficos na área, tanto arênicos como espessarênicos, confere a estes solos uma alta susceptibilidade à erosão e à desagregação. Os argissolos eutróficos arênicos possuem uma camada de areia relativamente menor que os espessarênicos e, conseqüentemente, um horizonte sub-superficial mais argiloso (Embrapa 1999). Segundo Mannigel *et al.* (2002), a relação textural de argila entre os horizontes de sub-superfície e superfície afeta principalmente a infiltração e a permeabilidade do solo. Ou seja,

uma relação textural alta de argila indica capacidade de infiltração menor nos horizontes de sub-superfície. Em todas as trincheiras estudadas pela equipe de solos do Projeto Parcelas Permanentes (Rodrigues 2006), a retenção de água foi maior nos horizontes B (horizontes mais profundos) em todos os potenciais, indicando que estes horizontes (B) disponibilizam maior quantidade de água para as plantas em qualquer época do ano. Os horizontes acima do B (A, E e E/Bt), ao contrário, facilitam os processos de condução de água em detrimento da retenção, disponibilizando ou armazenando menos água para as plantas (Rodrigues 2006). A capacidade de retenção de água é um fator determinante da vegetação, sendo que as formações vegetais nativas perenes têm maior tolerância à deficiência de água que as plantas tradicionalmente cultivadas (Rossi *et al.* 2005).

Se as características físicas abaixo da sub-superfície são similares em toda a área de estudo, então a espessura da camada superficial de material arenoso pode ser importante por afetar dois fatores que podem condicionar a distribuição de eco-unidades, a retenção de água no solo ou a condução hidráulica, e a sustentabilidade que o solo confere às árvores.

As eco-unidades em equilíbrio 1A, 1B, 2B e em degradação podem ter tido distribuição associada à baixa disponibilidade de água nos horizontes superficiais dos argissolos espessarênicos, enquanto que a ocorrência preferencial de eco-unidades em reorganização nesta mesma classe de solo pode estar condicionada à baixa sustentabilidade proporcionada pelo solo, facilitando a abertura de clareiras. Nos solos espessarênicos, a água estaria retida nas camadas mais profundas e a necessidade de um maior investimento do sistema radicular para alcançar a água disponível para seu desenvolvimento pode explicar a ocorrência dos indivíduos de menor porte (formadores de eco-unidades 1A e 1B). A preferência de eco-unidades em desenvolvimento pelos solos arênicos pode estar relacionada ao sistema radicular relativamente pouco desenvolvido, demandando água disponível em menores profundidades.

A relação entre as eco-unidades dentro do mosaico silvigênico também pode ter influenciado as associações encontradas. Pélissier (1997), analisando a distribuição espacial de indivíduos arbóreos no mosaico silvigênico em uma Floresta Ombrófila Densa na Índia, concluiu que cada indivíduo dentro da floresta é dependente de seus vizinhos mais velhos, os quais podem cair formando *chablis* ou morrer em pé e proporcionar o crescimento de indivíduos próximos pré-existentes. Portanto, as eco-unidades em degradação e em reorganização podem ter proporcionado a ocorrência de indivíduos mais baixos que a superfície de inversão ecológica da floresta que, obviamente, também reiteram abaixo desta superfície (formadores de eco-unidades 1A e 1B). Os indivíduos formadores das eco-unidades em degradação podem estar sofrendo uma limitação hídrica em função da competição com espécies de melhor desempenho radicular, e a ocorrência das eco-unidades em reorganização (*chablis*) pode estar ligada à presença da camada mais espessa de areia. Observações no campo de clareiras ocasionadas por queda de árvores inteiras com exposição do sistema radicular nos solos espessarênicos nos levam a crer que ocorra, neste tipo de solo, uma dinâmica de queda de árvores diferente daquela que ocorre em solos arênicos.

A associação positiva de eco-unidades 2A com os argissolos arênicos em nossa área não está totalmente em desacordo com Torquebiau (1986), que relaciona a ocorrência destas eco-unidades a solos férteis e bem drenados, pois os solos arênicos em nossa área, embora possam ser tanto eutróficos como distróficos, são bem drenados, ainda que menos que os espessarênicos nas camadas superficiais. De todo modo, são os fatores sustentabilidade e retenção hídrica que, novamente, mais parecem ter influenciado a ocorrência de indivíduos formadores de eco-unidades em equilíbrio 2A. Os indivíduos altos e de copas amplas que formam essas eco-unidades devem sofrer menor restrição hídrica em solos arênicos que os indivíduos das eco-unidades associadas aos argissolos espessarênicos. Ou seja, parece possível considerar que

indivíduos formadores das eco-unidades 2A ocorreram preferencialmente em solos arênicos pois, neste tipo de solo, podem investir menos no sistema subterrâneo para obter a água disponível em profundidades relativamente menores devido à menor espessura da camada de areia e, assim, desenvolver mais a porção aérea. Essa camada de areia menos espessa também pode estar conferindo maior sustentabilidade às árvores, o que também levaria a uma menor taxa de abertura de clareiras por queda de árvores. Com isso, as árvores que formam eco-unidades em equilíbrio 2A, que são influenciadas também por seus vizinhos, tendem a bifurcar acima da metade da altura da floresta pois crescem em pequenas aberturas até alcançar o dossel superior.

Mosaico silvigênico × Classes de altitude - O resultado do teste de χ^2 foi significativo no nível de 1% (1099,24) para o cruzamento entre o mosaico silvigênico e as classes de altitude. A análise de resíduos ajustados apresentada na tabela 2 mostra as associações entre as eco-unidades e cada uma das três classes de altitude. Em síntese, temos:

- Classe 1 (mais baixa): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 1A, 1B, 2B, e negativa com a 2A
- Classe 2 (intermediária): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 2A e 2B, e negativa com a 1A, e com as eco-unidades em degradação, em desenvolvimento e em reorganização.
- Classe 3 (mais alta): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 2A e eco-unidades em degradação e em desenvolvimento, e negativa com eco-unidades em equilíbrio 1A, 1B, 2B, e com eco-unidades em reorganização.

Observa-se, assim, que as árvores mais altas e/ou com fuste acima da superfície de inversão ecológica da floresta (2A) distribuem-se preferencialmente nos terrenos mais elevados ou no máximo até a altitude intermediária, e evitam as áreas mais baixas, enquanto que as

árvores mais baixas ou as altas com fuste abaixo da metade de sua própria altura (1A, 1B, 2B) preferem altitudes intermediárias ou baixas e evitam os terrenos mais elevados. As eco-unidades em degradação e em desenvolvimento apresentaram associação negativa com a classe intermediária, tendo ocorrido preferencialmente nos terrenos mais elevados, juntamente como eco-unidades 2A.

Em nossa área de estudo, observamos uma gama de variação arquitetural que compreende desde indivíduos sem reiteração que formam as eco-unidades em desenvolvimento até indivíduos com copas mais amplas que formam eco-unidades em equilíbrio (altas ou baixas, com fuste longo ou curto) ou em degradação (árvores velhas), e que estas se associaram positiva ou negativamente com diferentes classes de altitude. Esta situação é coerente com a afirmação de Givnish (1984) de que os padrões de ramificação dos indivíduos arbóreos dentro de uma floresta variam consideravelmente em função de gradientes ambientais.

A topografia é considerada por alguns autores como o fator mais importante entre aqueles responsáveis pelas variações na estrutura das comunidades florestais em escala local, basicamente porque esta se encontra relacionada a outras variáveis ambientais, principalmente as propriedades químicas e físicas dos solos e o regime de águas subterrâneas ou de inundação (Bourgeron 1983, Schiavini 1992, Walter 1995, Oliveira Filho *et al*. 1989). Pires (2006), estudando uma floresta de restinga, diz que a microtopografia exerce papel fundamental na morfologia do solo. A autora encontrou solos arênicos nas posições mais elevadas de sua área de estudo que, por sua vez, possui uma superfície relativamente mais plana e classes de altitude mais baixas que na E.E. de Caetetus. Na figura 5, pode-se ver que na nossa área de estudo, em particular, as maiores altitudes se encontram ao sul e a noroeste, exceto numa porção bastante reduzida na extremidade noroeste, e que as altitudes vão diminuindo na direção norte-leste ou nordeste, acompanhando um desenho topográfico semelhante à figura "⟨". Comparando-se as

figuras 4 e 5, de classes de solo e de altitude, respectivamente, pode-se notar que a faixa de solo espessarênico ocorre apenas nas menores altitudes, embora haja um pequeno trecho deste tipo de solo sobre altitude intermediária, assim como há trechos de baixa altitude no vértice interno do contorno topográfico em "⟨" com solo arênico. Apesar destas exceções, podemos dizer que as associações encontradas entre o mosaico silvigênico e as classes de solo (discutidas no item anterior) podem ser um reflexo das variações topográficas da área de estudo.

Considerando-se somente as classes extremas de altitude (1 e 3), nota-se a coincidência de associações positivas das eco-unidades em equilíbrio 1A, 1B, 2B e eco-unidades em reorganização com a classe 1 (menor altitude), onde ocorre a maior parte dos solos espessarênicos, enquanto que as eco-unidades 2A e em desenvolvimento se associaram positivamente com a classe mais alta de altitude, onde só ocorre argissolo arênico. Com a classe intermediária de altitude, onde predominam solos arênicos, nota-se que se associaram positivamente as eco-unidades formadas pelas árvores mais altas, com fuste alto ou baixo (2A e 2B), e que as eco-unidades 1A, em degradação, em desenvolvimento e em reorganização se associaram negativamente com este classe de altitude.

Uma questão interessante é a associação positiva das eco-unidades em degradação com as maiores altitudes e negativa com altitudes intermediárias, e a distribuição indiferente com relação à classe de altitude mais baixa. Eco-unidades em degradação são aquelas compostas por árvores com sinais de senescência ou mortas em pé. É difícil explicar este resultado com base apenas em dados de solo e topografia. Não se pode sugerir que a melhor sustentação do solo arênico favorece a morte em pé dos indivíduos pois, se assim fosse, haveria associação positiva desta categoria de eco-unidade com altitudes intermediárias onde também predominam solos arênicos. Esta é uma questão que permanece em aberto.

Além dos aspectos já analisados, é importante observar que a amplitude de variação altitudinal na E. E. de Caetetus, de 28,28 m, é suficiente para compreender variações importantes para as plantas na altura do lençol freático, cujos dados não pudemos dispor neste trabalho, que poderiam também ajudar a explicar o mosaico florestal na área.

Este estudo mostrou que o mosaico florestal obtido por Botrel *et al.* (Cap. 1) na área é influenciado pelos fatores abióticos analisados, embora nem todas as associações encontradas tenham sido explicadas. A ocorrência predominante de solos espessarênicos nos setores de menor altitude sugere a relação entre a topografia e as duas classes de solo adotadas no estudo. E as associações encontradas entre as categorias de eco-unidades com classes de solo sugerem que a espessura do componente arenoso superficial influencia o padrão espacial do mosaico silvigênico na medida em que pode afetar tanto a disponibilidade hídrica como a sustentabilidade do solo e, por conseqüência, a dinâmica de queda de árvores e a subseqüente abertura de clareiras.

A distribuição preferencial de eco-unidades em reorganização (clareiras) sobre solos espessarênicos nas partes mais baixas foi um resultado bastante importante que, além de não contradizer as premissas do método de inventário investigado, mostrou como a dinâmica silvigênica de uma formação florestal pode ser influenciada pelas características físicas do solo. Contudo, ao evidenciar a influência destas mesmas características do solo no padrão de distribuição de indivíduos que compõem as eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B, o presente estudo também indicou a limitação do método de Torquebiau (1986) para expressar indiretamente as condições de luz sob as quais estas árvores teriam sofrido reiteração.

Para o avanço do conhecimento sobre a análise silvigênica segundo Hallé *et al.* (1978) e Oldeman (1978), assim como sobre a aplicabilidade do método nela baseado e proposto por Torquebiau (1986), além de associar este tipo de análise com informações taxonômicas e auto-

ecológicas das espécies que compõem as categorias de eco-unidades classificadas segundo caracteres da arquitetura arbórea (Botrel *et al* cap. 1), é preciso verificar mais a fundo se o mosaico encontrado numa área não seria também decorrente de características adaptativas intrínsecas das espécies componentes de cada eco-unidade às variáveis ambientais, pois, o nicho ecológico de uma espécie deve expressar o relacionamento do indivíduo com todos os aspectos de seu habitat (Pinto-Coelho 2000).

Referências Bibliográficas

BAITELLO, J.B., PASTORE, J.A., AGUIAR, O.T., SÉRIO, F.C. & SILVA, C.E.F. 1988. A vegetação arbórea do Parque Estadual do Morro do Diabo, município de Teodoro Sampaio, Estado de São Paulo. Acta Botanica Brasilica 1:221-230.

BOTREL, R.T., OLIVEIRA FILHO, A.T., RODRIGUES, L.A. & CURI, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. Revista Brasileira de Botânica 25:195-213.

BOURGERON, P. S. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. In: Tropical rain forest ecosystems (GOLLEY, F. B., ed.). Elsevier Scientific, Amsterdam.

CAVASSAN, O., CESAR, O. & MARTINS, F. R. 1984, Fitossociologia da vegetação arbórea da Reserva Florestal de Baurú, estado de São Paulo. Revista brasileira de botânica, v. 7, n. 2, p. 91-107.

EMBRAPA - CNPS. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.

EMBRAPA-CNPC. 1989. Relatório técnico anual do Centro Nacional de Pesquisa de Caprinos 1982-1986. Sobral, CE: 284p.

FAO. World Reference Base for Soil Resources. 1998. World Soil Resources Reports, Rome.

GIVNISH, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *In* Physiological ecology of plants of the wet tropics Medina (E., Mooney, H. A., and Vázquez-Yánes, C., eds.) The Hague, Junk, Tasks for Vegetation Science, 12: 51–84.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. Tropical trees and forests. An architetural analysis. Springer-Verlag, Berlin.

MANNIGEL, A. R., PASSOS E CARVALHO, M., MORETI, D. & MEDEIROS, L R. 2002. Fator erodibilidade e tolerância de perda dos solos do Estado de São Paulo Acta Scientiarum, 24: 1335-1340.

MATTOS, C.; MIRANDA, J. R.; ZONTA, M. & COUTINHO, A. C. 1996. Cartografia do uso atual das terras nas Áreas de Proteção Ambiental de Sousas e Joaquim Egídio, Campinas-SP, Brasil. *In*: Anais do Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto. Inpe/Selper, Salvador, Bahia.

NICOLINI-GABRIEL, E.M. & PAGANO, S.N. 1993. Estrutura fitossociológica do estrato arbóreo de floresta mesófila semidecídua no município de Jahu, SP. Arquivos de Biologia e Tecnologia 36:165-184.

OLDEMAN, R. A. A. 1978 Architeture an energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In* Tropical trees as living systems (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds). University Press Cambridge, p. 535-560.

OLIVEIRA FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. Biotropica 31:783-810.

OLIVEIRA FILHO, A.T.; SHEPHERD, G.D.; MARTINS, F.R. & STUBBLEBINE, W.H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. Journal of Tropical Ecology, 5: 413-431.

PÉLISSIER, R. 1997. Spatial heterogeneity and dynamics in a dense wet forest in the Western Ghats of India. Publications du département d'écologie (in French), 37, 148 pp. (http://pelissier.free.fr/Abstract.html: acesso em dezembro de 2006).

PEREIRA, J. C. R. 2001. Análise de dados qualitativos. Edusp, São Paulo.

PEZZOPANE, J. E. M., REIS, G. G., REIS, M. G. F., COSTA, J. M. N., & CHAVES, J. H. 2002. Temperatura do solo no interior de um fragmento de floresta secundária semidecidual. Revista Brasileira de Agrometeorologia, 10: 1-8.

PINTO-COELHO, R.M. 2000. Fundamentos em Ecologia. Porto Alegre: Artmed Ed. 252p.

PIRES, L. A. 2006. Ecofisiologia de espécies ocorrentes em uma floresta de restinga. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

PROGRAMA DE GEOREFERENCIAMENTO TNTmips.versão 6.8 for Windows

RODRIGUES, R.R. 2006. Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes. Piracicaba: LERF, ESALQ, USP, set. 2006. 4° Relatório Científico do processo FAPESP 1999/09635-0. Disponível em: <http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas/relatoriofinal.pdf>. Acesso em: dezembro 2006.

RODRIGUES, R.R. 2003. Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes. Piracicaba: LERF, ESALQ, USP, set. 2003. 2° Relatório Científico do processo FAPESP 1999/09635-0. Disponível em: < http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas/relatorio2.pdf>. Acesso em: março 2004.

RODRIGUES, R.R., MORELLATO, L.P.C. , JOLY, C.A. & LEITÃO FILHO, H.F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Revta brasil. Bot. 12:71-84.

ROSSI, M., MATTOS, I. F.de A., COELHO, R. M., DEMARIA, I. C., FERREIRA, I. C. de M. 2005. A influência do solo na ocorrência da vegetação natural. Informações técnicas. O Agronômico, Campinas, v. 57, n. 2.

ROZZA, A.F. 1997. Florística, fitossociologia e caracterização sucessional em uma floresta estacional semidecidual: Mata da Virgínia, Matão, SP. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

SANTOS, K. & KINOSHITA, L.S. 2003. Flora arbustivo-arbórea de fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, município de Campinas - SP. Acta Botanica Brasilica 17:325-486.

SCHIAVINI, I. 1992. Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

SILVA L. A. & SOARES, J. J. 2003. Composição florística de um fragmento de Floresta Estacional Semidecídua no município de São Carlos-SP. Revista Árvore 27: 647-656.

SILVA-FILHO, S.R. & ENGEL, V.L. 1993. Estrutura de um fragmento de mata mesófila semidecídua secundária tardia e implicações para o manejo. *In* Anais do 1º Congresso Florestal Panamericano e 7º Congresso Florestal Brasileiro, SBS, Curitiba, p.343-352.

SOIL SURVEY STAFF - SSS. 1999. Soil taxonomy: a basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. USDA, Natural Resources Conservation Service, Agricultural Handbook, Washington.

STRANGUETTI, V. 1996. Levantamento florístico das espécies vasculares de uma floresta estacional no norte do Estado de São Paulo, Estação Ecológica de Paulo de Faria. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipteriocarp rainforest in Indonesia and their implications for pratical forestry. Journal of Tropical Ecology 2: 301-325.

TORRES, R. B.; MARTINS, F. R.; KINOSHITA, L. S. 1997. Climate, soil and tree flora relationships in forests in the state of São Paulo, southeastern Brasil. Revista Brasileira de Botânica, 20: 41-49.

WALTER, B.M.T. 1995. Distribuição espacial de espécies perenes de mata de galeria inundável no Distrito Federal; florística e fitossociologia. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília, DF.

WATT, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology 35: 1-22.

YAMAMOTO, L. F., KINOSHITA, L. S. & MARTINS, F. R. 2005. Florística dos componentes arbóreo e arbustivo de um trecho da Floresta Estacional Semidecídua Montana, município de Pedreira, estado de São Paulo Revista Brasileira de Botânica 28: 191-202.

ZAR, J.H. 1999. Bioestatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall.

Tabela 1 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × classes de solo com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

ECO-UNIDADE		CLASSE DE SOLO	
		PVAd-PVAe	**PVAe**
1A	**FO**	520,23	291,05
	FE	648,37	162,91
	RA	**-11,31**	**11,31**
1B	**FO**	716,49	299,05
	FE	811,62	203,92
	RA	**-7,52**	**7,52**
2A	**FO**	28498,38	6312,00
	FE	27820,36	6990,02
	RA	**15,03**	**-15,03**
2B	**FO**	5180,28	1422,60
	FE	5277,00	1325,88
	RA	**-3,17**	**3,17**
Degradação	**FO**	5566,15	1563,99
	FE	5698,39	1431,75
	RA	**-4,19**	**4,19**
Desenvolvimento	**FO**	1239,99	254,88
	FE	1194,70	300,17
	RA	**2,97**	**-2,97**
Reorganização	**FO**	2032,99	849,99
	FE	2304,07	578,91
	RA	**-12,95**	**12,95**

PVAd-PVAe: Argissolo vermelho-amarelo distrófico arênico e Argissolo vermelho-amarelo eutrófico arênico
PVAe: Argissolo vermelho-amarelo eutrófico espessarênico

Tabela 2 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × classes de altitude com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

Eco-unidade		Classe de Altitude		
		1	**2**	**3**
1A	**FO**	241,32	399,39	171,19
	FE	128,39	485,01	222,19
	RA	**10,89**	**-6,00**	**-4,01**
1B	**FO**	257,12	601,45	156,95
	FE	155,80	588,59	269,64
	RA	**8,88**	0,82	**-8,05**
2A	**FO**	7618,85	32018,28	15098,11
	FE	8359,86	31581,94	14467,92
	RA	**-16,90**	**7,24**	**11,72**
2B	**FO**	1258,23	4061,06	1283,50
	FE	1013,16	3827,51	1753,41
	RA	**8,76**	**6,07**	**-13,70**
Degradação	**FO**	1167,07	3945,60	2016,42
	FE	1105,16	4175,08	1912,64
	RA	2,13	**-5,74**	**2,91**
Desenvolvimento	**FO**	254,92	569,60	669,45
	FE	229,28	866,19	396,81
	RA	1,86	**-15,63**	**16,11**
Reorganização	**FO**	675,57	1747,72	460,18
	FE	481,44	1818,78	833,20
	RA	**9,82**	**-2,61**	**-15,39**

Classes **1** = 579,75 a 589,17; **2** = 589,17 a 598,60; **3** = 598,60 a 608,03

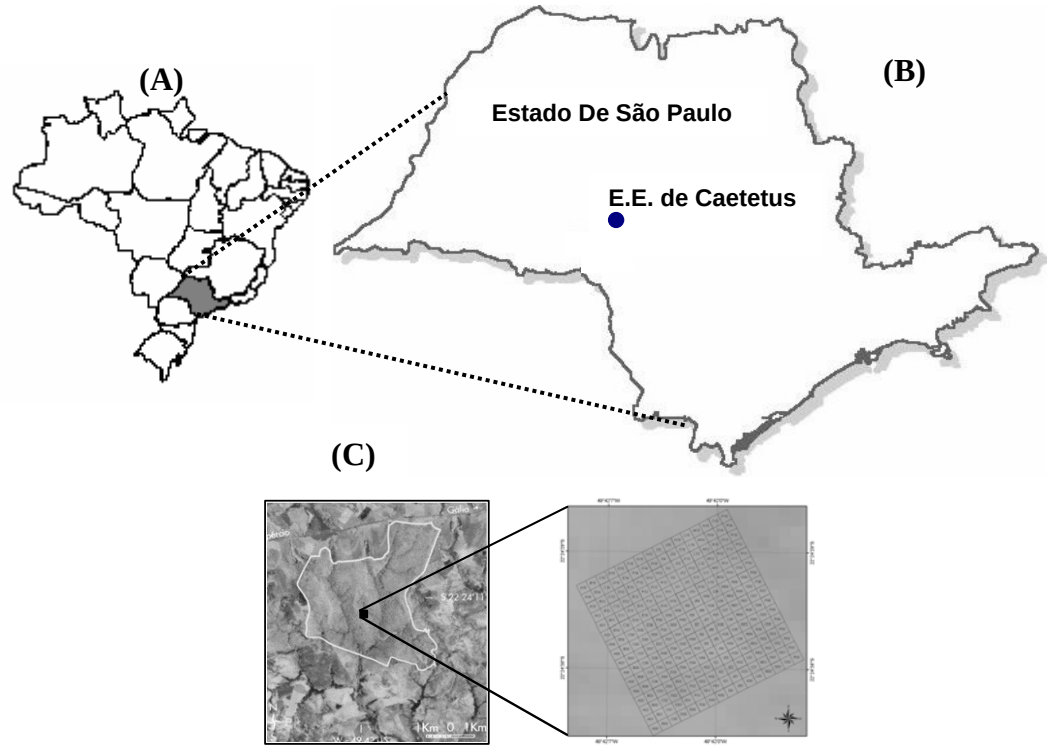


Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Caetetus no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Caetetus.

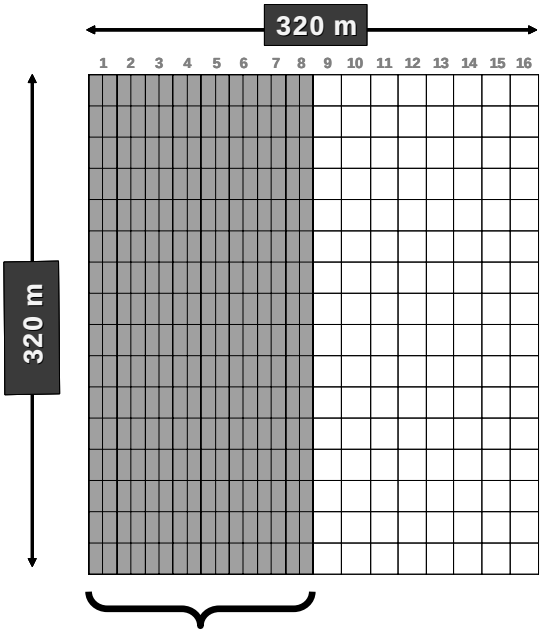


Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Caetetus.

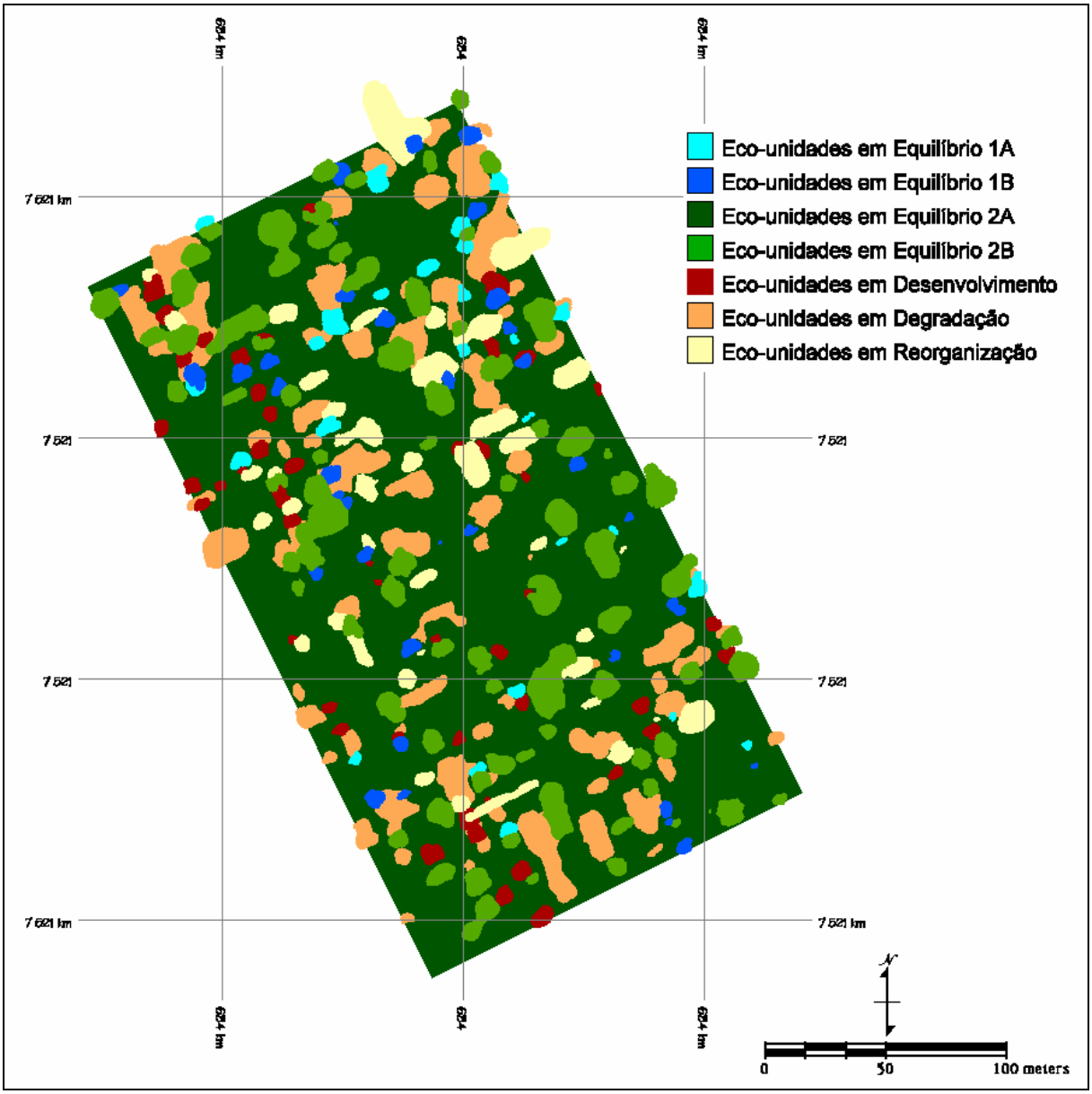


Figura 3 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico na Estação Ecológica de Caetetus.

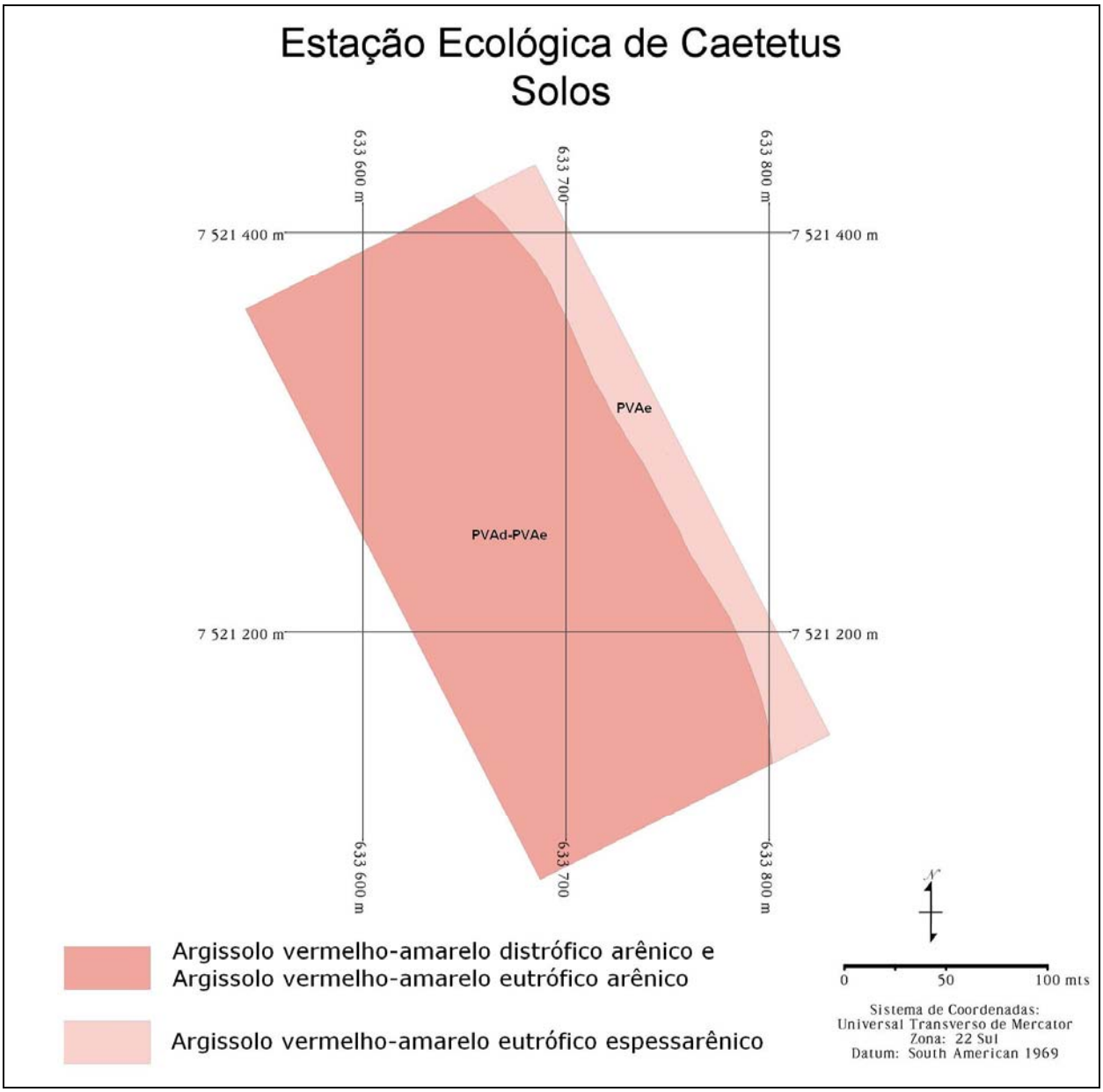


Figura 4 – Mapa de classes de solo em 5,12 ha da Parcela Permanente da E. E. de Caetetus.

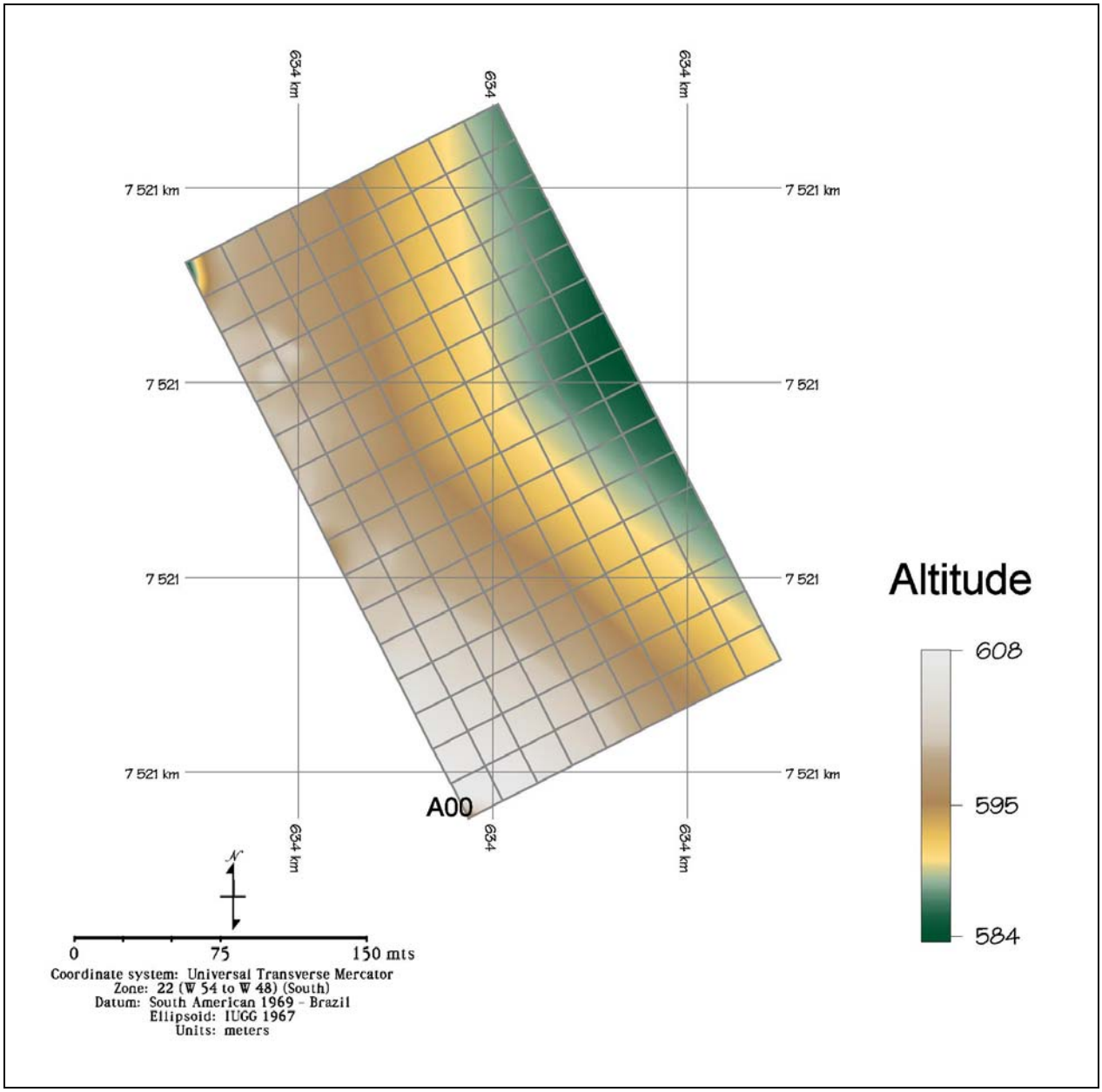


Figura 5 – Mapa hipsométrico de 5,12 ha da Parcela Permanente da E. E. de Caetetus

ARTIGO 3

Avaliação de um método de análise silvigênica em um cerradão[1]

(Organizado segundo as normas da Revista Brasileira de Botânica)

REJANE TAVARES BOTREL[2], KIKYO YAMAMOTO[3], RICARDO RIBEIRO RODRIGUES[4]

Autor para correspondência: Rejane Tavares Botrel (rtbotrel@yahoo.com.br)

Título resumido: Avaliação da análise silvigênica em cerradão.

[1] Parte da tese de doutorado da primeira autora

[2] Doutoranda Biologia Vegetal, IB - Unicamp, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP.
[3] Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP,.
[4] Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, USP, Departamento de Ciências Biológicas,Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Caixa postal 9, CEP 13418-900, Piracicaba, SP

ABSTRACT - (Evaluation of a method of silvigenic analysis in a cerradão). Aiming to provide an overview of the spatial distribution of patches composed of different regeneration phases by means of mapping the silvigenic mosaic in forests, a line-intercept sampling method of canopy trees was proposed. These patches, or eco-units, are classified according to some tree architectural categories based on features that are presumed to indicate the phases of the silvigenetic cycle (presence or absence of reiteration, height of the tree and evidences of senescence), and others that are presumed to indicate the light conditions that had stimulated reiteration (height of the tree in relation to the middle height of the forest and the position of the morphological inversion point in individual trees). Considering that this method was conceived to the study of the dynamics of regeneration of evergreen tropical forests, the biological meaning of a silvigenic mosaic produced by this method in other forest types, especially of those with open canopies is still not understood. Particularly, there is a question about the value of those tree architectural features that define eco-units to represent phases of the silvigenic cycle, as well as to indicate the light conditions that should induce reiteration of trees in a vegetation type like the cerradão. Even though it is a forest from physionogmical point of view, the cerradão is also a sub-type of cerrado vegetation with many particular features related to extreme edaphic characteristics such as low pH, high levels of minerals like aluminum and water resource only at very deep soil layers. Besides, regeneration processes in cerrado vegetation are still unclear. The distinction of successional species groups in evergreen forests has been based on eco-physiological responses to variations in light condition between tree fall gaps and under closed canopy. Based on a same kind of reasoning, a proposal was made to distinguish shade tolerant and intolerant species in cerrado, aiming implicitly to use these categories to restore disturbed areas of this type of vegetation. However, this classification seems to be arguable since the canopy is usually open in cerrado vegetation, even in cerradão. Aiming to contribute to analyse

these questions, a silvigenic mosaic was produced using the method of line-intercept sampling of canopy trees (with diameter at breast height ≥ 4.8 cm) in an area of 5.12 ha of cerradão in the Ecological Station of Assis (SP). The eco-unit categories were analyzed for their floristic composition and two ecological categories of species, tolerant or intolerant to shade. The inventory resulted in 1296 individuals: 845 trees in steady-state eco-units, 241 trees in aggrading eco-units, and 210 trees in degrading eco-units. Besides, five tree fall gaps (eco-units in reorganization) were recorded. The strong predominance of steady-state eco-units of type 2B found in the area is coherent with the physiognomic characteristics of cerradão, where the open canopy induce early reiteration. The silvigenic mosaic pointed out the relevance of died trees that remain stood by increasing still more the entrance of light. As expected, some shade intolerant species such as *Vochysia tucanorum*, *Xylopia aromatica* and *Plenckia populnea* presented preferencial distribution in eco-units of earlier silvigenetic phases. Otherwise, most of the species, especially the shade tolerants, did not presented any correlation with eco-unit categories. Besides, one species classified as shade tolerant (*Maytenus robusta*) presented correlation with eco-units of earlier silvigenic phases. In general, this study pointed out the limitation of either the classification of species according to their tolerance for shade or the studied method of silvigenic analysis to distinguish phases of regeneration in cerradão.
Key words – Silvigenesis, sucessional characterization, cerradão, Ecological Station of Assis (SP), Brazil.

RESUMO - (Avaliação de um método de análise silvigênica em um cerradão). Visando a fornecer uma visão geral da distribuição espacial de manchas compostas por diferentes fases de regeneração em florestas através do mapeamento do mosaico silvigênico, foi proposto um

método de inventário de árvores de dossel por interceptação de linhas. Estas manchas, ou eco-unidades, são classificadas segundo algumas categorias de arquitetura arbórea baseadas em caracteres presumidos como indicativos de fases do ciclo silvigênico (presença ou ausência de reiteração, altura da árvore e sinais de senescência), e outros caracteres presumidos como indicativos das condições de luz que teriam estimulado a reiteração (altura da árvore em relação à altura média do dossel da floresta e a posição do ponto de inversão morfológica no indivíduo). Considerando-se que este método foi concebido para o estudo de dinâmica de regeneração em florestas tropicais perenifólias, o significado biológico do mosaico silvigênico produzido por este método em outros tipos de floresta, especialmente daqueles que possuem dossel aberto, ainda não está compreendido. Particularmente, há a questão sobre o valor daqueles caracteres da arquitetura arbórea para definir eco-unidades para representar fases do ciclo silvigênico, assim como para indicar as condições de luz que teriam induzido reiteração em árvores de vegetações como o cerradão. Mesmo que seja fisionomicamente uma floresta, o cerradão é um sub-tipo de cerrado com muitos aspectos peculiares relacionados a características extremas do solo como baixo pH, altos níveis de minerais como o alumínio, e recursos hídricos a grandes profundidades. Além disso, processos de regeneração em vegetação de cerrado ainda não estão claros. A distinção de grupos sucessionais de espécies em florestas perenifólias tem sido baseada nas respostas ecofisiológicas às variações nas condições de luz entre clareiras e embaixo do dossel fechado. Há uma proposta baseada no mesmo tipo de raciocínio, de se distinguir espécies tolerantes e intolerantes à sombra com o objetivo implícito de usar estas categorias ecológicas em práticas de recuperação da vegetação de cerrado. Mas este tipo de classificação parece discutível pois o dossel é geralmente aberto em vegetação de cerrado, mesmo no cerradão. Visando a contribuir para a análise destas questões, produziu-se um mosaico silvigênico usando o método de interceptação de linhas para amostrar árvores do dossel (com diâmetro à altura do

peito ≥ 4.8 cm) numa área de 5,12 ha de cerradão na Estação Ecológica de Assis (SP). As categorias de eco-unidades foram analisadas quanto à composição florística e categorias ecológicas de espécies tolerantes e intolerantes à sombra. O inventário resultou em 1296 indivíduos: 845 árvores em eco-unidades em equilíbrio, 241 árvores em eco-unidades em desenvolvimento, e 210 árvores em eco-unidades em degradação. Além disso, cinco clareiras foram registradas. O forte predomínio de eco-unidades em equilíbrio 2B encontrado na área é coerente com características fisionômicas do cerradão, com o dossel aberto induzindo reiteração precoce. O mosaico silvigênico evidenciou a relevância das árvores mortas em pé por aumentarem ainda mais a entrada de luz. Conforme esperado, algumas espécies intolerantes à sombra como *Vochysia tucanorum*, *Xylopia aromatica* e *Plenckia populnea* ocorreram preferencialmente em eco-unidades das fases silvigênicas iniciais. Mas a maioria das espécies, em especial as tolerantes à sombra, não apresentou associação com nenhuma categoria de eco-unidade. Ademais, uma espécie classificada como tolerante à sombra (*Maytenus robusta*) correlacionou-se com eco-unidades de fases iniciais da silvigênese. De maneira geral, tanto a classificação de espécies segundo a tolerância à sombra como o próprio método de análise silvigênica estudado mostraram-se limitadas para distinguir fases de regeneração no cerradão.

Palavras chave – Silvigênese, caracterização sucessional, cerradão, Estação Ecológica de Assis (SP), Brasil.

Introdução

O bioma Cerrado[5] é a segunda maior formação biogeográfica do Brasil, estendendo-se por 23% do território nacional (Ratter *et al.* 1997). Nas últimas décadas, muitas pesquisas vêm sendo realizadas no intuito de se conhecer a complexa estrutura do Cerrado (Bourlière & Hadley 1970, Ratter *et al.* 1973, Durigan & Silveira 1999, Costa & Araújo 2001, Durigan *et al.* 2002, Fidelis & Godoy 2003, Felfili & Assunção 2004, Batalha & Martins 2004, Costa *et al.* 2004, Gomes *et al.* 2004, entre outros).

A literatura contém diferentes definições do Cerrado, com diferentes autores apresentando diferentes subdivisões em função da proporção ou da contribuição para a fisionomia de dois componentes, o lenhoso constituído por árvores e arbustos, e o herbáceo formado por ervas e subarbustos. Segundo Eiten (1979), o Cerrado é um "tipo de vegetação" que ocorre em várias "formas de vegetação" que se apresentam desde campestres bem abertas, como o campo limpo, até as relativamente densas, florestais, como o cerradão. Entre estes dois extremos fisionômicos, são encontradas formas intermediárias como o campo sujo, o campo cerrado e o cerrado. Essa grande variação fisionômica do Cerrado tem sido atribuída à ação do fogo, além de fatores edáficos (Eiten 1972; Coutinho 1978), topográficos e hídricos (Furley & Ratter 1988). Para Ribeiro & Walter (1998), os tipos fisionômicos gerais no bioma Cerrado são enquadrados em formações florestais (mata ciliar, mata de galeria, mata seca e cerradão), savânicas (cerrado, parque de cerrado, palmeiral e vereda) e campestres (campo sujo, campo rupestre e campo limpo). Rizzini (1979) define o cerrado como uma evidente forma de regressão do cerrado, e o campo sujo e o campo cerrado como formas degradadas em graus decrescentes do cerrado, sendo o fogo o principal fator responsável por essa evolução. Em contrapartida, em

[5] Será convencionado o uso da palavra Cerrado com inicial maiúscula para designar o bioma em sentido amplo, e da palavra cerrado com inicial minúscula para designar a formação em sentido estrito, conforme definição por Coutinho (1978), e que equivale em linhas gerais à savana arborizada segundo definição de Veloso (1992).

áreas de Cerrado protegidas do fogo por longos períodos, haveria um aumento significativo na abundância do componente lenhoso, inclusive com a ocorrência de espécies intolerantes ao fogo (Coutinho 1990), podendo então ocorrer uma progressão para o cerradão. Estas hipóteses envolvem aspectos relativos à regeneração do Cerrado após perturbações, mas pesquisas de ordem sucessional são escassas neste bioma e os fatores determinantes do cerradão ainda não estão totalmente esclarecidos.

O cerradão, que possui dossel descontínuo, corresponde a uma formação florestal com aspectos xeromórficos que se caracteriza pela presença de espécies de cerrado e também de espécies de mata. Apesar da presença destas últimas, Rizzini (1979) observa que as condições ambientais existentes no cerradão, principalmente regime de luz, não permitem que a classificação ecológica de suas espécies em categorias sucessionais seja a mesma de uma mata mesófila. Entretanto, apesar da carência de informações objetivas sobre as relações sucessionais nos Cerrados, este autor comenta que evidências oriundas de observações e pesquisas no campo apontam o cerradão e o campo limpo como formações clímaces, respectivamente no planalto de solo profundo e nas chapadas elevadas de solo raso ou compacto.

Por outro lado, em uma pesquisa com vistas ao estabelecimento de bases para recuperação de áreas de Cerrado, Durigan *et al.* (2004) propuseram distinguir suas espécies entre as categorias de tolerantes e intolerantes à sombra, sendo esta classificação baseada em dados de literatura e em observações empíricas sobre os seus locais de distribuição no campo. Os autores não explicitam mas, dado o objetivo deste trabalho, o raciocínio implícito na proposta desta classificação parece ser análogo ao aplicado em análises de sucessão secundária em florestas que se iniciam em clareiras. Ou seja, a recolonização de áreas perturbadas se daria primeiro por espécies intolerantes à sombra – equivalentes às espécies pioneiras ou secundárias iniciais em formações florestais mais fechadas. Sendo o cerradão uma formação fisionomicamente

semelhante a uma floresta estacional semidecídua, embora com maior abertura entre copas do dossel superior, esta hipótese merece ser testada, sobretudo porque não se sabe se espécies intolerantes à sombra compõem, de fato, as fases iniciais de regeneração do Cerrado.

Neste contexto, é interessante considerar um tipo de análise da dinâmica florestal defendido por Oldeman (1978). Este autor propôs o estudo da dinâmica de florestas tropicais com base na arquitetura arbórea, mais precisamente nas alterações arquiteturais ao longo do processo de construção da floresta que Hallé *et al*. (1978) definiram como silvigênese. Esta é uma abordagem alternativa para estudos sobre aspectos do funcionamento e desenvolvimento do mosaico florestal e tem como fundamento principal o pressuposto de que caracteres da morfologia arbórea como altura total, altura do fuste e presença de reiterações de reação à luz permitem caracterizar etapas da silvigênese. Portanto, os métodos de análise silvigênica se diferenciam dos demais métodos usuais de análise da dinâmica florestal por não dependerem da taxonomia e de conhecimentos auto-ecológicos das espécies (Engel, 1993). Torquebiau (1986), seguindo a abordagem de Oldeman (1978, 1983), sugeriu um método de campo intitulado "interceptação de linhas para inventário das árvores do dossel" para mapear o mosaico florestal. De indivíduos do dossel que interceptam linhas paralelas colocadas a espaços regulares, são anotados os dados morfológicos acima citados, além de sinais de senescência. Os indivíduos são categorizados pela ausência ou pela presença de reiteração, além de altura total e do fuste. Um mapa é produzido e os indivíduos das mesmas categorias morfológicas que se encontram espacialmente adjacentes são graficamente unidos para compor eco-unidades de diferentes categorias que, presumidamente, representam fases locais do ciclo silvigênico. Este seria iniciado com clareiras (*chablis*) que compõem as eco-unidades em reorganização, em desenvolvimento (indivíduos sem reiteração), em equilíbrio (com reiteração) e em degradação (indivíduos senis ou mortos em pé).

Apesar da praticidade implícita, este método de inventário silvigênico, concebido e aplicado inicialmente em Florestas Úmidas de Dipterocarpáceas na Indonésia, foi ainda pouco testado no Brasil. Dos quatro estudos conhecidos em formações florestais brasileiras, um foi realizado no Espírito Santo em uma das principais seções de Floresta Ombrófila Densa na tipologia da Mata de Tabuleiros (Engel & Prado, 1992) enquanto todos os outros três foram feitos em Florestas Estacionais Semidecíduas localizadas no interior do Estado de São Paulo (Cardoso-Leite, 1995, Oliveira,1997; Botrel *et al.*– Cap. 1[6]). O uso do método de Torquebiau (1986) nestas quatro pesquisas foi satisfatório no sentido que permitiu a descrição do mosaico florestal e evidenciou o nível de perturbação das áreas de estudo. Isto sugere que pelo menos para obter este tipo de resultado, o mesmo método pode ser aplicado em cerradão. Mas à exceção de uma análise realizada por Botrel *et al* (cap.1), a eficácia do método não foi testada nos demais estudos quanto à correspondência entre as categorias de eco-unidades que representariam as fases do ciclo silvigênico e, conseqüentemente, as fases presumidamente correspondentes de sucessão secundária. Os resultados desta análise por Botrel *et al.* (cap. 1) evidenciaram sérias dificuldades em se estabelecer esta correspondência, com fortes evidências de que o regime de luz decorrente da deciduidade foliar sazonal no tipo florestal estudado pode estar ampliando as área de distribuição de espécies iniciais da sucessão secundária (pioneiras e secundárias iniciais) para setores maduros da floresta, onde supostamente o dossel seria relativamente mais fechado. Se isto acontece numa floresta estacional semidecídua, espera-se que algo semelhante se verifique em cerradão onde o dossel é naturalmente mais aberto. E, se isso for o caso, a classificação de espécies tolerantes ou intolerantes com a expectativa de distinguir espécies iniciais e mais tardias no processo de sucessão secundária em cerradão seria dificilmente satisfeita.

[6] Capítulo 1 desta tese, doravante será citado como Botrel *et al.* (Cap. 1)

Assim, ainda não se conhece qual é ou quais são os significados biológicos do inventário resultante da aplicação do método de Torquebiau (1986) e, portanto, qual ou quais podem ser os usos que se podem atribuir a este método para a caracterização do mosaico de diversos tipos florestais. Cabe ressaltar que as formações florestais já estudadas quanto à silvigênese diferem significativamente do cerradão, principalmente no que diz respeito à estrutura do dossel e à luminosidade sob este. Este aspecto é fundamental pois, diferentemente do mosaico sucessional descrito por Whitmore (1975), com variações da composição florística e/ou dos parâmetros quantitativos dessas espécies na floresta, o mosaico silvigênico (*sensu* Oldeman, 1978), como já citado, se baseia em aspectos arquiteturais da comunidade associados ao regime de entrada de luz no dossel da floresta. Pergunta-se então se a análise silvigênica nestes moldes é ou não aplicável a florestas mais abertas como o cerradão. Além disso, o método de inventário e mapeamento do mosaico silvigênico propõe dispensar dados taxonômicos mas o próprio autor do método (Torquebiau 1986) observa que a arquitetura das árvores pode depender de suas características genéticas, gerando diferentes respostas ao estímulo de luz. Até o momento, dados taxonômicos (florísticos) foram relacionados com as análises de natureza silvigênica apenas por Botrel *et al.* (Cap.1) com resultados que geraram questionamentos tanto quanto ao método de inventário silvigênico como à classificação sucessional das espécies (grupos funcionais). Com isso, surgem algumas questões, tais como: Até que ponto estudos dinâmicos baseados na arquitetura da floresta são eficientes para diagnosticar seu estádio sucessional ou os estádios sucessionais dos componentes do seu mosaico? O método silvigênico, concebido e utilizado em formações florestais distintas do cerradão, sobretudo quanto ao regime de luz, pode ser utilizado nesta formação e gerar resultados com significados biológicos comparáveis àqueles já encontrados? O mosaico resultante da utilização de um método que se baseia unicamente na arquitetura arbórea dos indivíduos é ou não dependente das espécies que ocorrem na área de

estudo? O mosaico silvigênico gerado pelo método de Torquebiau (1986) numa formação florestal relativamente aberta como o cerradão pode discriminar etapas silvigênicas que correspondem a fases sucessionais?

Assim, visando a contribuir tanto para o conhecimento de dinâmica de regeneração do cerradão como para abordar as questões acima, foi realizada uma avaliação da análise silvigênica em um trecho de cerradão no estado de São Paulo. O estudo objetivou, basicamente, verificar se o método de interceptação de linhas para inventário de árvores do dossel proposto por Torquebiau (1986) permite distinguir eco-unidades que representam as fases do ciclo silvigênico em cerradão. Objetivou ainda verificar a hipótese de que espécies intolerantes à sombra devem predominar em eco-unidades das fases iniciais do ciclo silvigênico que, teoricamente, devem corresponder às fases também iniciais de sucessão secundária.

Material e métodos

Área de estudo - A Estação Ecológica de Assis, criada em 1992, localiza-se no oeste do Estado de São Paulo (figura 1), sob as coordenadas 22° 35' S e 50° 22' W, e constitui um dos últimos remanescentes da forma fisionômica cerradão, que originalmente recobria aquela região. Com uma área de 1312,38 ha, a Estação se encontra sobre a Formação Adamantina do grupo Bauru. O relevo regional é de colina, predominando declividades baixas de até 15% e amplitudes locais inferiores a 100 m. Os dois tipos de solo predominantes são o Latossolo vermelho escuro álico e o Podzólico vermelho-amarelo eutrófico. O tipo climático, de acordo com a classificação de Köeppen, é Cwa (mesotérmico) e a precipitação anual média é de 1480 mm, com o período chuvoso se concentrando de outubro a março (Durigan *et al.* 1995). No interior dessa Unidade de Conservação, foi implantada uma parcela de 320 x 320 m, totalizando 10,24 ha, subdividida em 256 sub-parcelas contíguas de 20 x 20 m (400 m^2). Essa área representa uma das 4 parcelas estabelecidas pelo Projeto Temático *Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do*

Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes[7] que integra o programa BIOTA/FAPESP. Para este trabalho, que integra o projeto Parcelas Permanentes, foi utilizada metade da parcela permanente, correspondendo a 5,12 ha (Figura 2).

Caracterização silvigênica - O método utilizado para o levantamento dos dados no campo foi o de interceptação de linhas para inventário das árvores do dossel, descrito por Torquebiau (1986). No interior da parcela estudada, foram dispostas linhas paralelas entre si e distantes 10 m uma da outra. As árvores dominantes, ou seja, aquelas com maior altura nos pontos de interceptação das linhas, tiveram seu número identificador, sua altura total (Ht), altura do fuste (Hf), diâmetro à altura do peito (DAP ≥ 4,8 cm), coordenadas de localização e projeção horizontal (coordenadas x e y) anotados, utilizando como referência as sub-parcelas de 20x20 m. As áreas de clareira que interceptaram as linhas também foram amostradas, medidas e incluídas no mapeamento. O conceito de clareira utilizado nesta pesquisa foi o mesmo adotado por Engel (1993) e Cardoso-Leite (1995) em seus trabalhos, ou seja, as aberturas no dossel que proporcionam uma superfície sem cobertura vegetal no solo, de no mínimo 2 m de diâmetro.

As árvores incluídas no levantamento realizado entre 27/01/2004 a 24/07/2004 foram divididas quanto à sua arquitetura em: árvores do futuro (árvores sem reiteração), árvores do presente (com reiteração) e árvores do passado (com sinais de senescência ou mortas em pé) seguindo o método descrito e detalhadamente apresentado por Torquebiau (1986). Como não ocorreu um grande número de palmeiras no levantamento para justificar a criação de uma nova categoria de eco-unidades, os indivíduos desta categoria taxonômica com sinais de reprodução sexuada foram incluídos na categoria de árvores do presente como sugerido por Torquebiau (1986) e aqueles com sinais de senescência foram incluídos na categoria de árvores do passado. Posteriormente, as árvores do presente foram subdivididas em categorias conforme sua altura

[7] Doravante será referido apenas como Projeto Parcelas Permanentes.

total em relação à metade da altura do dossel, ou seja, do ponto de inversão ecológica da floresta (acima - categoria 1; abaixo - categoria 2) e seu ponto de inversão morfológica (figura 3). A razão altura total (Ht) / altura do fuste (Hf), representa o ponto de inversão morfológica (PI=Hf/Ht), que ocorre quando a árvore diminui seu crescimento em altura (Oldeman, 1978). A posição desse ponto em relação à metade da altura total da árvore, *i.e.*, do ponto de inversão ecológica arbitrado por Torquebiau (1986), separa as categorias A (acima) e B (abaixo) e sugere as condições de luminosidade nas quais o indivíduo emitiu reiterações. O mapeamento das eco-unidades foi realizado manualmente em papel quadriculado (escala 1:10), baseado nas coordenadas das copas das árvores registradas nas linhas de inventário e representa graficamente o mosaico silvigênico. A união das copas de árvores de mesma categoria delimitam cada uma das eco-unidade. As categorias de eco-unidades foram definidas da seguinte forma:

e) Eco-unidades em reorganização: ocupadas por clareiras;

f) Eco-unidades em desenvolvimento: ocupadas por árvores do futuro;

g) Eco-unidades em equilíbrio: ocupadas por árvores do presente:

c.1) Eco-unidades do tipo 1A: ocupadas por árvores do presente 1A.

c.2) Eco-unidades do tipo 1B: ocupadas por árvores do presente 1B.

c.3) Eco-unidades do tipo 2A: ocupadas por árvores do presente 2A.

c.4) Eco-unidades do tipo 2B: ocupadas por árvores do presente 2B.

h) Eco-unidades em degradação: ocupadas por árvores do passado.

O mapa de eco-unidades foi georreferenciado e finalizado por meio do programa TNTmips versão 6.8.

Levantamento florístico - Os dados florísticos utilizados nesta pesquisa foram fornecidos pela equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes. Segundo o método descrito no mesmo, foi realizado um levantamento florístico incluindo todos os indivíduos com DAP (diâmetro à altura

do peito) igual ou superior a 4,8 cm DAP (PAP - perímetro à altura do peito igual ou superior a 15 cm) contidos nas 256 sub parcelas contíguas de 20 x 20 m (400 m^2) totalizando 10,24 ha de área.

As coletas de material-botânico-testemunho foram 'morfotipadas' e identificadas no Laboratório de Sistemática da ESALQ/USP. Foi elaborado um acervo de referência do projeto, que serve para recepção das amostras provenientes do campo e como coleção de referência para a identificação. As duplicatas foram encaminhadas para especialistas nas famílias botânicas ou permutadas com outros herbários do Estado de São Paulo, como UEC, de outros estados brasileiros e do exterior, visando não apenas distribuir as amostras como, sobretudo, obter identificações precisas das espécies. Ao final do projeto, a coleção botânica principal será incorporada ao acervo do Herbário ESA (ESALQ/USP), inclusive os materiais vegetativos de espécies que não tenham sido amostradas em estado fértil durante todo o período do projeto. O levantamento florístico produziu um mapa das espécies com DAP superior a 4,8cm identificadas.

Classificação ecológica das espécies – Adotou-se a proposta de Durigan *et al*. (2004), de distinguir duas categorias ecológicas para as espécies ocorrentes em áreas de Cerrado: 1) Tolerante à sombra: espécies que podem se desenvolver e regenerar na sombra; e 2) Intolerante à sombra: espécies que só se desenvolvem e se regeneram em plena luz. Durigan *et al.* (2004) apresentam uma lista baseada em levantamentos florísticos realizados em fragmentos de vegetação nativa na Bacia do Médio Paranapanema (Franco 2002, Durigan *et al.* 1999, Durigan & Leitão Filho 1995, Meira Neto 1991, Silveira 2001) e dados não publicados do Banco de Dados do Projeto Viabilidade da Conservação dos Remanescentes de Cerrado no Estado de São Paulo (BIOTA – FAPESP) e Banco de Dados do Plano de Desenvolvimento Sustentável para o Entorno da Estação Ecológica de Assis (FNMA).

Análise dos dados – O mapa[8] contendo as espécies arbóreas com DAP ≥ 4,8 cm na área de estudo fornecido pelo projeto temático e o mapa do mosaico silvigênico obtido neste estudo foram cotejados e analisados seguindo dois objetivos.

Visando a verificar se há relação entre espécies e categorias de eco-unidades elaborou-se uma tabela a partir do cruzamento do mapa do mosaico silvigênico com o censo, por meio do programa TNTmips. Essa tabela contém as espécies arbóreas e suas densidades absolutas nas diferentes eco-unidades componentes do mosaico silvigênico. Algumas espécies com freqüência muito baixa na área foram excluídas das análises, pois a baixa freqüência é inadequada para avaliar a distribuição espacial das mesmas dentro do mosaico silvigênico. Assim convencionou-se incluir somente espécies representadas por 10 ou mais indivíduos. Nesta tabela, o mapa do mosaico silvigênico (distribuição espacial de eco-unidades) e as espécies arbóreas foram consideradas como variáveis. Para analisar a associação entre essas variáveis, foi aplicado um teste de Qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999) pela seguinte fórmula:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O-E)^2}{E},$$

onde *O* é a freqüência observada para a intersecção da linha i com a coluna j e *E* é a freqüência esperada para esta mesma intersecção. O teste de χ^2 foi aplicado com o objetivo de testar a hipótese de que a freqüência de ocorrência de uma variável (mosaico silvigênico) é dependente da freqüência da segunda variável (espécies arbóreas). Ou seja, verificar se as espécies arbóreas ocorrem preferencialmente em função do mosaico silvigênico. Quando o teste de χ^2 apresentou resultado significativo, foi realizada uma análise de resíduos da tabela de contingência para analisar o comportamento das categorias de eco-unidades em relação a cada espécie arbórea presente na área de estudo com 10 ou mais indivíduos (Pereira 2001) por meio da fórmula:

[8] O mapa de espécies arbóreas fornecido pelo Projeto temático será denominado daqui por diante como censo.

$$Zres = \frac{O - E}{\sqrt{E}\sqrt{(1 - TC/TG)(1 - TL/TG)}},$$

onde *TC* é a soma dos valores dos cruzamentos entre uma categoria de eco-unidades e todas as espécies arbóreas, *TL* é a soma dos valores dos cruzamentos entre cada espécie e todas as categorias de eco-unidades e *TG* é o total geral da tabela. Tanto para verificar a associação entre as variáveis no teste de χ^2 quanto para as categorias de variáveis na análise de resíduos se adotou o nível de significância de 1%. Para este nível de significância, o resíduo deve ser superior a +2,58 (excesso de ocorrências: associação positiva) ou inferior a -2,58 (falta de ocorrências: associação negativa).

Visando a analisar a distribuição espacial dos grupos ecológicos dentro do mosaico silvigênico, foi feito um novo cruzamento utilizando o programa TNTmips versão 6.8, entre o mapa do mosaico silvigênico e do censo, tendo os indivíduos identificados segundo sua classificação ecológica segundo Durigan *et al* (2004). Novamente foi gerada uma tabela de contingência para um novo teste de χ^2. Também foi realizada a análise de resíduos ajustados que permitiu verificar a existência de associação entre as categorias de eco-unidades e os grupos ecológicos.

Resultados e discussão

Caracterização silvigênica - A altura máxima encontrada para as árvores constituintes do mosaico silvigênico foi de 15 m. As árvores presentes no levantamento silvigênico apresentaram diâmetros de copa variando de 1,2 m a 17,2 m. No dossel superior da área estudada, correspondente a 5,12 ha, foram amostrados 1296 indivíduos (253,1 ind/ha) distribuídos entre 845 (65,20%) árvores do presente, 241 (18,59%) árvores do futuro, 210 (16,20%) árvores do passado, além de cinco clareiras (*chablis*). O mosaico silvigênico (figura 5) foi formado por

muitas eco-unidades pequenas. A menor área de eco-unidade encontrada foi de 6,77 m^2 e a maior de 4193,61 m^2. No que se refere às percentagens de cada eco-unidade, aquelas em equilíbrio se destacaram totalizando 74,12% da área mapeada (tabela 1). Em segundo lugar apareceram as eco-unidades em degradação com 14,79% e, em seguida, as eco-unidades em desenvolvimento com 10,63%. As eco-unidades em reorganização, representadas pelas clareiras, ocuparam apenas 0,47% do mapa. Quando se subdivide as eco-unidades em equilíbrio no cerradão estudado, percebe-se uma predominância de eco-unidades do tipo 2B (43,46%). As árvores que constituem as eco-unidades da categoria 2 se encontram entre as mais altas no levantamento, e as da sub-categoria 2B se diferenciam daquelas que constituem as eco-unidades 2A (24,22%) por apresentarem altura do fuste abaixo do seu ponto de inversão ecológica, ou seja, abaixo da metade de sua altura total (Torquebiau 1986). As eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B corresponderam a 3,56% e 2,87% da área mapeada, respectivamente.

Inicialmente, estudando uma floresta com dossel caracteristicamente descontínuo, questionamos se o espaçamento de 10 m adotado em florestas úmidas como as Florestas de Dipterocarpáceas (Torquebiau 1986) e Mata de Tabuleiros (Engel e Prado 1992) seria adequado para mapear o mosaico silvigênico em um cerradão, sem que os resultados perdessem a fidedignidade na representação dos dados coletados no campo. A título de verificação foi feito um "levantamento teste" em um sub-setor de 0,4 ha dentro da área de estudo utilizando espaçamento de 5 m entre linhas. Observou-se aumento na sobreposição de copas, mas as árvores incluídas neste "levantamento teste" geraram um mosaico silvigênico idêntico ao obtido com espaçamento de 10 m entre linhas. Portanto, concluiu-se que o espaçamento utilizado entre linhas (10m) é adequado para delinear o mosaico silvigênico do cerradão estudado.

Mas notamos que, sem comprometer o delineamento do mosaico silvigênico, o espaçamento entre linhas parece gerar diferenças na densidade de árvores amostradas. Além

disso, características da formação estudada como sua estrutura comunitária ou grau de perturbação também parecem exercer influência no parâmetro densidade. Em área de igual tamanho que o presente estudo (5,12 ha) e usando o mesmo método de inventário e espaçamento entre linhas numa floresta estacional semidecídua na Estação Ecológica de Caetetus (Gália, SP) (Botrel *et al.* cap. 1), encontramos 734 indivíduos (143,35 ind/ha), isto é, pouco mais que a metade dos 253,1 ind/ha inventariados no cerradão de Assis. Ambos os levantamentos foram realizados em áreas protegidas sob a forma de Unidade de Conservação. Os históricos das áreas de estudo não indicam grandes distúrbios no passado. Portanto, a diferença no número de indivíduos por hectare possivelmente ocorre devido a diferenças estruturais entre as formações estudadas. No cerradão estudado, as copas das árvores do estrato superior não se tocam e, conseqüentemente o número de indivíduos considerados dominantes (mais altos naquele ponto) interceptando as linhas de inventário é maior que nas florestas onde as copas podem se tocar, tal como ocorre em Florestas Ombrófilas Densas e nas Florestas Estacionais Semidecíduas. De acordo com Franco (2004), o fator água impõe um limite à acumulação de biomassa vegetal. O alto investimento em estruturas subterrâneas, que é característico de espécies lenhosas do Cerrado, afeta o balanço de carbono, representando um escoamento importante dos produtos fotossintéticos que poderiam ser investidos no desenvolvimento da parte aérea. É possível que isto explique ao menos em parte o tamanho relativamente menor das copas das árvores no cerradão e o seu dossel aberto.

Já num levantamento silvigênico, também usando o método de Torquebiau (1992) e espaçamento entre linhas de 10 m em uma reserva de Mata de Tabuleiros, um tipo de Floresta Ombrófila Densa, Engel e Prado (1992) encontraram 106 indivíduos (212 ind/ha). Apesar de atualmente estar inserida em uma Unidade de Conservação, Engel e Prado (1992) observaram que esta área de estudo sofreu maiores distúrbios no passado, provavelmente extração seletiva de

madeira, o que pode explicar parcialmente a densidade de indivíduos superior à encontrada por Botrel *et al.* (cap.1) e próxima à encontrada para o cerradão. Mas é difícil precisar quanto deste resultado sobre densidade se deve ao tamanho da área amostral e ao setor escolhido para o estudo ou, ainda, à estrutura comunitária de uma Mata de Tabuleiros.

Por outro lado, em inventários silvigênicos em Florestas Estacionais Semidecíduas usando espaçamento de 5 m, Oliveira (1997) encontrou 496 ind./ha, enquanto Cardoso Leite (1995), analisando 3 áreas consideradas bem preservadas, encontrou 421 ind./ha, 358 ind./ha, 358 ind./ha indivíduos arbóreos respectivamente. Oliveira (1997) observa que sua área de estudo compreende uma floresta bastante perturbada, o que poderia explicar a alta densidade encontrada, de cerca de 3 a 4 vezes maior que a encontrada por Botrel *et al.* (Cap.1). Mas as densidades encontradas por Cardoso Leite (1995) em áreas relativamente pouco perturbadas também foram altas, entre 2,6 e 2,9 vezes maiores que a encontrada por Botrel *et al.* (cap.1) no mesmo tipo florestal. Portanto, o espaçamento entre linhas (5 m) usado por Oliveira (1997) e por Cardoso Leite (1995) pode ter sido responsável, ao menos em parte, pela diferença na densidade.

A altura das árvores fornece informações importantes sobre o mosaico silvigênico. Em nosso estudo, as árvores categorizadas como sendo do presente e do futuro apresentaram comportamentos particulares sobre esta variável (figura 4). De acordo com Torquebiau (1986), histogramas de alturas de árvores do futuro e do presente mostram que a superfície de inversão ecológica, na metade da altura da floresta, é uma realidade biológica que distingue duas classes de altura entre as árvores dessas categorias. No cerradão estudado, ambas as categorias de árvores apresentaram maior número de indivíduos nas classes de altura acima da superfície de inversão ecológica (neste caso 7,5 m) (figura 4) e, como encontrado nos trabalhos de Torquebiau (1986) e de Engel & Prado (1992), apresentaram picos distintos de número de indivíduos (árvores do futuro a 7 m, e árvores do presente a 13 m). Observa-se um número considerável de

indivíduos do futuro acima da superfície de inversão ecológica (figura 4). Em campo, foi freqüente a ocorrência de árvores mortas em pé próximas a árvores do futuro. Oldeman (1978) sugere que a morte de árvores em pé causa as mesmas mudanças energéticas que ocorrem nas clareiras propriamente ditas, embora de forma mais gradual. Pélissier (1997) cita algumas pesquisas na Guiana que mostraram que quase 50% das árvores com DAP > 10 cm não caem formando *chablis* e sim morrem e permanecem em pé, decompondo-se sem criar uma grande abertura no dossel. Então, mesmo não formando *chablis*, essas árvores mortas em pé proporcionam aumento na luminosidade que, aliado à maior luminosidade devido ao dossel descontínuo característico do cerradão, deveria possibilitar a expansão das copas das árvores do futuro. No entanto, a estratégia de investimento no sistema subterrâneo em detrimento da parte aérea (Franco 2004) parece dificultar a passagem das árvores do futuro para a categoria do presente. Lescure (1978) enfatiza o fato de que apesar de uma árvore do futuro manter o crescimento potencial do seu fuste, ela não é sempre mais jovem que aquelas do presente. De fato, no cerradão estudado, observamos que muitas árvores com arquitetura do futuro não possuem nenhum outro aspecto de árvore jovem além de sua arquitetura não reiterada.

O padrão do mosaico silvigênico da E. E. de Assis provavelmente reflete as características diferenciadas do cerradão. Em nossa área de estudo, a predominância de eco-unidades em equilíbrio do tipo 2B no mosaico silvigênico contraria os resultados encontrados por Torquebiau (1986), Engel e Prado (1992), Oliveira (1997), Cardoso Leite (1995) e Botrel *et al.* (Cap. 1) que apresentaram predomínio de eco-unidades 2A (tabela 2). De acordo com Torquebiau (1986), eco-unidades em equilíbrio 2A correspondem grosseiramente à clássica "fase madura" da floresta (Whitmore 1975), ou seja, zonas com árvores altas com longos fustes, usualmente com várias camadas intermediárias e um nível inferior sombreado, com poucas plantas pequenas. Ainda segundo este autor, as alturas variáveis dos níveis de inversão

morfológica refletem as condições de crescimento dentro da floresta, as quais, por sua vez, influenciam a arquitetura arbórea. Ou seja, quanto mais baixo e mais aberto o dossel, menores seriam os fustes das árvores; quanto mais alto e mais denso o dossel, maiores seriam os fustes das árvores. De fato, observa-se na área de estudo a formação de poucos estratos verticais e a ocorrência de um dossel menos denso que proporciona uma maior quantidade de luz penetrando o sub-bosque do cerradão quando comparado com formações florestais com dossel relativamente mais denso como na floresta estacional semidecídua. Na floresta estacional semidecídua que estudou, Oliveira (1997) relaciona as eco-unidades em equilíbrio do tipo 2B à ocorrência de clareiras relativamente grandes. No entanto, no cerradão que avaliamos, a ocorrência de poucas clareiras, de tamanho relativamente pequeno, não permite essa associação. Assim, sugere-se que as árvores constituintes das eco-unidades 2B da E. E. de Assis se desenvolveram sob uma matriz florestal baixa e/ou muito provavelmente sem um dossel contínuo. Isso condiz com as características da forma fisionômica do cerradão e com a hipótese de que este pode ter evoluído a partir de um cerrado *sensu stricto*, onde o nível de sombreamento é inferior ao do cerradão atual.

Eco-unidades em equilíbrio compostas por árvores de menor porte com as dos tipos 1A e 1B podem resultar de distúrbios no dossel superior que geraram aberturas que permitiram o desenvolvimento de suas árvores constituintes, mas também podem ser um sinal de processos silvigênicos recentes (Torquebiau 1986). Árvores constituintes das categorias 1A e 1B, de acordo com Torquebiau (1986), estariam anteriormente presentes no estrato médio da floresta, e teriam sido expostas à luz mediante distúrbios mais recentes (árvores 1A) ou menos recentes (árvores 1B). No entanto, a arquitetura de tais árvores também pode ser resultado de outros fatores, como os edáficos, por exemplo. Para Torquebiau (1986), as espécies usualmente encontradas como árvores altas no dossel superior raramente se desenvolvem como árvores pequenas do presente. Estas árvores comportam-se preferivelmente como árvores do futuro altas ou, se elas reiteram

cedo devido a condições abertas, tornam - se altas mas, com fuste pequeno, passam a compor eco-unidades 2B. Se estas considerações forem aplicadas ao cerradão, as eco-unidades do tipo 1B e 1A provavelmente constituem-se de árvores que raramente se tornarão altas.

Comparado às Florestas Ombrófilas e Estacionais Semidecíduas, o cerradão estudado apresenta percentagem muito baixa de eco-unidades em reorganização (tabela 2). Compostas por clareiras (*chablis*) com luz abundante, tais eco-unidades representariam a fase inicial da renovação da floresta. Mas Muniz (2004) comparou o seu regime de luz com o de floresta estacional semidecídua, e encontrou uma amplitude de variação relativamente menor entre as áreas mais e menos sombreadas no cerradão. Além disso, uma característica freqüentemente observada no cerradão e já citada anteriormente, é a presença de árvores mortas em pé, o que impede em parte a formação e o delineamento no mosaico de clareiras de grandes dimensões. Rebertus & Burns (1997), estudando savanas nos Estados Unidos, notaram que a fisionomia deste tipo de formação pode ter origem em incêndios que desencadeiam processos de queda de árvores. Porém não existem registros de incêndios recentes no cerradão da E. E. de Assis e talvez, por este motivo, embora as savanas norte-americanas e as que ocorrem no Brasil sejam diferentes, não haja muitas clareiras na nossa área de estudo. Qualquer que seja o motivo, a ausência de clareiras grandes implica em um mosaico diferenciado, onde uma fase do ciclo silvigênico, a inicial, pode não estar ocorrendo da mesma forma que em outros tipos florestais. De acordo com Pélissier (1997), sob o ponto de vista funcional do mosaico florestal, podem existir diferentes tipos de silvigênese em função da dinâmica global de uma área florestal. O autor distingue dois tipos de silvigênese em florestas. O primeiro deles seria a partir da regeneração em *chablis*, seguindo o esquema geral do ciclo silvigênico proposto por Hallé *et. al.* (1978). Mas este não parece ser o caso do cerradão. O segundo tipo seria por meio da morte em pé de indivíduos do dossel superior, que proporciona o crescimento de indivíduos pré-existentes,

o que parece ser mais coerente com os dados encontrados para o cerradão. Além disso, a descontinuidade do dossel no cerradão também deve ser considerada uma característica importante para a ocorrência de um mosaico silvigênico do segundo tipo, uma vez que proporciona entrada constante de luz com possibilidade de aumentos sazonais em todos os níveis da floresta.

As eco-unidades em degradação (14,79%), constituídas por aquelas árvores com claros sinais de senescência e muitas vezes mortas em pé, foram superiores em percentagem quando comparadas àquelas encontradas em outros estudos de silvigênese (tabela 2). Em tipos florestais diferentes do cerradão, tais eco-unidades representariam potenciais eco-unidades em reorganização. Entretanto, a inexistência da queda de muitas dessas árvores permite que indivíduos suprimidos do sub-bosque se tornem árvores do futuro e, portanto, em eco-unidades em desenvolvimento no mosaico silvigênico, ou então, que passem rapidamente para eco-unidades em equilíbrio 1A ou 1B.

Nossos resultados mostram que o método de análise silvigênico, embora concebido e utilizado em formações florestais distintas do cerradão, pode ser utilizado nesta formação para caracterizar o mosaico silvigênico e descrever espacialmente os processos de construção deste tipo florestal. Os resultados distintos daqueles já encontrados em Floresta Ombrófila Densa e floresta estacional semidecídua foram decorrentes principalmente da própria estrutura do cerradão e, portanto, refletem as condições encontradas pelos indivíduos arbóreos ao longo do seu próprio estabelecimento. O mosaico gerado pelo método de inventário adotado indicou que o trecho estudado se encontra em fase madura apesar de não apresentar, como em outros estudos, uma predominância de eco-unidades em equilíbrio 2A. Sugerimos que a interpretação do mosaico silvigênico para áreas de cerradão deva ser diferente dos padrões estabelecidos para outras formações florestais. A supressão da fase inicial do ciclo silvigênico, devido à quase

ausência de clareiras (*chablis)* no cerradão estudado, sugere um tipo diferente de silvigênese na área de estudo. Isto é, os ciclos silvigênicos parecem começar geralmente antes que os antigos estejam terminados. Diversas fases silvigênicas podem assim se sobrepor em uma mesma área: a fase da regeneração de um novo ciclo começaria assim que as primeiras árvores de um ciclo antigo (na fase de degradação) permitirem que a luz atravesse o dossel. A maior disponibilidade de luz no cerradão poderia ser interpretada analogamente à ocorrência de distúrbios em outras formações florestais, cujas áreas mais perturbadas tenderiam a apresentar um mosaico com predominância de indivíduos bifurcando abaixo da metade de sua altura total.

Mosaico silvigênico × fatores bióticos (florísticos e ecológicos) - Na tabela 3 se encontram as espécies arbóreas que ocorreram com 10 indivíduos ou mais nos 5,12 ha da parcela, bem como sua classificação em grupos ecológicos (tolerantes e intolerantes à sombra, segundo Durigan *et al.* 2004) e a distribuição dos indivíduos nas diferentes categorias de eco-unidades do mosaico silvigênico. Dentre as 56 espécies registradas, 29 seriam tolerantes à sombra (T; 6941 ind.), 16 intolerantes à sombra (I; 2775 ind.) e 11 não foram classificadas (NC; 1488 ind).

De todas as espécies, somente *Plenckia populnea* Reissek apresentou menos de 50% de seus indivíduos nas eco-unidades em equilíbrio. Esta espécie, representada por apenas 10 indivíduos na área de estudo, apresentou 6, 1 e 3 destes nas eco-unidades em degradação, desenvolvimento e equilíbrio, respectivamente.

As oito espécies mais abundantes na área de estudo não apresentaram exclusividade a nenhum tipo de eco-unidade e concentraram sempre mais que 68% dos indivíduos nas eco-unidades em equilíbrio, que são as predominantes na área de estudo. Tais espécies são *Rapanea umbellata* (554 ind.; T.), *Myrcia multiflora* (555 ind.; T) *Tapirira guianensis* (644 ind.; T),

Ocotea corymbosa (962 ind.; T), *Copaifera langsdorfii* (2388 ind.; T), *Xylopia aromatica* (737 ind.;I) *Vochysia tucanorum* (1229 ind.; I) e *Machaerium acutifolium* (740 ind.; NC).

Com base nos pressupostos da classificação ecológica das espécies arbóreas e do método baseado nos conceitos silvigênicos, as espécies intolerantes à sombra deveriam estar concentradas nas eco-unidades em desenvolvimento, que são aquelas que sucedem as clareiras, e nas eco-unidades em reorganização, formadas pelas próprias clareiras. No entanto, nas eco-unidades em reorganização, foram registradas apenas 4 das 16 espécies intolerantes à sombra (I) encontradas na área de estudo. Além disso, a percentagem de ocorrência dessas espécies foi baixa, variando de 0,27% a 2,17%, o que poderia ser explicado pelo registro de poucas clareiras na área de estudo (0,47% da área do mosaico silvigênico). Nas eco-unidades em desenvolvimento, todas as espécies classificadas como intolerantes à sombra, exceto *Guapira noxia* (Netto) Lundell, foram registradas com percentagens muito abaixo do esperado, variando entre 2,44% a 22,22%.

O resultado do teste de χ^2, realizado para verificar a existência de associação entre as espécies ocorrentes na área de estudo e as categorias de eco-unidades, foi significativo no nível de 1% (219,02) indicando que as variáveis não são independentes. De acordo com a análise de resíduos ajustados (RA) (tabela 4), somente 5 espécies, que serão descritas a seguir, contribuíram para o resultado do teste de χ^2. Ou seja, apenas estas apresentaram associação com as categorias de eco-unidades do mosaico.

Devido ao método utilizado para mapear o mosaico silvigênico, somente indivíduos do dossel superior nos pontos amostrais da área de estudo foram utilizados para delimitar as eco-unidades. Mas as espécies aqui analisadas em relação pertencem tanto ao dossel superior como abaixo deste pois estão compreendidos todos os indivíduos levantados, identificados e mapeados

pelo censo, incluindo aqueles que não foram usados para gerar o mosaico silvigênico). Isso deve ser considerado mesmo que esse dossel seja descontínuo como nas áreas de cerradão.

A espécie representada pelo maior número de indivíduos na área de estudo, *Copaifera langsdorfii* (T), apresentou associação negativa com a categoria de eco-unidades em degradação e positiva com as eco-unidades em equilíbrio (tabela 4). Sendo tolerante à sombra, é natural que ela se associe positivamente com as eco-unidades em equilíbrio, formadas por indivíduos de copa mais ampla que permitem um nível de sombreamento um pouco maior que aqueles de outras categorias de eco-unidades.

Uma outra espécie, *Maytenus robusta* (T), apresentou associação positiva com eco-unidades em desenvolvimento que são formadas por árvores com arquitetura não reiterada que podem permitir maior entrada de luz no sub-bosque. Esta é uma associação incoerente pois os indivíduos dessa espécie deveriam estar preferencialmente em ambientes mais sombreados como as eco-unidades em equilíbrio, como ocorreu com *Copaifera langasdorfii.* Mas Berkenbrock & Paulilo (1999), avaliando o efeito da presença e ausência de luz no processo germinativo de sementes de *Maytenus robusta*, constataram que suas sementes respondem positivamente tanto às condições de luz como de escuro. Além disso, os autores detectaram maior crescimento inicial das plântulas sob maior intensidade de luz, nos levando a crer que talvez a classificação proposta por Durigan *et al.* (2004) possa estar equivocada. Mas há controvérsias. *M. robusta* é citada como típica de sub-mata (Gomes *et al.* 2005), o que seria mais coerente com sua classificação como tolerante a sombra. Esses fatos nos remetem à dificuldade de se enquadrar as espécies arbóreas em grupos ecológicos estáveis, visto que suas preferências podem variar ao longo dos seus ciclos de vida.

Vochysia tucanorum (I) apresentou associação positiva com eco-unidades em degradação e em desenvolvimento e negativa com as eco-unidades em equilíbrio. Van den Berg & Oliveira

Filho (1999) citam essa espécie como de ocorrência preferencial em ecótonos, variando de formações vegetais densas até formações mais abertas. De acordo com estes autores e também com Barbosa *et al.* (1999), essa espécie ocorre especialmente nos locais mais iluminados, como pequenas clareiras ou borda de fragmentos florestais. A presença preferencial dessa espécie em eco-unidades em degradação e em desenvolvimento pode indicar a presença de clareiras antigas nessas áreas, embora esta não seja uma exigência, pois Barbosa *et al.* (1999) mostraram que a germinação e o crescimento inicial desta espécie pode ocorrer sob diversas condições de luz. Cabe ainda ressaltar que, além da descontinuidade do dossel superior do cerradão que confere uma maior luminosidade ao dossel inferior, as eco-unidades em degradação muitas vezes foram delineadas na área por indivíduos mortos em pé que, segundo Oldeman (1978), proporcionam, de forma mais gradual, as mesmas mudanças energéticas que ocorrem nas clareiras propriamente ditas. Isso talvez explique a associação positiva de *Vochysia tucanorum* com eco-unidades em degradação.

Duas outras espécies também intolerantes à sombra, *Xylopia aromatica* e *Plenckia populnea,* se associaram positivamente com as eco-unidades em desenvolvimento e em degradação, respectivamente. Este resultado pode ser explicado de modo análogo ao de *Vochysia tucanorum. Xylopia aromatica* é citada por Almeida *et al.* (1998) como sendo mais abundante em áreas mais abertas, sendo encontrada freqüentemente em Cerrados com alta luminosidade. A associação negativa dessa espécie com as eco-unidades em equilíbrio reforça essa observação. *Plenckia populnea* também apresentou associação negativa com as eco-unidades em equilíbrio, mas não dispomos de dados para interpretar este resultado.

O padrão espacial de indivíduos com DAP $\geq$ 4,8 cm das espécies *Vochysia tucanorum, Xylopia aromatica e Copaifera langsdorfii* foi estudado por Capretz (2004) na parcela permanente de cerradão da E. E. de Assis. O autor encontrou diferentes níveis de agregação para

estas espécies, evidenciando suas preferências por determinados locais, como sugerido em nossos resultados. Isto é, estas espécies não possuem distribuição espacial aleatória.

O resultado do teste de χ^2 para verificar possíveis associações entre a classificação ecológica aplicada aos indivíduos e as categorias de eco-unidades foi significativo no nível de 1% (11794,12), indicando a dependência entre as variáveis, tal como ocorreu no teste de associação entre espécies arbóreas e categorias de eco-unidades. A análise de resíduos ajustados (tabela 5) indicou somente associações positivas entre o grupo intolerante à sombra e as categorias de eco-unidades em reorganização e em desenvolvimento. Eco-unidades em reorganização são formadas por clareiras e implicam em locais mais iluminados. A eco-unidades em desenvolvimento também são presumidamente mais iluminadas que as eco-unidades em equilíbrio. Então, é coerente que indivíduos intolerantes à sombra ocorram preferencialmente nestes ambientes. Porém, o que mais chama atenção é que indivíduos tolerantes à sombra não tenham se associado a nenhuma eco-unidade, indicando serem indiferentes ao ambiente que ocupam em relação à luz dentro do mosaico. Como a maioria das espécies inventariadas é tolerante à sombra, e esta categoria não apresentou nenhuma associação com as categorias de eco-unidades, isto significa que a maioria das espécies do cerradão apresentou distribuição espacial aleatória em relação às fases do ciclo silvigênico na área de estudo. Lieberman *et al.* (1995) estimaram um índice de fechamento de dossel para florestas tropicais acima de todas as árvores com DAP $\geq$ 10 cm em 11,11 ha de floresta tropical de terras baixas não perturbadas em La Selva, Costa Rica, e citam que 86,5% das 90 espécies encontradas foram distribuídas aleatoriamente em relação ao fechamento do dossel, ocupando indiscriminadamente as condições de disponibilidade de luz. Este resultado é compatível com nossas observações em cerradão, embora muito mais notável devido ao maior fechamento de dossel na floresta que estes autores

estudaram. Em contrapartida, Dale (2000) cita que as variações espaciais da luz podem levar os indivíduos de uma mesma espécie a serem encontrados juntos em áreas com condições favoráveis, resultando num padrão agregado. Miranda-Melo (2004), estudando padrões de distribuição de *Xylopia aromatica* e *Roupala montana* do Cerrado em Itirapina (SP) cita que seus resultados fortalecem a hipótese de que o padrão espacial de indivíduos adultos seria parcialmente determinado pela luz. Esta é uma observação compatível com as nossas análises, pelo menos no que se refere à *Xylopia aromatica* (tabela 4), espécie intolerante à sombra na classificação que adotamos. Persiste porém a questão referente aos padrões de distribuição de espécies tolerantes à sombra. No cerradão da E. E. de Assis, a quase uniformidade luminosa parece favorecer a distribuição independente da sua classificação ecológica da maioria dos indivíduos. Além disso, os limites entre classes ecológicas são muitas vezes questionáveis, principalmente devido a muitas espécies apresentarem graus variados de tolerância à sombra e ainda responderem diferentemente em diferentes fases ontogenéticas. Isso sugere que a tolerância à sombra talvez não seja adequada ou suficiente para separar ecologicamente os indivíduos no cerradão, para análise de processos de regeneração.

O mosaico resultante de um método baseado em características arquiteturais pode ser eficiente para representar e descrever estruturalmente a formação florestal estudada. O padrão do mosaico silvigênico apresentado possui uma clara predominância de eco-unidades em equilíbrio do tipo 2B o que parece ser compatível com a própria definição fisionômica do cerradão. Também ficou bastante evidente a importância dos indivíduos mortos em pé. Além disso, o mosaico apresentou algumas correlações com os fatores bióticos, como a ocorrência esperada de espécies intolerantes à sombra em fases iniciais da silvigênense. Entretanto, muitas espécies não apresentaram correlação com categoria de eco-unidades, em especial as tolerantes à sombra – ou assim classificadas por Durigan *et al.* (2004). E entre aquelas que apresentaram associação, pelo

menos uma, *Maytenus robusta,* indicou associação contrária ao esperado, sugerindo que a classificação ecológica adotada demanda aprimoramento através de estudos auto-ecológicos. Além disso, esta classificação foi considerada questionável ou pelo menos insuficiente para análises sucessionais ou silvigênicas em cerradão. Re-coleta de dados a intervalos de tempo regulares na área poderão ajudar a acompanhar a evolução das fases do ciclo silvigênico e a aprofundar a compreensão do significado biológico dos mosaicos delineados pelo método de interceptação de linhas e inventário para árvores do dossel em cerradão.

Referências Bibliográficas

ALMEIDA, S.P., PROENÇA, C.E., SANO, S.M. & RIBEIRO, J.F. 1998. Cerrado: espécies vegetais uteis. Embrapa-CPAC, Planaltina, DF.

BARBOSA, A. R., YAMAMOTO, K & VALIO, I. F. M. 1999. Effect of light and temperature on germination and early growth of *Vochysia tucanorum* Mart., Vochysiaceae, in cerrado and forest soil under different radiation levels. Revista Brasileira de Botânica, v.22, n.2 (suplemento): 275-280.

BATALHA, M.A & MARTINS, F.R. 2004. Floristic, Frequence, and Vegetation Life-Form Spectra of a Cerrado Site, Brazilian Journal of Biology, 64: 203-209.

BERKENBROCK, I. S. & PAULILO, M. T. S. 1999 Efeito da luz na germinação e no crescimento inicial de *Maytenus robusta* Reiss. e *Hedyosmum brasiliense* Mart. Revista Brasileira de Sementes, Brasília, 21: 243-248.

BOURLIERE, F & HADLEY, M. 1970. The Ecology of Tropical Savannas, Annual Review of Ecology and Systematics, 1: 125-152.

CARDOSO-LEITE, E. 1995. Ecologia de um fragmento florestal em São Roque, SP: florística, fitossociologia e silvigênese. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

CAPRETZ, R. L. 2004. Análise dos Padrões Espaciais de Árvores de Quatro Formações Florestais do Estado de São Paulo, através de Análises de Segunda Ordem, como a Função K de Ripley. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

COSTA, A.A. & ARAÚJO, G.M. 2001. Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. Acta Botanica Brasílica, 15: 63-72.

COSTA, I.R.da; ARAÚJO, F.S. & LIMA-VERDE, L.W. 2004. Flora e aspectos auto-ecológicos de um encrave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil, Acta Botanica Brasílica, 4: 759-770.

COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de Cerrado. Revista Brasileira de Botânica 1: 17-23.

COUTINHO, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. *In*: Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges (J.G. Goldammer, ed.). Springer-Verlag, Berlim.

DALE, M.R.T. 2000. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press.

DURIGAN, E.; GARRIDO, M. A. de O.; MAX, J. C. M. & TABANEZ, M. F. 1995. Plano de manejo da Estação Ecológica de Assis, Assis, São Paulo.

DURIGAN, G. & LEITÃO FILHO, H.F. 1995. Florística e fitossociologia de matas ciliares do oeste paulista. Revista do Instituto Florestal, 7: 197-239.

DURIGAN, G.; GURGEL-GARRIDO, L. M. A. & GARRIDO, M. A. O. 1999. Desenvolvimento de Plathymenia reticulata Benth em plantio puro e em consorciação com espécies de diferentes estádios sucessionais. Revista do Instituto Florestal, São Paulo, 11: 131-136.

DURIGAN, G. & SILVEIRA, E.R. 1999. Recomposição da mata ciliar em domínio de cerrado, Assis, SP, Scientia Forestalis, 56: 135-144.

DURIGAN, G.; NISHIKAWA, D.L.L.; ROCHA, E.; SILVEIRA, E.R. da: PULITANO, F.M.; REGALADO, L.B.; CARVALHAES, M.A.; PARANAGUÁ, P.A. & RANIERI, V.E.L. 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de Cerrado, Acta Botanica Brasílica, 16: 251-262.

DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M. F. de.; FRANCO, G. A. D. C.; CONTIERI, W. A. 2004. A flora arbustivo-arbórea de Médio Paranapanema: base para a restauração dos ecossistemas naturais. In: Pesquisas em conservação e recuperação ambiental no Oeste paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão (O. Vilas Boas e G. Durigan ,org.).

EITEN, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. The Botanical Review, 38: 201-341.

EITEN, G. 1979. Formas fisionômicas do cerrado. Revista Brasileira de Botânica, 2: 139-148.

ENGEL, V. L. & PRADO, P. I. K. L. 1992. Aspectos da silvigênese de uma Mata Pluvial Atlântica em Linhares, ES. *In* Anais do II congresso nacional sobre essências nativas. Revista do Instituto Florestal 4: 163-168.

ENGEL, V. L. 1993. Silvigênese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicais. Série técnica florestal, Botucatu 1: 1-21.

FELFILI, J.M. & ASSUNÇÃO, S.L. 2004. Fitossociologia de um fragmento de cerrado *sensu stricto* na APA do Paranoá, DF, Brasil, Acta Botanica Brasílica, 18: 903-909.

FIDELIS, A.T. & GODOY,S.A.P. de. 2003. Estrutura de um cerrado *stricto sensu* na gleba cerrado pé-de-gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP, Acta Botanica Brasílica, 17: 531-539.

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, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

FRANCO, C.F. 2004. Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savanas do Brasil Central: relação ao déficit hídrico e ao regime luminoso, *In*: Fisiología Ecológica en Plantas Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas (H. M. CABRERA, ed.), EUV Valparaíso, Chile.

FURLEY, P.A & RATTER, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the central brazilian cerrado and their development. Journal of Biogeography, 15: 97-108.

GOMES, B.Z., MARTINS, F.R. & TAMASHIRO, J.Y. 2004. Estrutura do cerradão e da transição entre cerradão e floresta paludícola num fragmento da International Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. Revista Brasileira de Botânica, 27: 249-262.

GOMES, E. P. C.; FISCH, S. T. V. & MANTOVANI, W. 2005. Structure of tree component in Reserva Ecológica do Trabijú, Pindamonhangaba, São Paulo State, Brazil. Acta Botanica Brasílica, 19: 451-464.

HALLÉ ,F., OLDEMAN, R. A A & TOMLINSON, P. B. 1978. Tropical Trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlim.

LESCURE, J .P. 1978. An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. Vegetatio 37: 53-60.

LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R. & HARTSHORN, G. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 11: 161-178.

MEIRA NETO, J. A. A. 1991. Composição florística e fitossociológica da vegetação de Cerrado *Sensu Lato* da Estação Ecológica de Santa Bárbara (E.E.S.B.), Município de Águas de Santa

Bárbara. Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado. Universidade de Campinas, Campinas.

MIRANDA-MELO, A. A. 2004. Estrutura de populações de Xylopia aromatica e Roupala montana em fragmentos de Cerrado no município de Itirapina-SP. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MUNIZ**,** M.R.A. 2004. Estudo do regime de luz nas quatro principais formações fitogeográficas no estado de São Paulo durante o inverno do ano de 2003. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

OLDEMAN, R. A. A. 1978 Architeture an energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In* Tropical trees as living systems (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds). University Press Cambridge, p. 535-560.

OLDEMAN, R. A. A. 1983. Tropical rainforest, architeture, sylvigenesis and diversity. *In*: Tropical rainforest: ecology and management (S. L. Sutton, T. C.Whitmore & A C.Chadwick, eds). Blackwell Scientific, Oxford, p. 139-150.

OLIVEIRA, R.E. 1997. Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba-SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

PELISSIER, R. 1997. Hétérogénéité spatiale et dynamique d'une forêt dense humide dans les Ghats occidentaux de l'Inde.Institut français de Pondichéry, Inde, Publications du département d'écologie 37: 1-148.

PROGRAMA DE GEOREFERENCIAMENTO TNTmips.versão 6.8 for Windows.

PEREIRA, J. C. R. 2001. Análise de dados qualitativos. Edusp, São Paulo.

RATTER, J. A.; RICHARDS, P. W.; ARGENT, G. & GIFFORD, D.R. 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso 1. The woody vegetation types of the

Xavantina-Cachimbo expedition area. Philosophical Transactions ransactions of the Royal Society of London.

RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F. & BRIDGEWATER, S. 1997. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of Botany**,** 80: 223-230.

REBERTUS, A.J. & B.R. BURNS. 1997. The importance of gap processes in the development and maintenance of oak savannas and dry forests. Journal of Ecology 85: 635-645

RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. Pp. 89-166. *In*: Cerrado: ambiente e flora (S. M Sano, & S. P. Almeida, eds.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina-DF.

RIZZINI, C.T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil - aspectos sociológicos e florísticos. HUCITEC; Ed. Universidade de São Paulo, São Paulo.

SILVEIRA, E. R. 2001. Recuperação da mata ciliar do córrego Tarumã (Tarumã, SP): aspectos estruturais, florísticos e ambientais de quatro diferentes modelos florestais, dez anos após o plantio. Dissertação de mestrado. Escola de engenharia de São Carlos, São Carlos, SP.

TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipteriocarp rainforest in Indonesia and their implications for pratical forestry. Journal of Tropical Ecology, 2: 301-325.

VAN DEN BERG, E. & OLIVEIRA FILHO, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. Flora 194:249-266.

WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the ear east . Claredon Press. Oxford, England.

ZAR, J.H. 1999. Bioestatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall.

Tabela 1 - Estrutura das eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico em área correspondente a 5,12ha no interior da parcela permanente alocada na Estação ecológica de Assis, Assis – SP.

Eco-unidade	Área mín (m^2)	Área máx (m^2)	Área total (m^2)	Área media (m^2)	Área total (%)
Equilíbrio 1A	8,33	93,35	1821,01	26,01	3,56
Equilíbrio 1B	10,36	152,32	1469,38	56,51	2,87
Equilíbrio 2A	11,82	989,22	12385,57	145,71	24,22
Equilíbrio 2B	18,46	4193,61	22225,42	358,47	43,46
Reorganização	22,59	128,42	238,50	47,70	0,47
Desenvolvimento	7,94	222,96	5435,82	53,29	10,63
Degradação	6,77	502,21	7562,22	87,93	14,79

Tabela 2 - Distribuição de área (%) das eco-unidades constituintes de mosaicos silvigênicos construídos através do método de inventário proposto por Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais. Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais

Eco-unidade	Cerradão[1]	FES[2]	FES[3]	FES[4]	Mata de Tabuleiros[5]	Florestas Úmida Dipt.[6]
Equilíbrio 1A	3,56	1,64	7,9	20,32	5,5	2,8
Equilíbrio 1B	2,87	2,00	2,9	6,66	11,7	0,3
Equilíbrio 2A	24,22	60,11	57,0	27,42	42,4	66,8
Equilíbrio 2B	43,46	12,98	16,0	18,8	23,4	11,4
Reorganização	0,47	6,17	5,3	10,9	3,2	4,8
Desenvolvimento	10,63	2,94	6,36	10,8	9,4	12,4
Degradação	14,79	14,16	3,46	5,1	4,3	1,4

1 Cerradão (este estudo); 2 Floresta Estacional Semidecídua (Botrel *et al*, cap 1); 3 Média de três áreas em Floresta Estacional Semidecídua (Cardoso-Leite, 1995); 4 Floresta Estacional Semidecídua (Oliveira, 1997); 5 Floresta Ombrófila Densa (Engel & Prado, 1992); e 6 Média de três áreas em Floresta úmida de Dipterocarpaceaes (Torquebiau 1986).

Tabela 3 – Ocorrência (%) das espécies mais abundantes da E. E. de Assis nas diferentes eco-unidades que compõem o mosaico silvigênico.

ESPECIE	GE	ECO-UNIDADE			
		Degrad	Desenv	Equil	Reorg
Acosmium subelegans (Mohl.)Yakovlev	NC	14,08	9,86	76,06	0,00
Amaioua intermedia Mart.	T	10,58	11,54	77,88	0,00
Bowdichia virgilioides Kunth	I	14,81	7,41	77,78	0,00
Byrsonima laxiflora Griseb.	NC	10,68	15,53	73,79	0,00
Clethra scabra Pers.	T	11,76	11,76	76,47	0,00
Copaifera langsdorffii Desf.	T	11,14	9,76	78,85	0,25
Daphnopsis fasciculata (Meissn.)Nevl.	T	6,90	18,39	74,71	0,00
Erythroxylum deciduum A. St.-Hil.	T	8,00	16,00	76,00	0,00
Eugenia aurata O.Berg.	I	28,00	8,00	64,00	0,00
Eugenia pluriflora DC.	T	30,00	10,00	60,00	0,00
Faramea montevidensis (Cham. & Schltdl.) DC.	NC	12,96	4,63	82,41	0,00
Gochnatia polymorpha (Less.) Cabrera	I	13,87	8,03	77,37	0,73
Guapira graciliflora (Schmidt) Lundell	T	9,09	18,18	72,73	0,00
Guapira noxia (Netto) Lundell	I	9,09	0,00	90,91	0,00
Guapira opposita (Vell.) Reitz	T	9,09	9,09	81,82	0,00
Ixora brevifolia Benth.	NC	5,41	5,41	86,49	2,70
Lafoensia pacari A. St.-Hil	T	21,74	21,74	56,52	0,00
Machaerium acutifolium Vog.	NC	15,95	10,68	72,97	0,41
Machaerium brasiliense Vogel	I	14,63	2,44	82,93	0,00
Maprounea guianensis Aublet	T	19,35	9,68	70,97	0,00
Maytenus robusta Reissek	T	4,55	31,82	63,64	0,00
Miconia ligustroides (DC.) Naudin	T	18,97	6,90	74,14	0,00
Miconia sellowiana Naudin	NC	13,64	18,18	68,18	0,00
Myrcia fallax (Rich.) DC.	T	0,00	12,90	87,10	0,00
Myrcia guianensis (Aubl.) DC.	T	13,10	14,48	72,07	0,34
Myrcia língua Berg.	I	18,42	7,89	73,68	0,00
Myrcia linguiformis (O.Berg)N.Silveira	NC	13,33	16,67	70,00	0,00
Myrcia multiflora (Lam.) DC.	T	12,25	9,01	78,56	0,18
Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.	I	14,29	7,14	78,57	0,00
Myrcia venulosa DC.	T	13,53	10,59	75,88	0,00
Nectandra cuspidata Nees & Mart.	T	25,93	11,11	62,96	0,00
Ocotea corymbosa (Meisn.) Mez	T	13,83	9,25	76,72	0,21
Ouratea spectabilis (Lam.) DC.	I	19,44	22,22	58,33	0,00
Pera glabrata(Schott) Poepp. ex Baill.	T	10,92	8,80	80,28	0,00
Persea pyrifolia (D. Don) Spreng.	T	9,21	3,95	86,84	0,00
Piptocarpha axillaris (Less.) Baker	I	24,39	9,76	65,85	0,00
Platypodium elegans Vogel	I	13,33	13,33	73,33	0,00
Plenckia populnea Reissek	I	60,00	10,00	30,00	0,00
Pouteria ramiflora (Mart.) Radlk.	T	9,09	13,64	77,27	0,00
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	T	9,35	11,51	79,14	0,00
Prunus myrtifolia (L.) Urb.	T	7,69	15,38	76,92	0,00

Continua...

Tabela 3 (continuação)

ESPECIE	GE	ECO-UNIDADE			
		Degrad	Desenv	Equil	Reorg
Qualea cordata (Mart.) Spreng.	I	18,00	12,00	70,00	0,00
Qualea grandiflora Mart.	I	19,57	4,35	73,91	2,17
Rapanea lancifolia (Mart.) Mez	T	11,45	12,65	75,90	0,00
Rapanea umbellata (Mart.) Mez	T	13,18	7,94	77,80	1,08
Siparuna guianensis Aubl.	T	15,15	12,12	72,73	0,00
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	T	10,08	12,40	75,97	1,55
Symplocos mosenii Brand.	NC	10,68	12,10	77,22	0,00
Symplocos pubescens Klotzsch ex Benth.	I	11,11	11,11	77,78	0,00
Symplocos tenuifolia Brand.	T	11,86	18,64	69,49	0,00
Tabebuia sp.	NC	0,00	14,29	85,71	0,00
Tapirira guianensis Aubl.	T	15,53	10,71	73,60	0,16
Terminalia brasiliensis (Cambess. ex A. St.-Hil.) Eichler	NC	17,91	11,94	70,15	0,00
Vochysia tucanorum Mart.	I	16,35	14,24	68,84	0,57
Xylopia aromatica (Lam.) Mart.	I	12,75	17,10	69,88	0,27

Tabela 4 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × espécies arbóreas com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE		
		Degrad	**Desenv**	**Equilíbrio**
	FO	10,00	7,00	54,00
Acosmium subelegans (Mohl.)Yakovlev	**FE**	9,59	7,97	53,44
	RA	0,14	-0,37	0,15
	FO	11,00	12,00	81,00
Amaioua intermedia Mart.	**FE**	14,04	11,67	78,28
	RA	-0,88	0,10	0,62
	FO	4,00	2,00	21,00
Bowdichia virgilioides Kunth.	**FE**	3,65	3,03	20,32
	RA	0,20	-0,63	0,30
	FO	11,00	16,00	76,00
Byrsonima laxiflora Griseb.	**FE**	13,91	11,56	77,53
	RA	-0,84	1,39	-0,35
	FO	2,00	2,00	13,00
Clethra scabra Pers.	**FE**	2,30	1,91	12,80
	RA	-0,21	0,07	0,11
	FO	266,00	233,00	1883,00
Copaifera langsdorffii Desf.	**FE**	321,64	267,33	1793,03
	RA	**-3,75**	-2,51	**4,81**
	FO	6,00	16,00	65,00
Daphnopsis fasciculata (Meissn.)Nevl.	**FE**	11,75	9,76	65,49
	RA	-1,81	2,13	-0,12
	FO	2,00	4,00	19,00
Erythroxylum deciduum A. St.-Hil.	**FE**	3,38	2,81	18,82
	RA	-0,81	0,76	0,08
	FO	7,00	2,00	16,00
Eugenia aurata O.Berg.	**FE**	3,38	2,81	18,82
	RA	2,12	-0,51	-1,31
	FO	3,00	1,00	6,00
Eugenia pluriflora DC.	**FE**	1,35	1,12	7,53
	RA	1,53	-0,12	-1,12
	FO	14,00	5,00	89,00
Faramea montevidensis (Cham. & Schltdl.) DC.	**FE**	14,58	12,12	81,30
	RA	-0,17	-2,18	1,73
	FO	19,00	11,00	106,00
Gochnatia polymorpha (Less.) Cabrera	**FE**	18,36	15,26	102,37
	RA	0,16	-1,17	0,73

Continua...

Tabela 4 (continuação)

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE		
		Degrad	**Desenv**	**Equilíbrio**
Guapira graciliflora (Schmidt) Lundell	**FO**	1,00	2,00	8,00
	FE	1,49	1,23	8,28
	RA	-0,43	0,73	-0,20
Guapira noxia (Netto) Lundell	**FO**	1,00	0,00	10,00
	FE	1,49	1,23	8,28
	RA	-0,43	-1,18	1,20
Guapira opposita (Vell.) Reitz	**FO**	1,00	1,00	9,00
	FE	1,49	1,23	8,28
	RA	-0,43	-0,22	0,50
Ixora brevifolia Benth.	**FO**	2,00	2,00	32,00
	FE	4,86	4,04	27,10
	RA	-1,40	-1,08	1,90
Lafoensia pacari A. St.-Hil.	**FO**	5,00	5,00	13,00
	FE	3,11	2,58	17,31
	RA	1,16	1,60	-2,09
Machaerium acutifolium Vogel	**FO**	118,00	79,00	540,00
	FE	99,52	82,71	554,77
	RA	2,06	-0,45	-1,30
Machaerium brasiliense Vogel	**FO**	6,00	1,00	34,00
	FE	5,54	4,60	30,86
	RA	0,21	-1,79	1,14
Maprounea guianensis Aublet	**FO**	6,00	3,00	22,00
	FE	4,19	3,48	23,33
	RA	0,95	-0,27	-0,56
Maytenus robusta Reissek	**FO**	1,00	7,00	14,00
	FE	2,97	2,47	16,56
	RA	-1,23	**3,06**	-1,27
Miconia ligustroides (DC.) Naudin	**FO**	11,00	4,00	43,00
	FE	7,83	6,51	43,66
	RA	1,22	-1,05	-0,20
Miconia sellowiana Naudin	**FO**	3,00	4,00	15,00
	FE	2,97	2,47	16,56
	RA	0,02	1,04	-0,77
Myrcia fallax (Rich.) DC.	**FO**	0,00	4,00	27,00
	FE	4,19	3,48	23,33
	RA	-2,20	0,30	1,53
Myrcia guianensis (Aubl.) DC.	**FO**	38,00	42,00	209,00
	FE	39,02	32,43	217,54
	RA	-0,18	1,81	-1,18

Continua...

Tabela 4 (continuação)

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE		
		Degrad	**Desenv**	**Equilíbrio**
Myrcia língua *Berg.*	**FO**	7,00	3,00	28,00
	FE	5,13	4,26	28,60
	RA	0,89	-0,65	-0,23
Myrcia linguiformis (O.Berg) N.Silveira	**FO**	4,00	5,00	21,00
	FE	4,05	3,37	22,58
	RA	-0,03	0,95	-0,67
Myrcia multiflora (Lam.) DC.	**FO**	68,00	50,00	436,00
	FE	74,81	62,18	417,02
	RA	-0,87	-1,68	1,92
Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.	**FO**	2,00	1,00	11,00
	FE	1,89	1,57	10,54
	RA	0,09	-0,48	0,29
Myrcia venulosa DC.	**FO**	23,00	18,00	129,00
	FE	22,96	19,08	127,97
	RA	0,01	-0,26	0,19
Nectandra cuspidata Nees & Mart.	**FO**	7,00	3,00	17,00
	FE	3,65	3,03	20,32
	RA	1,89	-0,02	-1,48
Ocotea corymbosa (Meisn.) Mez	**FO**	133,00	89,00	738,00
	FE	129,63	107,74	722,63
	RA	0,33	-2,00	1,20
Ouratea spectabilis (Mart. ex Engl.) Engl.	**FO**	7,00	8,00	21,00
	FE	4,86	4,04	27,10
	RA	1,04	2,09	-2,36
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	**FO**	31,00	25,00	228,00
	FE	38,35	31,87	213,78
	RA	-1,29	-1,31	1,98
Persea pyrifolia (D. Don) Spreng.	**FO**	7,00	3,00	66,00
	FE	10,26	8,53	57,21
	RA	-1,10	-2,02	2,35
Piptocarpha axillaris (Less.) Baker	**FO**	10,00	4,00	27,00
	FE	5,54	4,60	30,86
	RA	2,04	-0,30	-1,40
Platypodium elegans Vogel	**FO**	2,00	2,00	11,00
	FE	2,03	1,68	11,29
	RA	-0,02	0,26	-0,17
Plenckia populnea Reissek	**FO**	6,00	1,00	3,00
	FE	1,35	1,12	7,53
	RA	**4,30**	-0,12	**-3,32**

Continua...

Tabela 4 (continuação)

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE		
		Degrad	Desenv	Equilíbrio
Pouteria ramiflora (Mart.) Radlk.	**FO**	2,00	3,00	17,00
	FE	2,97	2,47	16,56
	RA	-0,61	0,36	0,22
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	**FO**	13,00	16,00	110,00
	FE	18,77	15,60	104,63
	RA	-1,44	0,11	1,06
Prunus myrtifolia (L.) Urb.	**FO**	1,00	2,00	10,00
	FE	1,76	1,46	9,79
	RA	-0,61	0,48	0,14
Qualea cordata (Mart.) Spreng.	**FO**	63,00	42,00	245,00
	FE	47,26	39,28	263,46
	RA	2,50	0,47	-2,32
Qualea grandiflora Mart.	**FO**	9,00	2,00	34,00
	FE	6,08	5,05	33,87
	RA	1,28	-1,44	0,04
Rapanea lancifolia (Mart.) Mez	**FO**	19,00	21,00	126,00
	FE	22,41	18,63	124,95
	RA	-0,78	0,59	0,19
Rapanea umbellata (Mart.) Mez	**FO**	73,00	44,00	431,00
	FE	74,00	61,50	412,50
	RA	-0,13	-2,43	1,88
Siparuna guianensis Aubl.	**FO**	5,00	4,00	24,00
	FE	4,46	3,70	24,84
	RA	0,28	0,16	-0,34
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	**FO**	13,00	16,00	98,00
	FE	17,15	14,25	95,60
	RA	-1,08	0,49	0,50
Symplocos mosenii Brand.	**FO**	30,00	34,00	217,00
	FE	37,94	31,54	211,52
	RA	-1,40	0,47	0,77
Symplocos pubescens Klotzsch ex Benth.	**FO**	2,00	2,00	14,00
	FE	2,43	2,02	13,55
	RA	-0,30	-0,02	0,25
Symplocos tenuifolia Brand.	**FO**	7,00	11,00	41,00
	FE	7,97	6,62	44,41
	RA	-0,37	1,81	-1,03
Tabebuia sp.	**FO**	0,00	2,00	12,00
	FE	1,89	1,57	10,54
	RA	-1,48	0,36	0,91

Continua...

Tabela 4 (continuação)

ESPÉCIE		ECO-UNIDADE		
		Degrad	**Desenv**	**Equilíbrio**
Tapirira guianensis Aubl.	**FO**	100,00	69,00	474,00
	FE	86,82	72,16	484,01
	RA	1,57	-0,41	-0,94
Terminalia brasiliensis (Cambess. ex A. St.-Eichler	**FO**	12,00	8,00	47,00
	FE	9,05	7,52	50,43
	RA	1,06	0,19	-0,98
Vochysia tucanorum Mart.	**FO**	201,00	175,00	846,00
	FE	165,01	137,15	919,85
	RA	**3,19**	**3,63**	**-5,18**
Xylopia aromática (Lam.) Mart.	**FO**	94,00	126,00	515,00
	FE	99,25	82,49	553,26
	RA	-0,59	**5,26**	**-3,38**

Tabela 5 - Cruzamento das categorias de eco-unidades × grupos ecológicos com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 1,96 em negrito).

Eco-unidade		Classificação Ecológica	
		I	T
1A	FO	124,00	239,00
	FE	103,68	259,32
	RA	1,66	-0,66
1B	FO	86,00	175,00
	FE	74,54	186,46
	RA	1,11	-0,44
2A	FO	624,00	1745,00
	FE	676,61	1692,39
	RA	-1,49	0,59
2B	FO	1108,00	3198,00
	FE	1229,84	3076,16
	RA	-2,19	0,88
Reorganização	FO	440,00	855,00
	FE	369,87	925,13
	RA	**2,87**	-1,15
Desenvolvimento	FO	382,00	710,00
	FE	311,89	780,11
	RA	**3,16**	-1,26
Degradação	FO	11,00	19,00
	FE	8,57	21,43
	RA	0,70	-0,28

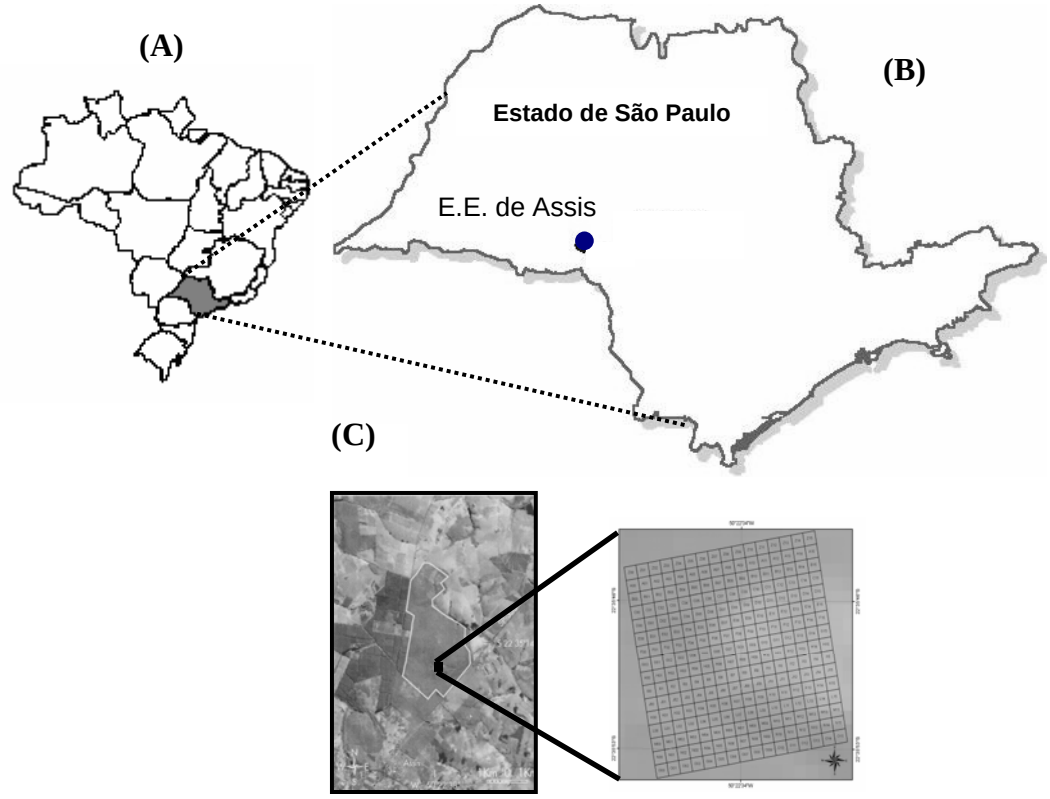


Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Assis no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Assis.

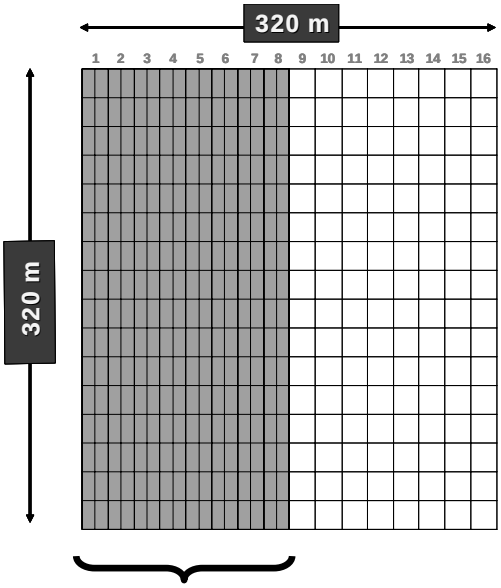


Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis.

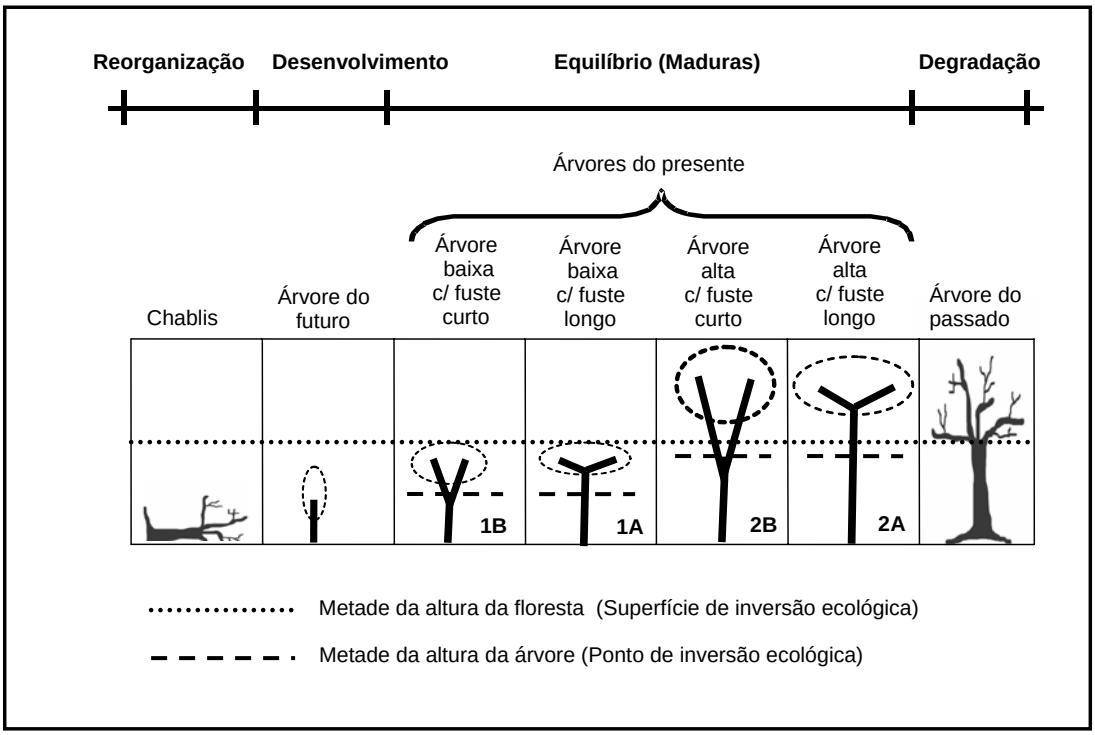


Figura 3 - Esquema para identificação para eco-unidades em equilíbrio. 1 e 2 = primeiro e segundo níveis do dossel, A e B = níveis de inversão morfológica alto e baixo (Engel, 1993, baseado em Torquebiau, 1986).

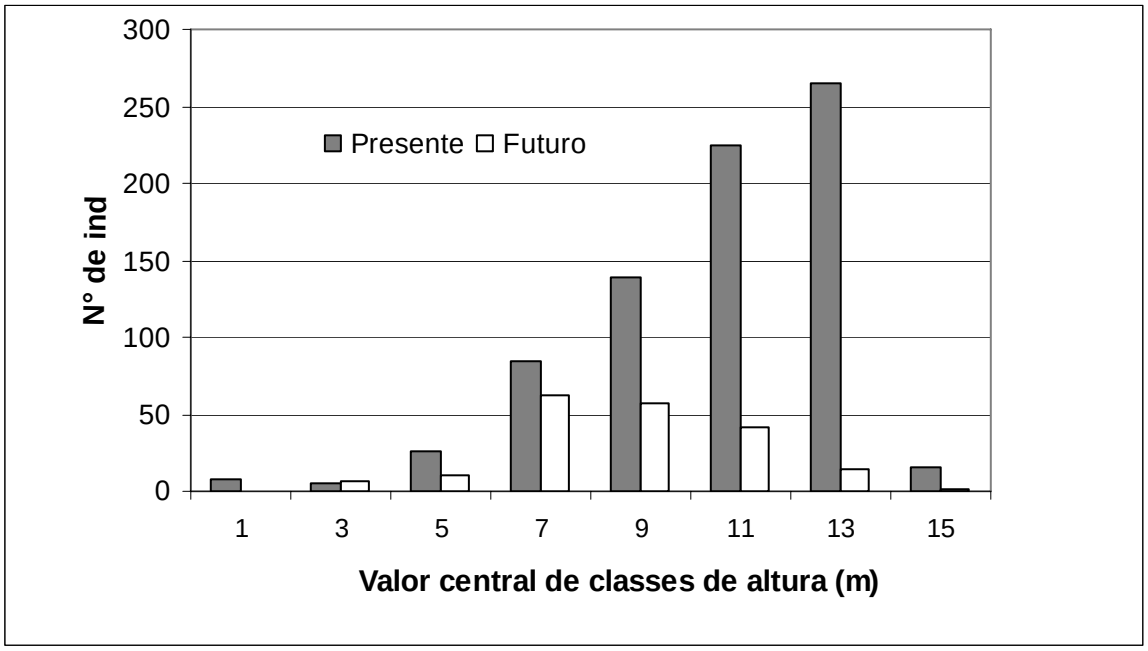


Figura 4 – Distribuição das alturas (freqüências absolutas) das árvores das categorias Presente e Futuro na Estação Ecológica de Assis.

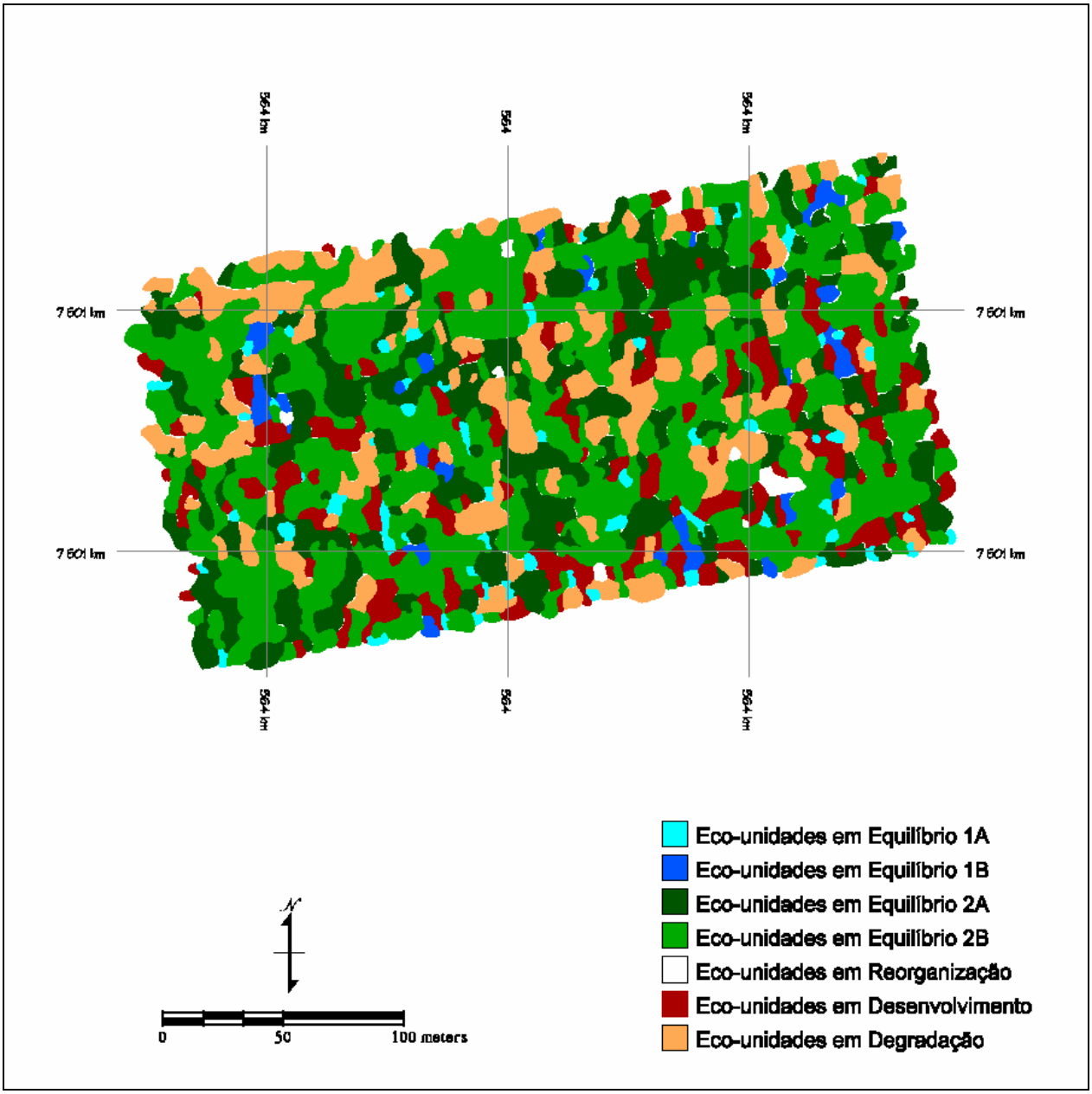


Figura 5 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico em uma área de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis.

ARTIGO 4

A influência de fatores edáficos e topográficos no mosaico silvigênico em um cerradão[1]

(Organizado segundo as normas da Revista Brasileira de Botânica)

REJANE TAVARES BOTREL[2], KIKYO YAMAMOTO[3], RICARDO RIBEIRO RODRIGUES[4]

Autor para correspondência: Rejane Tavares Botrel (rtbotrel@yahoo.com.br)

Título resumido: Relação do mosaico silvigênico com fatores abióticos em cerradão.

---

[1] Parte da tese de doutorado da primeira autora

[2] Doutoranda Biologia Vegetal, IB - Unicamp, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP.
[3] Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP,.
[4] Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, USP, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Caixa postal 9, CEP 13418-900, Piracicaba, SP

ABSTRACT – (The influence of edaphic and topographic factors on a silvigenic mosaic in a Cerradão) The silvigenic mosaic of an area of 5.12 ha of cerradão in the Ecological Station of Assis (São Paulo), described in a previous study, is analysed with regards of the influence of soil and topography on the distribution of the eco-unit categories. The map of silvigenic mosaic was crossed with the maps of soil and topography, and associations between eco-unit categories and soil and topographic features (altitude and declivity) were verified through statistical analyses (Qui-square and adjusted residues). Three altitudinal classes (high, intermediate, and low) and three classes of declivity (weak, moderate, and moderate-strong) were considered. Following decreasing altitudes, the soil types Rhodic Haplustox, Typic Haplustox, Epiaquic Haplustult and Oxysols were found. The Oxysols, in the lowest part, occurred like a band edging a stream. Eco-units in reorganization (tree fall gaps) preferred Rhodix Haplustox and the high altitude class, and avoided Epiaquic Haplustult and the intermediary and the low altitude classes. Aggrading eco-units (juvenile trees without reiteration) preferred Rhodix Haplustox and the high altitude class, and avoided Epiaquic Haplustult and the intermediary and the low altitude classes. Steady-state eco-units of type 1A (trees shorter than the middle height of the canopy and clear bole longer than their own middle height) preferred Rhodix Haplustox and the high altitude class, as well as the moderate-strong declivity class, but avoided Typic Haplustox, Epiaquic Haplustult and the low altitude class. Steady-state eco-units of type 1B (same as 1A but with clear bole shorter than its own middle height) preferred Rhodix Haplustox and Epiaquic Haplustult, but avoided the intermediary and the low altitude classes. Steady-state eco-units of type 2A (trees taller than the middle height of the canopy and with the clear bole longer than their own middle height) preferred Oxysols and Typic Haplustox, as well as the intermediary and the low altitude classes, and avoided Rhodix Haplustox, Epiaquic Haplustult, and the high altitude classes. Steady-state eco-units of type 2B (same as 2A but with the clear bole shorter than their own

middle height) preferred Typic Haplustox, the high and the low altitude classes, and the moderate-strong declivity class, and avoided the Rhodix Haplustox, the intermediary altitude class, as well as the moderate declivity class. The degrading eco-units preferred the Epiaquic Haplustult, the low altitude class, and the moderate declivity class, and avoided the Rhodix Haplustox, the high altitude class, and the moderate-strong declivity class. The preferential distribution of eco-units 2A in extreme altitudinal classes associated with Rhodix Haplustox or Oxysols suggests that this category of eco-unit may be composed of two different species groups, with the trees composing eco-units 2A in the Oxysols belonging at least partly to the riverine forest. The moderate-strong declivity class seems also to be influencing the tree architecture because it may allow lateral light entrance, thus explaining its preference for eco-units 2B. Beside of these few cases, most of the associations indicated by the statistical analyses could not be explained. Whatever, the associations indicate that the physical environmental features influence the pattern of the silvigenic mosaic of cerradão in the Ecological Station of Assis, thus pointing out that the studied method is not quite reliable to characterize the regeneration phases in this type of forest.
Keywords – Silvigenesis, silvigenic mosaic, soil, topography, cerradão, Ecological Station of Assis (SP), Brazil.

RESUMO – (A influência de fatores edáficos e topográficos no mosaico silvigênico em um Cerradão) O mosaico silvigênico de uma área de 5,12 ha de cerradão na Estação Ecológica de Assis (São Paulo), descrito em um estudo anterior, foi analisado quanto à influência do solo e da topografia na distribuição de categorias de eco-unidades. O mapa do mosaico silvigênico foi cruzado com mapas de solo e de topografia, e associações entre categorias de eco-unidades e categorias de solo e de fatores topográficos (altitude e declividade) foram verificadas através de

análises estatísticas (Qui-quadrado e resíduos ajustados). Três classes de altitude (alta, intermediária e baixa) e três classes de declividade (fraca, moderada, e moderada-forte) foram consideradas. Em seqüência, os tipos de solo Argissolo Vermelho, Argissolo Vermelho-Amarelo, Argissolo Amarelo, e Gleissolo foram encontradas seguindo altitudes decrescentes. Os Gleissolos, na parte mais baixa, ocorreram como uma faixa margeando um córrego. Eco-unidades em reorganização (clareiras) ocorreram preferencialmente no Argissolo Vermelho e na classe de altitude mais alta, e evitaram o Argissolo Amarelo e as classes de altitude intermediária e mais baixa. Eco-unidades em desenvolvimento (árvores juvenis sem reiteração) preferiram o Argissolo Vermelho e a classe de altitude mais alta, e evitaram o Argissolo Amarelo e as classes de altitude intermediária e a mais baixa. Eco-unidades em equilíbrio do tipo 1A (árvores mais baixas que a metade da altura do dossel da floresta e com o fuste mais longo que a metade de sua altura total) preferiram o Argissolo Vermelho e a classe de altitude mais alta, assim como sítios de declividade moderada-forte, mas evitaram o Argissolo Vermelho-Amarelo, o Argissolo Amarelo, e a classe de altitude mais baixa. Eco-unidades em equilíbrio tipo 1B (igual a 1A mas com o fuste mais curto que a metade de sua altura total) preferiram os Argissolos Vermelho e Amarelo, e evitaram as classes de altitude intermediária e mais baixa. Eco-unidades em equilíbrio tipo 2A (árvores mais altas que a metade da altura do dossel e com o fuste mais longo que a metade de sua altura total) preferiram Gleissolos e o Argissolo Vermelho-Amarelo, assim com as classes intermediária e mais baixa de altitude, e evitaram os Argissolos Vermelho e Amarelo, assim como a classe mais alta de altitude. Eco-unidades em equilíbrio tipo 2B (igual a 2A mas com o fuste mais curto que a metade de sua altura total) preferiram o Argissolo Vermelho-Amarelo, as classes de altitude mais alta e mais baixa, assim como os sítios com a declividade moderada-forte, e evitaram o Argissolo Vermelho, a classe de altitude intermediária, e os sítios de declividade moderada. Eco-unidades em degradação preferiram o Argissolo

Amarelo, a classe de altitude mais baixa, e os sítios de declividade moderada, e evitaram o Argissolo Vermelho, a classe de altitude mais elevada, e sítios de declividade moderada-forte. A distribuição preferencial de eco-unidades 2A em classes extremas de altitude associada ao Argissolo Vermelho e aos Gleissolos sugere que esta categoria de eco-unidade pode ser composta por dois diferentes grupos de espécies, com as árvores componentes destas eco-unidades nos Gleissolos sendo pertencentes ao menos em parte à Floresta de Galeria. A classe de declividade moderada-forte parece também estar influenciando a arquitetura arbórea por permitir entrada de luz lateral, assim explicando sua preferência por eco-unidades 2B. Além destes poucos casos, a maioria das associações indicadas pelas análises estatísticas não puderam ser explicadas. De todo modo, as associações indicam que fatores edáficos e topográficos influenciam o padrão do mosaico silvigênico da Estação Ecológica de Assis, evidenciando que o método de estudo não é totalmente confiável para caracterizar as fases de regeneração deste tipo de floresta.

Palavras chave – Silvigênese, mosaico silvigênico, solo, topografia, cerradão, Estação Ecológica de Assis (SP), Brasil.

Introdução

O bioma Cerrado[5] compreende a segunda maior região biogeográfica do Brasil, estendendo-se por 23% do território nacional (Ratter *et al.* 1997) e é muito conhecido por sua grande riqueza florística, compreendendo de 3000 a 7000 espécies de plantas vasculares (Castro *et al.* 1999). Sob o ponto de vista fisionômico, Coutinho (1978) sugere que os cerrados apresentam dois extremos: o cerradão, fisionomia na qual predomina o componente arbóreo-arbustivo, e o campo limpo onde há predomínio do componente herbáceo-subarbustivo. As demais fisionomias encontradas - campo sujo, campo cerrado, cerrado (sentido restrito) - podem ser consideradas ecótonos entre o cerradão e o campo limpo.

Num gradiente de fertilidade dos solos, Goodland (1971) associa a ocorrência do cerradão a sítios de fertilidade mais acentuada em relação ao cerrado, mas não o suficiente para serem considerados solos mesotróficos. No entanto, alguns autores (Ratter *et al.* 1973; 1977; Araújo & Haridasan 1988) apontam evidências de que os solos sob cerradão podem ser tanto distróficos quanto mesotróficos, e de que a maior ou menor fertilidade define a sua composição florística e estrutural. Rizzini (1979), inclusive, cita a ocorrência de muitas espécies de matas mesófilas semidecíduas que ocorrem no cerradão sobre solos de razoável fertilidade. Vê-se assim que o solo, particularmente sua fertilidade, tem sido considerado como fator crucial na determinação da diversidade florístico-fisionômica apresentado pelo Cerrado.

Por outro lado, alguns autores consideram a topografia como o fator mais importante entre aqueles responsáveis pelas variações na estrutura das comunidades florestais numa escala local, basicamente por estar correlacionada a outras variáveis ambientais, principalmente as propriedades químicas e físicas dos solos e o regime de águas subterrâneas ou de inundação

[5] Será convencionado o uso da palavra Cerrado com inicial maiúscula para designar o bioma em sentido amplo, e da palavra cerrado com inicial minúscula para designar a formação em sentido estrito, conforme definição por Coutinho (1978), e que equivale em linhas gerais à savana arborizada segundo definição de Veloso (1992).

(Bourgeron 1983, Schiavini 1992, Walter 1995, Oliveira Filho et al. 1989). Para Baruch *et al.* (1996), à medida que a disponibilidade de água e de nutrientes essenciais aumenta, também aumenta o número de espécies lenhosas, particularmente do estrato arbóreo. Pode-se presumir, assim, que a topografia também pode afetar as características florísticas e estruturais do cerradão.

O cerradão é uma formação florestal que, mesmo com dossel mais aberto em relação ao de outras formações florestais, permite que nele se visualize o que Watt (1947) descreveu como mosaico florestal, conforme observado por Botrel *et al.* (Cap. 3). Mas, para Watt (1947), este aspecto de mosaico seria devido ao fato da comunidade florestal ser composta por fases de diferentes idades e com área limitada. Este autor indicou a existência de uma seqüência temporal mais ou menos ordenada entre fases de sucessão ecológica, seqüência esta que o autor chamou de *ciclo de mudança*. Esta seqüência foi mais tarde adaptada para as florestas tropicais por Whitmore (1975) e chamada de *ciclo de crescimento*. Quanto ao mosaico observável no cerradão, se este é de fato composto por manchas em diferentes fases de sucessão é ainda objeto de discussão (Botrel *et al.*, Cap. 3).

Oldeman (1978) propôs o estudo da dinâmica de florestas tropicais através das alterações arquiteturais das árvores ao longo do processo de construção da floresta, denominado silvigênese por Hallé *et al.* (1978). De modo análogo ao *ciclo de mudança* e *ciclo de crescimento*, acima citados, estes autores identificaram ciclos silvigênicos que compreenderiam fases identificáveis através de categorias de morfologia arbórea definidas, basicamente, através da altura total, altura do fuste, presença de reiterações, e sinais de senescência. As três primeiras características são propostas com base no pressuposto de que elas corresponderiam a respostas do indivíduo às condições de luz às quais cada indivíduo arbóreo é submetido ao longo de sua ontogenia. Aplicando estes conceitos de Oldeman (1978) e Hallé *et al.* (1978), Torquebiau (1986) propôs um método denominado "interceptação de linhas para inventário das árvores do dossel" para

mapear o mosaico florestal ou o que este autor denominou mosaico silvigênico. Esse mapeamento pretende permitir a visualização espacial de manchas compostas por diferentes estádios sucessionais, manchas estas denominadas eco-unidades. Teoricamente, as categorias de eco-unidades devem corresponder a fases locais do ciclo silvigênico que, por sua vez, seriam equivalentes a estádios sucessionais. Mas como as eco-unidades são identificadas através de caracterização morfológica das árvores, fatores abióticos que influenciam a morfologia arbórea podem afetar a identificação das fases do ciclo silvigênico.

No cerradão, que integra o bioma do Cerrado, onde os solos desempenham papel importante na diferenciação das suas fisionomias, é particularmente necessário verificar o seu efeito no padrão do mosaico silvigênico. Igualmente, é importante verificar o efeito da topografia neste padrão pois, conforme já observamos acima, este é um fator considerado importante na variação estrutural em comunidades florestais.

A visualização de dados dispostos espacialmente permite investigar a relação de situações ambientais com padrões e estruturas biológicas referentes ao objeto de estudo. Além disso, a possibilidade de se relacionar elementos da paisagem, utilizando informações espacializadas provenientes de diversas fontes, proporciona também uma nova abordagem para antigas questões ecológicas (Roughgarden *et al.* 1991). Assim, usando este tipo de ferramenta, este trabalho tem por objetivo verificar se o mosaico silvigênico encontrado por Botrel *et al.* (Cap. 3) em um trecho de cerradão localizado na Estação Ecológica de Assis (SP) é influenciado por fatores edáficos e topográficos. A influência destes fatores, caso seja verificada, representa um problema para a aplicação deste método no tipo de vegetação estudado, comprometendo a presumida correspondência entre categorias de eco-unidades e fases de sucessão ecológica.

Material e métodos

Área de estudo - A Estação Ecológica de Assis, criada em 1992, localiza-se no oeste do Estado de São Paulo (figura 1), sob as coordenadas 22º 35' S e 50º 22' W, e constitui um dos últimos remanescentes de cerradão que originalmente recobria aquela região (Plano de Manejo em http//www.iflorestsp.br/pmeec/planocaetetus). Com uma área de 1312,38 ha, a Estação se encontra sobre a Formação Adamantina do grupo Bauru. O relevo regional é de colina, predominando declividades baixas de até 15% e amplitudes locais inferiores a 100 m. Os dois tipos de solo predominantes são o Latossolo vermelho escuro álico e o Podzólico vermelho-amarelo eutrófico. O tipo climático, de acordo com a classificação de Köeppen, é Cwa (mesotérmico) e a precipitação anual média é de 1480 mm, com o período chuvoso se concentrando de outubro a março (Durigan *et al.* 1995). No interior dessa Unidade de Conservação, foi implantada uma parcela de 320 x 320 m, totalizando 10,24 ha, subdividida em 256 sub-parcelas contíguas de 20 x 20 m (400 m^2). Essa área representa uma das 4 parcelas estabelecidas pelo Projeto Temático *Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes*[6] que integra o programa BIOTA/FAPESP. Para este trabalho, que integra este Projeto, foi utilizada metade da parcela permanente, correspondendo a 5,12 ha (Figura 2).

Caracterização silvigênica – Neste trabalho foi utilizado o mosaico silvigênico dos 5,12 ha de nossa área de estudo elaborado por Botrel *et al.* (Cap.3). Seu mapa encontra-se reproduzido na figura 3. Os dados para obtenção do mosaico foram coletados no período entre 27/01/2004 e 24/07/2004.

Caracterização edáfica – A cartografia de solos realizada com apoio de técnicas de geoprocessamento pela equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes, foi cedida para este

[6] Deste ponto em diante será referido apenas como Projeto Parcelas Permanentes.

estudo. No mapa de solos, reproduzido na figura 4, as classes ou unidades de mapeamento foram definidas por características morfogenéticas seguindo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Embrapa 1999). As unidades taxonômicas foram relacionadas a sistemas internacionais (FAO 1998, Soil Survey Staff 1999). Adotou-se uma definição da legenda preliminar seguida da delimitação entre as unidades de mapeamento, percorrendo-se os limites no campo. Perfis modais (trincheiras) descreveram as unidades taxonômicas e, para cada uma, foram apresentados valores médios de atributos químicos e granulométricos. O método de amostragem foi o da grade regular com malha variável de 20 a 100 m, dependendo da variabilidade espacial de cada área, com 3 profundidades de amostragem por ponto da malha (0-5 cm, 5-25 cm e 40-60 cm). Tal método é empregado em levantamentos detalhados e ultra-detalhados de solos (Embrapa, 1989) e foi utilizado para definição dos mapas temáticos com base na variabilidade espacial dos atributos do solo mais relevantes para o estudo das relações solo-vegetação. Todos os dados referentes ao solo dessas unidades foram georreferenciados com GPS (Sistemas de Posicionamento Global) e geoprocessados em SIG (Sistema de Informações Geográficas), permitindo uma integração estreita entre o banco de dados e a informação cartográfica ou espacial dos solos.

Os principais tipos de solo encontrados na área de estudo foram os Latossolos, com ocorrência de Gleissolo na porção inferior da parcela (Rodrigues 2006). Ainda segundo este autor, os Latossolos encontrados apresentaram variação de cor, o que os levou à classificação, no segundo nível categórico, em Latossolos Amarelos, Latossolos Vermelho-Amarelos e Latossolos Vermelhos. Estas diferenças de cor podem ser relacionadas com a posição topográfica dos mesmos: o mais vermelho ocorreu nas posições mais elevadas e os mais amarelos nas posições de altitude mais baixas. Esta distribuição é explicada pela melhor drenagem nas posições mais elevadas, favorecendo a estabilidade da hematita que possuiu forte efeito pigmentante. Em

direção às posições mais baixas, a tendência é de se conservar mais umidade, que gradualmente torna a goethita mais estável, o que é evidenciado pela formação de uma topocromosseqüência (figuras 5A e 5B), que é finalizada com o Gleissolo, que é caracterizado pela ausência destes óxidos, apresentando uma coloração acinzentada.

Todos os Latossolos foram enquadrados no terceiro nível categórico (classe) como distróficos, apresentando saturação por bases inferior a 50%. No quarto nível (subclasse), os Latossolos Vermelhos distróficos foram enquadrados em argissólicos, psamíticos e típicos. O primeiro diz respeito a solos com relação textural igual ou superior a 1,5 dentro dos primeiros 120 cm e o segundo, a solos com menos de 15% de argila na maior parte dos primeiros 150 cm e relação textural menor que 1,5. Os típicos referem-se a outros solos que não se enquadram nas classes descritas anteriormente (Embrapa 1999). Os Latossolos Vermelho-Amarelos distróficos e os Latossolos Amarelos distróficos apresentaram somente a subclasse típico.

Os Gleissolos são solos hidromórficos constituídos de material mineral e apresentam horizonte glei dentro dos primeiros 50 cm da superfície do solo. Estão periodicamente ou permanentemente saturados por água, salvo se drenados artificialmente. Apresentam cores acinzentadas, azuladas ou esverdeadas devido a compostos ferrosos resultantes da escassez de oxigênio causada pelo encharcamento (Embrapa, 1999).

Na área de estudo foi encontrado o Gleissolo Háplico distrófico típico. Este foi classificado como Háplico no segundo nível categórico (subordem) devido à ausência de materiais sulfídricos, sais ou acúmulo significativo de material orgânico; no terceiro nível (classe), foi enquadrado como distrófico devido à saturação por bases inferior a 50%; e no quarto nível (subclasse) foi classificado como típico por representar o conceito central da classe. As classes de solo na figura 4 foram identificadas com as seguintes siglas: GXbd (Gleissolo Haplico Tb

Distrófico típico); LAd (Latossolo Amarelo Distrófico típico); LVd1 (Latossolo Vermelho Distrófico típico) e LVAd (Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico típico).

Caracterização topográfica – As informações topográficas utilizadas neste estudo para confecção do mapa hipsométrico (classes de altitude) e do mapa de classes de declividade foram fornecidas pela equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes. O método descrito no Projeto para a obtenção dessas informações é descrito a seguir.

O levantamento planialtimétrico de cada trecho florestal foi realizado em escala de 1:1.500, locando os vértices de cada sub-parcela de 20x20 m. As informações foram levantadas com uso de estação total, com precisão angular nominal de 10 mm e linear nominal de 1 mm, com respectivos acessórios como prismas, trenas e bastões telescópicos. As informações foram armazenadas em arquivo .txt e o cálculo topográfico feito usando o programa TOPOESALQ 3.0, desenvolvido pelo Departamento de Engenharia Rural da ESALQ/USP, e as plantas baixas foram ditadas em Autocad, gerando arquivos .dwg e .dxf.

A partir da carta topográfica, foi construído o Modelo Digital de Elevação (DEM) resultante da interpolação das curvas de nível (interpolação pela distância ponderada média) que gerou uma superfície contínua dos valores de altitude. Este modelo foi a base para o mapa hipsométrico (figura 5), ou seja, o mapa de classes de altitude utilizado neste trabalho. Este mapa possui 4 classes de altitude, em ordem crescente de valores: Classe 1: 544,96 a 550,10; Classe 2: 550,10 a 555,25; Classe 3: 555,25 a 560,40; e Classe 4: 560,40 a 565,54. No entanto, visando a facilitar a análise dos resultados no presente estudo, foram utilizadas somente 3 classes (adaptadas a partir do mapa hipsométrico da figura 4) nas análises estatísticas: Classe 1: 545 - 551,17; Classe 2: 551,17 - 557,35 e Classe 3: 557,35 - 563,522. Além disso, a partir do modelo digital de elevação, o Projeto Parcelas Permanentes definiu seis classes de declividade, conforme propostas por Garcia & Piedade (1987): <3% = declividade fraca; 3%-6% = moderada; 6%-12%

= moderada a forte; 12%-20% = forte; 20%-40% = muito forte; e >40% = extremamente forte. Porém, como a variação da declividade não foi muito grande na nossa área de estudo, e algumas das classes ocorreram em percentuais muito pequenos, optou-se neste estudo pela utilização de um número também menor de classes de declividade. Assim, embora o mapa de declividade (figura 6) possua 4 classes para ilustrar a ocorrência de pequenas áreas com declividades extremas, estas 4 classes foram adaptadas para apenas 3 classes nas análises estatísticas. Isto é, as classes de declividade 0%-3% e 3%-6% foram fundidas e formaram a classe 0%-6% (fraca a moderada), enquanto as classes 6%-12% (moderada a forte) e >12% (forte) foram mantidas.

Análise dos dados - O mapa de eco-unidades da área (figura 3) (Botrel *et al.*, Cap.3) foi relacionado ao mapa de classes de solo, ao mapa hipsométrico e ao mapa de declividade. O mapa de eco-unidades foi cruzado com estes outros mapas por meio do sistema de informação geográfica TNTmips versão 6.8. O cruzamento foi realizado aos pares: mapa de eco-unidades x mapa de classes de solo, mapa de eco-unidades x mapa hipsométrico e mapa de eco-unidades x mapa de classes de declividade. Como resultado dos cruzamentos entre os mapas, chegou-se a uma tabela de contingência que apresenta as áreas (m²) de intersecção entre as classes dos mapas cruzados. Nesta tabela, cada mapa foi considerado como uma variável e, para analisar a associação entre essas variáveis, foram aplicados testes de Qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999) pela seguinte fórmula:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O-E)^2}{E},$$

onde *O* é a freqüência observada para a intersecção da linha i com a coluna j e *E* é a freqüência esperada para esta mesma intersecção. O objetivo deste teste foi verificar se a freqüência de ocorrência de uma variável (mapa de eco-unidades) é dependente da freqüência da segunda

variável (mapas de solo, ou de altitude, ou de declividade). Ou seja, buscou-se verificar se as eco-unidades ocorrem preferencialmente em função de alguma categoria da variável ambiental analisada, ou aleatoriamente na área de estudo.

Quando os testes de χ^2 apresentaram resultados significativos, foi realizada uma análise de resíduos da tabela de contingência para analisar o comportamento das categorias dentro de cada variável (Pereira 2001). Para tal análise, foram calculados os resíduos padronizados ou ajustados por meio da fórmula:

$$Zres = \frac{O - E}{\sqrt{E}\sqrt{(1 - TC/TG)(1 - TL/TG)}},$$

onde *TL* é a soma dos valores dos cruzamentos entre uma categoria de eco-unidades e todas as categorias da outra variável (solo ou topografia), *TC* é a soma dos valores dos cruzamentos entre cada categoria da variável em questão (solo ou topografia) e todas as categorias de eco-unidades, e *TG* é o total geral da tabela. A análise de resíduos revela os padrões característicos de cada categoria de cada variável, segundo o excesso ou falta de ocorrências de sua combinação com cada categoria da outra variável. Tanto para verificar a associação entre as variáveis no teste de χ^2 quanto para as categorias de variáveis na análise de resíduos, adotou-se o nível de significância de 1%. Para este nível de significância, o valor absoluto do resíduo ajustado (RA) deve ser superior a 2,58. RA ≥ +2,58 ocorre quando há excesso relativo de ocorrências e indica associação positiva. RA ≤ -2,58 ocorre quando há falta relativa de ocorrências e indica associação negativa.

Resultados e discussão

Mosaico silvigênico × Solos - O resultado do teste de χ^2 para o cruzamento entre categorias de eco-unidades × classes de solo foi significativo no nível de 1% (1048.41) indicando dependência

entre as variáveis analisadas. A análise de resíduos ajustados (tabela 4) mostra que todas as categorias de eco-unidades se associaram com pelo menos duas das classes de solo. Por tipo de solo (figuras 4 e 5), temos:

- LVd1 (Latossolo Vermelho Distrófico típico): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B (árvores baixas), eco-unidades em reorganização (*chablis*) e em desenvolvimento (árvores sem reiteração); e associação negativa com eco-unidades em equilíbrio 2A e 2B (árvores altas) e eco-unidades em degradação (árvores senis ou mortas em pé).
- LVAd (Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico típico): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 2A e 2B; e associação negativa com eco-unidades em equilíbrio 1B, eco-unidades em degradação, em reorganização e em desenvolvimento.
- LAd (Latossolo Amarelo Distrófico típico): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 1B e eco-unidades em degradação; e associação negativa com eco-unidades em equilíbrio 1A e 2A, eco-unidades em reorganização e em desenvolvimento. Neste tipo solo, as eco-unidades em degradação apresentaram ainda o valor positivo mais alto de resíduos ajustados (19,01) indicando uma acentuada preferência pelos locais com LAd.
- GXbd (Gleissolo Háplico Tb Distrófico típico): associação positiva com eco-unidades em equilíbrio 2A; e associação negativa com as eco-unidades em equilíbrio 1B e em degradação. Este foi o tipo de solo, considerado mal ou muito mal drenado (Embrapa, 1999), foi o que apresentou o menor número de associações com categorias de eco-unidades.

A ocorrência preferencial de muitas eco-unidades pelo Latossolo Vermelho Distrófico típico pode ser creditada, ao menos em parte, à grande proporção com que este tipo de solo ocorreu na área (figura 4). Isto posto, há algumas outras considerações que podem ser feitas sobre o padrão de distribuição de eco-unidades em relação ao solo.

Como os solos encontrados na área de estudo foram caracterizados pela baixa fertilidade natural, o cerradão local é do tipo distrófico (Furley & Ratter, 1988). Ribeiro (1983), comparando o estado nutricional de um cerradão e de um cerrado, ambos em Latossolo Vermelho-Escuro no Distrito Federal, concluiu que há poucas diferenças entre as duas formas de vegetação quanto ao estado nutricional das espécies mais comuns e quanto à fertilidade do solo sobre os quais ocorrem. Mas alguns autores destacam as diferenças na composição florística entre cerradões sobre solos mesotróficos e distróficos (Ratter *et al.* 1977, 1978). Araújo e Haridasan (1988) compararam o estado nutricional de dois cerradões em solos distrófico e mesotrófico e mostraram que as concentrações foliares de nutrientes foram mais altas na vegetação em solo mesotrófico. Segundo Haridasan (2001), além das variações na fisionomia, ocorrem também variações na composição florística, estrutura fitossociológica e produtividade desses ecossistemas naturais devido às variações na fertilidade e nas características físicas dos solos. Estes resultados sugerem que diferenças arquiteturais podem decorrer de diferenças nutricionais do solo, mesmo dentro de uma mesma forma fisionômica. Isto é, características edáficas podem, de fato, afetar o padrão de distribuição de eco-unidades no mosaico silvigênico.

Segundo Henriques (2005), devido ao baixo conteúdo de nutrientes, o aumento da densidade e altura da vegetação no cerradão são limitados pela profundidade do solo. Segundo o autor, apenas em uma maior profundidade do solo existe um estoque suficiente de nutrientes para o desenvolvimento de uma maior biomassa da vegetação. Analisando uma toposseqüência (Figura 5B) em nossa área de estudo, Juhász *et al.* (2006) observou que a distribuição dos solos é bastante homogênea, predominando solos profundos e bem drenados do terço superior ao inferior da vertente (T1 a T4), com exceção do sopé onde existe um perfil com drenagem imperfeita em profundidade (T5). A área de solos relativamente profundos e bem drenados corresponde às classes LVd1, LVAd e LAd e, de acordo com a análise de seus horizontes

realizada também por Juhász *et al.* (2006), a profundidade dos solos aumenta de jusante à montante, ou seja, o LAd é o mais profundo no trecho estudado. Neste caso, podemos dizer que não existe um padrão lógico na distribuição das categorias de eco-unidades em relação à profundidade dos latossolos da área de estudo, posto que as árvores mais altas e de copas amplas (2A e 2B) apresentaram associação positiva com o LVAd, que ocorre em posição intermediária e, portanto, com profundidade também intermediária. É pouco provável que esta preferência possa ser creditada à maior na fertilidade do LVAd local pois, segundo Rodrigues (2006), não se verificou variação neste atributo nos latossolos da área.

Por outro lado, pode-se considerar a caracterização da estratégia oligotrófica apresentada por Jordan & Herrera (1981), de adaptação a ecossistemas pobres em nutrientes. Em particular, Jordan (1991) indica a maior produção de raízes em relação à parte aérea como mecanismo para assegurar a nutrição por meio da exploração de um maior volume de solo. Isso talvez explique a associação positiva de eco-unidades em desenvolvimento e de eco-unidades em equilíbrio 1A e 1B com o LVd1. As eco-unidades em desenvolvimento são formadas por árvores não reiteradas que podem estar investindo maior energia na produção de raízes que na emissão de galhos, enquanto que as eco-unidades 1A e 1B são formadas por árvores de menor porte, isto é, com a porção aérea relativamente menor que as árvores que compõem as eco-unidades 2A e 2B. As eco-unidades em reoganização também apresentaram associação positiva com LVd1. No local, estas eco-unidades são muito mais caracterizadas pela presença de árvores mortas em pé do que pela queda destas e subseqüente abertura de *chablis*. Esta situação dificultou a delimitação de clareiras (típicas) no cerradão estudado. De todo modo, este não parece ter sido relevante no delineamento do mosaico silvigênico da área, já que foram raras as eco-unidades em reorganização (com ou sem abertura de *chablis*). Entretanto o reduzido número delas prejudica a discussão deste resultado, isto é, a sua associação positiva com o LVD1.

A despeito da estratégia oligotrófica das espécies, a baixa retenção de água no solo, condicionada pela elevada porosidade total, é um dos fatores que pode definir o padrão vegetacional do cerradão da parcela estudada (Juhász *et al.* no prelo). Isto é, a distribuição das categorias de eco-unidades pode também ter sido influenciada pelo comportamento físico-hídrico dos latossolos. Segundo Juhász *et al.* (2006), estes solos mostraram disponibilidade de água deficiente na área, com stress hídrico por um período relativamente extenso e contínuo na época seca, e descontínuo durante a época chuvosa, principalmente no horizonte superficial que abriga geralmente a maior concentração de raízes das plantas. Esta situação exigiria algum tipo de adaptação para suprir as necessidades hídricas da vegetação dominante do cerradão, tal como o investimento em sistema radicular profundo. Como a equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes só obteve dados edáficos até 60cm de profundidade, não é possível analisar as características dos solos em profundidades maiores. Mas é interessante notar que Oliveira *et al.* (2005), estudando uma área de cerrado próxima a Brasília (DF), observaram que apesar da maior parte das raízes das plantas analisadas estarem próximas à superfície do solo, a pequena biomassa de raízes abaixo de 1m de profundidade foi extremamente importante para a absorção de água das camadas mais profundas de solo. Este tipo de situação não pode ser descartado no presente estudo.

O stress hídrico causado por deficiência de água não ocorre no GXbd (Gleissolo Haplico Tb Distrófico típico), que é um solo hidromórfico e possui como característica a saturação por água periódica ou permanente, salvo se drenados artificialmente (Embrapa 1999). Portanto, a observação de Torquebiau (1986) em Florestas de Dipterocarpáceas, onde eco-unidades em equilíbrio 2A se associaram a solos férteis e bem drenados, difere dos nossos resultados, onde encontramos associação positiva desta categoria de eco-unidade com o gleissolo. Entretanto, a vegetação ocorrente no GXbd no cerradão estudado parece representar uma zona de transição

para mata ciliar, tanto pela sua proximidade com o córrego como pelas diferenças fisionômicas observadas na estrutura da vegetação, cujas espécies parecem estar adaptadas a esta classe de solo. Isto é, este resultado pode estar vinculado à composição florística local.

Embora os latossolos da área de estudo não variem muito quanto à sua fertilidade, apresentaram diferenças na cor (Rodrigues 2006) que, por sua vez está relacionada à posição topográfica, sendo que o mais vermelho ocorreu nas posições mais elevadas e os mais amarelos nas posições mais baixas. Alguns autores (Oliveira-Filho *et al.* 1994, van den Berg e Oliveira-Filho 1999, Rodrigues e Shepherd 2000), referindo-se a florestas ripárias, citam a influência das propriedades físicas e químicas do solo na distribuição das espécies vegetais em florestas, muitas vezes de forma associada ao gradiente topográfico e de umidade de solo. Martins *et al.* (2003) também observam que o gradiente topográfico é caracterizado por alterações nas propriedades físico-químicas do solo. Este é o aspecto a ser analisado no tópico seguinte. Contudo, é importante destacar que a distribuição de categorias de eco-unidades no cerradão estudado é influenciada por fatores edáficos, mesmo que não tenhamos encontrado explicações satisfatórias para muitas das associações encontradas.

Mosaico silvigênico × Caracterização topográfica - O resultado do teste de χ^2 foi significativo no nível de 1% (955,33) para o cruzamento entre o mapa de eco-unidades e o mapa hipsométrico indicando a existência de dependência entre as variáveis analisadas. Os valores dos resíduos ajustados para a tabela de contingência das categorias de eco-unidades e as classes de altitude se encontram na tabela 2. Podemos observar na figura 4 que as menores altitudes predominam na porção oeste-noroeste da área de estudo, e que esta variável aumenta gradativamente em sentido leste.

A análise de resíduos revelou alguns padrões de distribuição de eco-unidades em relação às classes de altitude, com aumento de ocorrência de algumas categorias de eco-unidades à medida que a altitude também aumenta. Isso ocorreu com as eco-unidades em equilíbrio 1B (árvores baixas com fuste curto), eco-unidades em desenvolvimento (árvores sem reiteração) e eco-unidades em reorganização (clareiras) que apresentaram associação negativa com as classes 1 (545 - 551,17m) e 2 (551,17 - 557,35m), de altitudes menores, e associação positiva com a classe 3 (557,35 - 563,522m), de maior altitude. Ao contrário, as eco-unidades em equilíbrio 2A (árvores altas com fuste alto) apresentaram associação positiva com as classes de altitude mais baixas (1 e 2) e negativa na classe de maior altitude (3). As eco-unidades em equilíbrio 2B (árvores altas com fuste baixo) apresentaram associação positiva com as classes mais baixa e mais alta (1 e 3) e negativa com a classe intermediária de altitude (2). As eco-unidades em degradação (árvores senis ou mortas em pé) apresentaram associação positiva com a classe 1 de altitude e negativa com a classe 3. Já as eco-unidades em equilíbrio 1A (árvores baixas com fuste alto) apresentaram apenas associação negativa com a menor classe de altitude. Nem todas estas associações podem ser explicadas com base nos dados disponíveis. Entretanto, consideramos a possibilidade de que alguns destes resultados possam ter alguma vinculação com o lençol freático.

Oliveira-Filho *et al.* (1994) apontam para a importância das diferenças no regime do lençol freático, bem como sua profundidade, na distribuição e estruturação das fisionomias do bioma Cerrado. Acreditamos que essa influência também possa existir dentro de uma mesma fisionomia como o cerradão. No presente estudo, não dispomos de dados referentes ao lençol freático importantes para análise dos resultados obtidos, tais como a profundidade e o regime. Entretanto, algumas particularidades observadas no campo nos permitem inferir o nível do lençol freático em alguns locais da área de estudo. No caso da classe de altitude mais baixa, onde ocorre um solo hidromórfico mais próximo a um córrego, como já citado no item anterior, a maior

umidade do solo é visível. Pode-se considerar, então, que esta maior umidade esteja influenciando a distribuição local de eco-unidades. Haridasan (1994) observa que o surgimento do lençol freático perto da superfície nas baixadas torna os solos menos aptos para a sobrevivência da maioria das espécies arbóreas e arbustivas nativas do Cerrado. Talvez essa seja a explicação para a associação positiva das partes mais baixas com eco-unidades em degradação que são formadas por árvores com claros sinais de senescência ou já mortas mas que permanecem em pé. No entanto, não podemos nos esquecer que as eco-unidades em equilíbrio 2A, formadas pelas árvores mais altas do inventário e de copas amplas, também apresentaram associação positiva com as classes mais baixas de altitude. A causa para esse comportamento diferenciado entre os dois tipos de eco-unidades pode então estar ligada a outros fatores como, por exemplo, a composição de espécies arbóreas de cada uma delas. O desenvolvimento arbóreo depende de fatores como a disponibilidade de recursos ambientais (luz, água, nutrientes) e a constituição genética da espécie, além de sua história de desenvolvimento. Cada fator afeta o crescimento das árvores, isoladamente e em conjunto. Admitida a teoria de nicho (ver *e.g.* Ricklefs, 2003), as espécies podem responder de diferentes formas a uma maior umidade do solo. O aumento na umidade do solo causa diminuição de sua aeração e da resistência à penetração. O primeiro efeito pode limitar o processo de respiração radicular e as trocas gasosas no solo (Grable & Siemer, 1968), o que poderia limitar o desenvolvimento dos indivíduos formadores das eco-unidades em degradação. No entanto, o segundo efeito é benéfico por facilitar o processo de penetração das raízes no solo (Taylor et al., 1966), o que pode ter propiciado a associação positiva das eco-unidades em equilíbrio 2A com os terrenos de altitudes menores. Esta associação estaria em concordância com Cardoso & Schiavini (2002), que observaram que o relevo, em conjunto com a luminosidade, distribuição de nutrientes e

proximidade e possibilidade de saturação de água do solo, age sobre a distribuição das espécies adaptadas, proporcionando-lhes a oportunidade de predomínio.

Cabe ressaltar que a distribuição das categorias de eco-unidades em equilíbrio do tipo 2B, que representam uma fase madura do mosaico silvigênico e que apresentaram maior percentagem de ocorrência na área de estudo (tabela 1), pode também ter uma explicação similar ao ocorrido com as eco-unidades 2A, para sua ocorrência nas duas classes extremas e opostas de altitude. Como já observado anteriormente, a distribuição dos indivíduos arbóreos dentro de uma faixa de variação de altitude na comunidade florestal estudada pode estar condicionada a fatores inerentes ao próprio individuo analisado. Franco (2002) encontrou evidências de que existem diferentes mecanismos (incluindo tolerância ao estresse hídrico) entre as espécies lenhosas do cerrado que permitem compartilhamento de recursos escassos e que contribuem para a alta biodiversidade neste ecossistema. Talvez sejam esses diferentes mecanismos de tolerância intrínsecos às espécies os responsáveis pelo comportamento diferenciado das espécies componentes das eco-unidades em equilíbrio 2B em trechos da área de estudo com diferentes altitudes. Ou seja, um grupo de espécies ocuparia as posições mais altas e outro grupo, as posições mais baixas. Mas seriam necessários estudos de distribuição das espécies nestas áreas para verificarmos esta hipótese.

A distribuição preferencial de eco-unidades formadas por árvores de menor porte (1A e 1B) e por árvores sem reiteração em locais de maior altitude (classe 3 de altitude) pode, inversamente, estar relacionada à umidade relativamente menor nestas áreas, onde as árvores devem investir maior energia no sistema subterrâneo do que na parte aérea. Já a ocorrência preferencial de clareiras nestes mesmos locais é novamente difícil de ser analisada devido à baixa freqüência delas na área.

Quando analisamos o cruzamento entre classes de eco-unidades × classes de declividade, também encontramos dependência entre as variáveis, pois o valor de χ^2 foi significativo no nível de 1% (301,94). Os valores dos resíduos ajustados para a tabela de contingência das categorias de eco-unidades e as classes de declividade se encontram na tabela 3. Segundo Rodrigues (2006), o cerradão estudado na Estação Ecológica de Assis ocupa uma área sobre relevo de colinas amplas. A figura 5 mostra a predominância local de declividades variando de 6 a 12%, as quais se concentraram principalmente na porção oeste, onde também ocorreram manchas de declividades maiores que 12%. Na porção leste, pode-se observar o predomínio de declividades de 3 a 6% entremeadas por pequenas áreas de declividades menores que 3%.

As análises estatísticas, onde as classes de declividade de 0 - 3% e de 3 - 6% que se encontram no mapa da figura 7 foram fundidas, evidenciaram a associação positiva das eco-unidades 1B e 2B (árvores que bifurcam abaixo da metade de sua altura total, sejam elas baixas ou altas) com a classe 3 (≥ 12%: forte), classe com a qual as eco-unidades em degradação apresentaram associação negativa. Também evidenciou associação positiva de eco-unidades em degradação com a classe 2 (6 - 12%: moderada a forte), classe com a qual as eco-unidades 2B (árvores altas com fuste abaixo da metade da sua altura total) apresentaram associação negativa. Associação negativa das eco-unidades 1A (árvores baixas com fuste acima da metade da sua altura total) com a classe 1 (0 - 6%: fraca a moderada) também foi evidenciada.

Uma característica observada ao longo de gradientes topográficos é que a fertilidade do solo normalmente aumenta do topo para a base da encosta, estando estas variações relacionadas ao transporte de matéria orgânica das partes mais altas para as mais baixas. (Botrel *et al.* 2002). No entanto, a variação da declividade no cerradão da Estação Ecológica de Assis é pequena e o relevo geral da área de estudo pode ser considerado suave. Portanto, não podemos considerar que

o desenvolvimento arquitetural dos indivíduos arbóreos esteja sendo influenciado pelo aporte de nutrientes provenientes do deslizamento de serrapilheira dos locais mais declivosos para os menos declivosos. Mesmo por que, indivíduos de copas mais desenvolvidas (1B e 2B) ocorreram preferencialmente em locais mais declivosos, que teoricamente possuiriam menos serrapilheira. A explicação para isso pode estar então relacionada à variação mesmo que pequena da altura das copas em relação à declividade, e à peculiar descontinuidade do dossel no cerradão. Em conjunto, estas características podem ter propiciado a chegada mais rápida dos indivíduos até o dossel superior e o aumento da interceptação de luz lateral, proporcionando bifurcação das árvores abaixo da metade de suas respectivas alturas totais.

Quanto à distribuição das eco-unidades em degradação em relação às classes de declividade, é difícil explicar os resultados quando se leva em consideração as características do cerradão que estudamos. De maneira geral, espera-se que eco-unidades em degradação ocorram preferencialmente em locais relativamente mais planos, como mostram os resultados pois, em terrenos de maior declividade, em florestas onde árvores senescentes tombam, estas formariam eco-unidades em reorganização (*chablis*). No entanto, a ocorrência comum de árvores que morrem em pé e que vão se decompondo aos poucos prejudica essa explicação para o cerradão. Além disso, foi rara a ocorrência de árvores caídas dentro da parcela estudada (observação pessoal). Portanto, sugerimos diferenças físicas ou químicas do solo não detectadas nas análises realizadas pelo Projeto Parcelas Permanentes, ou profundidade do solo e/ou nível do lençol freático como possíveis influências nos resultados encontrados. Mas estas são hipóteses a serem testadas.

As análises estatísticas mostram a clara dependência entre as variáveis mosaico silvigênico e os fatores edáficos e topográficos (altitude e declividade). Ao menos em parte, a dificuldade para explicarmos várias das associações encontradas pode ser creditada ao fato de

que a silvigênese no cerradão é diferente daquela que ocorre em formações florestais de dossel mais fechado como a Floresta Ombrófila Densa (Torquebiau 1986, Engel & Prado 1992) que é perenifólia ou mesmo em Floresta Estacional Semidecídua (Cardoso-Leite 1995; Oliveira 1997; Botrel *et al*. Cap. 1), ainda que esta apresente abertura sazonal do dossel. A baixa freqüência de clareiras típicas devido à característica dos indivíduos permanecerem em pé depois de mortas, além de outras respostas intrínsecas das espécies arbóreas a características edáficas e topográficas pode implicar que o cerradão possa comportar um ciclo silvigênico incompleto. Considerando-se o método de amostragem (coleta de dados apenas dos indivíduos mais altos do ponto amostral) e a definição adotada das categorias de eco-unidades, é possível que, em determinados locais, só se possa encontrar uma única categoria de eco-unidade. Por exemplo, pode haver locais do mosaico onde só ocorre eco-unidade do tipo 2A, a qual dá origem apenas a este mesmo tipo de eco-unidade. Mas isto não significa necessariamente que o mosaico silvigênico seja estático no espaço, pois o mosaico analisado é uma representação gráfica pontual (no tempo) da parcela de cerradão estudada, e a sua evolução (do mosaico) depende da evolução de fatores edáficos e topográficos, além de eventos estocásticos de perturbação.

Os resultados obtidos indicam que o mosaico silvigênico apresentado não parece ter sido influenciado por um único fator, mas sim por uma interação entre os fatores abióticos (solo e topografia) analisados. Uma evidência clara disso foi nossa dificuldade em separar tais fatores durante a discussão deste trabalho. Outros autores também evidenciam essa interação, tal como Cardoso e Schiavini (2002) que observaram, em uma mata de galeria, que algumas espécies são influenciadas positiva ou negativamente às variações de umidade do solo ocasionadas pela topografia, enquanto que outras mostram relação com fatores edáficos e/ou condições de luminosidade. Da mesma forma, as categorias de eco-unidades são influenciadas por suas espécies constituintes que são sensíveis às variáveis ambientais de uma forma interativa e não

isoladamente, além de responder a elas num ambiente de competição entre espécies (Botrel *et al.* 2002).

Dadas as associações observadas entre o mosaico silvigênico e os fatores ambientais analisados, é evidente a impossibilidade de se estabelecer uma correspondência entre as categorias de eco-unidades e fases da silvigênese até que se consiga compreender com clareza como as espécies constituintes do mosaico respondem a estes fatores. Conclusões sobre a distribuição de eco-unidades face às variáveis ambientais só poderão se aproximar de uma generalização após muitas repetições do mesmo padrão em diversas áreas, e com re-coleta de dados nos mesmos locais ao longo de longos períodos de observação. Conhecimentos auto-ecológicos sobre as espécies também são fundamentais para o aprofundamento destas análises. Além disso, para compreender melhor a relação entre a arquitetura arbórea e fatores edáficos no bioma do Cerrado, é muito importante que dados de solo sejam coletados em profundidades maiores, com no mínimo 1m.

Referências bibliográficas

ARAÚJO, G.M. & HARIDASAN, M. 1988. A comparison of the nutritional status of two forest communities on mesotrophic and dystrophic soils in central Brazil. Communications in Soil Science and Plant Analysis 19:1075-1089.

BARUCH, Z., A. J. BELSKY, L. BULLA, A. C.FRANCO, I. GARAY, M. HARIDASAN, P. LAVELLE, E. MEDINA & G. SARMIENTO. 1996. Biodiversity as regulator of energy flow, water use and nutrient cycling. *In* Biodiversity and savanna ecosystem processes - a global perspective (O. T. Solbrig, E. Medina & J. F. Silva, eds.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

BOTREL, R.T., OLIVEIRA FILHO, A.T., RODRIGUES, L.A. & CURI, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre variações da composição florística e estrutura da comunidade

arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. Revista Brasileira de Botânica 25:195-213.

BOURGERON, P. S. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. *In*: Tropical rain forest ecosystems (GOLLEY, F. B., ed.). Elsevier Scientific, Amsterdam.

CARDOSO-LEITE, E. 1995. Ecologia de um fragmento florestal em São Roque, SP: florística, fitossociologia e silvigênese. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

CARDOSO, E. & SCHIAVINI, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). Revista Brasileira de Botânica 25:277-289.

CASTRO, A.A.J.F., MARTINS, F.R., TAMASHIRO, J.Y. & SHEPHERD, G.J. 1999. How rich is the flora of Brazilian cerradões? Annals of Missouri Botanical Garden 86:192-224.

COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de cerrado. Revista Brasileira de Botânica 1: 17-23.

DURIGAN, E.; GARRIDO, M. A. de O.; MAX, J. C. M. & TABANEZ, M. F. 1995. Plano de manejo da Estação Ecológica de Assis, Assis, São Paulo.

EMBRAPA - CNPS. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.

EMBRAPA-CNPC. 1989. Relatório técnico anual do Centro Nacional de Pesquisa de Caprinos 1982-1986. Sobral, CE: 284p.

ENGEL, V. L. & PRADO, P. I. K. L. 1992. Aspectos da silvigênese de uma Mata Pluvial Atlântica em Linhares, ES. *In* Anais do II congresso nacional sobre essências nativas. Revista do Instituto Florestal 4: 163-168.

FAO. World Reference Base for Soil Resources. 1998. World Soil Resources Reports, Rome.

FRANCO, A. C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In*: The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna (P. S. Oliveira & Marquis R. J. eds.). Columbia University Press, New York.

FURLEY, P.A. & RATTER, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of central Brazilian cerrado and their development. Journal of Biogeography 15: 97-108.

GARCIA, G.J. & PIEDADE, G.C.R. 1987. Topografia aplicada às ciências agrárias. 5 ed. Editora Nobel, São Paulo.

GOODLAND, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In III Simpósio sobre cerrado (M.G. Ferri, coord.). EDUSP & Edgard Blucher, São Paulo, p.44-60.

GRABLE, A.R.; SIEMER, E.G. 1968. Effects of bulk density agrégate size and soil water suction on oxygen diffusion, redox potential and elongation of corn roots. Soil Science Society of America Journal, v.32: 18-186,

HALLÉ ,F., OLDEMAN, R. A A & TOMLINSON, P. B. 1978. Tropical Trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlim.

HARIDASAN, M. 1994. Solos do Distrito Federal. *In:* Caracterização, ocupação e perspectivas - O caso do Distrito Federal (M. Novaes-Pinto ed.) Cerrado. 2ª ed.Editora Universidade de Brasília/SEMATEC, Brasília.

HARIDASAN, M. 2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. *In* Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world (M.E. McClain, R.L. Victoria & J.E. Richey, eds.). Oxford University Press, New York. p.68-83.

HENRIQUES, R. P. B. 2005. Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma dos cerrados. *In*: Cerrado:Ecologia, biodiversidade (Sacriot, A., Felfili-Fag, J. M., Sousa-Silva, J. C.. org.). Brasilia: Ministério do Meio Ambiente.

JORDAN, C. F. 1991. Nutrient cycling processes and tropical forest management. *In:* Rain forest regeneration and management. (A. Gómez-Pompa,; T. C. Whitmore; M. Hadley, eds.). Man and the Biosphere Series, 6: 159-180. Paris: Unesco.

JORDAN, H.; HERRERA, R. 1981. Tropical rain forests: are nutrients really critical? American Naturalist, 117: 167-180.

JUHÁSZ, C. E. P., CURSI, P. R., COOPER, M., OLIVEIRA, T. C. & RODRIGUES R. R. 2006. Dinâmica físico-hídrica de uma toposseqüência de solos sob Savana Florestada (Cerradão) em Assis, SP. Revista Brasileira de Ciência do Solo n 30: 401-412,

MARTINS, S. V., SILVA N. R. S. SOUZA, A. L., MEIRA NETO, J. A. A. 2003. Distribuição de espécies arbóreas em um gradiente topográfico de Floresta Estacional Semidecidual em Viçosa, MG. Scientia Forestalis, v. 64, p. 172-181.

OLDEMAN, R. A. A. 1978 Architeture an energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In* Tropical trees as living systems (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds). University Press Cambridge.

OLIVEIRA, R.E. 1997. Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba-SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

OLIVEIRA FILHO, A.T.; SHEPHERD, G.D.; MARTINS, F.R. & STUBBLEBINE, W.H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. Journal of Tropical Ecology 5: 413-431.

OLIVEIRA-FILHO, A.T., ALMEIDA, R.J., MELLO, J.M.& GAVILANES, J.M. 1994. Estrutura fitofisiológica e variáveis ambientais em um trecho de mata ciliar do córrego Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). Revista Brasileira de Botânica 17:67-85

OLIVEIRA, R.S., BEZERRA, L., DAVIDSON, E.A., PINTO, F., KLINK, C.A., NEPSTAD, D.C. & MOREIRA, A. 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. Functional Ecology 19:574-581.

PEREIRA, J. C. R. 2001. Análise de dados qualitativos. Edusp, São Paulo.

PROGRAMA PARA GEORREFERENCIAMENTO TNTmips.versão 6.8 for Windows

RATTER J. A.; RICHARDS, P.W.; ARGENT, G.; GIFFORD, D. R. 1978. Observations on the forests of some mesotrophic soils in central Brazil. Revista Brasileira de Botânica, 1:47-58.

RATTER, J. A.; ASKEW, G. P.; MONTGOMERY, R. F., & GIFFORD, D. R. 1977. Observações adicionais sobre o Cerradão de solos mesotróficos no Brasil Central. *In*: IV Simpósio sobre o Cerrado - bases para utilização agropecuária (M Ferri coord.). EDUSP, São Paulo, Ed. Itatiaia, Belo Horizonte.

RATTER, J. A.; RICHARDS, P. W.; ARGENT, G. & GIFFORD, D.R. 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso 1. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo expedition area. Philosophical Transactions ransactions of the Royal Society of London.

RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F. & BRIDGEWATER, S. 1997. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of Botany**,** 80: 223-230.

RIBEIRO, J.F. 1983. Comparação da concentração de nutrientes na vegetação arbórea e nos solos de um cerrado e um cerradão no Distrito Federal, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília - DF. ,

RICKLEFS, R.E. 2003. Economia da natureza. 5 ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

RIZZINI, C.T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil - aspectos sociológicos e florísticos. HUCITEC; Ed. Universidade de São Paulo, São Paulo.

ROUGHGARDEN, J.; RUNNING, S. W.; MATSON, P. A. 1991. “What does remote sensing do for ecology? Ecology, 72: 1918-1922.

RODRIGUES, R.R.; SHEPHERD, G.J. 2000. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. *In:* Matas ciliares: conservação e recuperação (R.R Rodrigues, H.F. Leitão Filho, eds.). Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

RODRIGUES, R.R. 2006. Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes. Piracicaba: LERF, ESALQ, USP, set. 2006. 4° Relatório Científico do processo FAPESP 1999/09635-0. Disponível em: <http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas/relatoriofinal.pdf>. Acesso em: dezembro 2006.

SCHIAVINI, I. 1992. Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

SOIL SURVEY STAFF - SSS. 1999. Soil taxonomy: a basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. USDA, Natural Resources Conservation Service, Agricultural Handbook, Washington.

TAYLOR, H.M.; ROBERSON, G.M.; PARKER, J.J. 1966. Soil strength-root penetration relations to medium to coarse-textured soil materials. Soil Science, 102: 18-22,

TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipteriocarp rainforest in Indonesia and their implications for pratical forestry. Journal of Tropical Ecology, 2: 301-325.

VAN DEN BERG, E. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. Flora, 194 : 249-266.

WALTER, B.M.T. 1995. Distribuição espacial de espécies perenes de mata de galeria inundável no Distrito Federal; florística e fitossociologia. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília, DF.

WATT, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology 35: 1-22.

WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the ear east . Claredon Press. Oxford, England.

ZAR, J.H. 1999. Bioestatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall.

Tabela 1 - Estrutura das eco-unidades constituintes do mosaico silvigênico mapeado por Botrel *et al.* (cap.1) em área correspondente a 5,12ha no interior da parcela permanente alocada na Estação ecológica de Assis, Assis – SP.

Eco-unidade	**Área mín (m^2)**	**Área máx (m^2)**	**Área total (m^2)**	**Área media (m^2)**	**Área total (%)**
Equilíbrio 1A	8,33	93,35	1821,01	26,01	3,56
Equilíbrio 1B	10,36	152,32	1469,38	56,51	2,87
Equilíbrio 2A	11,82	989,22	12385,57	145,71	24,22
Equilíbrio 2B	18,46	4193,61	22225,42	358,47	43,46
Reorganização	22,59	128,42	238,50	47,70	0,47
Desenvolvimento	7,94	222,96	5435,82	53,29	10,63
Degradação	6,77	502,21	7562,22	87,93	14,79

Tabela 2 - Cruzamento das categorias de ecounidades × classes de solo com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

ECO-UNIDADE		CLASSE DE SOLO			
		LVd1	**LVAd**	**LAd**	**GXbd**
1A	**FO**	1346,41	308,68	129,57	32,57
	FE	1288,85	316,63	187,92	23,82
	RA	**3,03**	-0,50	**-4,58**	1,84
1B	**FO**	1120,64	105,96	240,50	0,00
	FE	1040,53	255,63	151,72	19,23
	RA	**4,67**	**-10,45**	**7,73**	**-4,48**
2A	**FO**	8464,17	2671,51	938,67	201,21
	FE	8706,33	2138,88	1269,44	160,92
	RA	**-5,54**	**14,58**	**-11,28**	**3,68**
2B	**FO**	15349,80	3952,43	2331,30	302,36
	FE	15557,83	3822,08	2268,43	287,56
	RA	**-4,12**	**3,09**	1,86	1,17
DEGRADAÇÃO	**FO**	4877,01	1075,91	1202,87	71,42
	FE	5125,83	1259,26	747,38	94,74
	RA	**-6,96**	**-6,14**	**19,01**	**-2,61**
REORGANIZAÇÃO	**FO**	216,09	22,36	0,00	0,00
	FE	169,12	41,55	24,66	3,13
	RA	**6,71**	**-3,28**	**-5,26**	-1,78
DESENVOLVIMENTO	**FO**	4303,48	628,04	359,10	51,88
	FE	3789,12	930,87	552,48	70,04
	RA	**16,39**	**-11,55**	**-9,19**	-2,31

GXbd: Gleissolo Haplico Tb Distrófico típico;

LAd: Latossolo Amarelo Distrófico típico

LVd1: Latossolo Vermelho Distrófico típico;

LVAd: Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico típico

Tabela 3 - Cruzamento das categorias de ecounidades × classes de altitude com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

Eco-unidade		**Classes de altitude**		
		1	**2**	**3**
1A	FO	375,38	671,27	703,09
	FE	443,80	650,02	655,92
	RA	**-3,83**	1,07	2,37
1B	FO	305,8	377,27	754,29
	FE	364,57	533,97	538,82
	RA	**-3,62**	**-8,68**	**11,91**
2A	FO	3259,8	5178,9	3750,6
	FE	3091,68	4528,28	4569,34
	RA	**4,02**	**14,02**	**-17,61**
2B	FO	5717,8	7839,3	8337,44
	FE	5553,31	8133,74	8207,49
	RA	**3,41**	**-5,49**	**2,42**
Degradação	FO	2027,67	2743,28	2435,2
	FE	1827,76	2677,06	2701,33
	RA	**5,85**	1,74	**-7,00**
Desenvolvimento	FO	984,6	1755,7	2589,31
	FE	1351,80	1979,93	1997,88
	RA	**-12,23**	**-6,72**	**17,70**
Reorganização	FO	22,36	25,86	190,23
	FE	60,48	88,58	89,39
	RA	**-5,69**	**-8,43**	**13,52**

Classes: **1** = 545 - 551,17 **2** = 551,17 - 557,35 **3** = 557,35 - 563,522

Tabela 4 - Cruzamento das categorias de ecounidades × classes de declividade com suas freqüências observadas (FO), freqüências esperadas (FE) e valores dos resíduos ajustados (RA - valores absolutos superiores a 2,58 em negrito).

Eco-unidade		Classes de declividade		
		1	**2**	**3**
1A	FO	10,07	641,07	1102,66
	FE	26,22	636,07	1091,51
	RA	**-3,24**	0,25	0,56
1B	FO	10,84	477,46	949,05
	FE	21,49	521,30	894,56
	RA	-2,35	-2,44	**3,01**
2A	FO	197,77	4413,5	7576,62
	FE	182,24	4420,30	7585,35
	RA	1,33	-0,15	-0,19
2B	FO	331,41	7448,42	14114,23
	FE	327,37	7940,53	13626,16
	RA	0,30	**-9,22**	**9,07**
Degradação	FO	114,48	3113,07	3978,71
	FE	107,75	2613,56	4484,94
	RA	0,71	**13,23**	**-13,30**
Desenvolvimento	FO	83,76	1956,19	3289,05
	FE	79,68	1932,72	3316,60
	RA	0,49	0,71	-0,82
Reorganização	FO	0,00	101,25	137,21
	FE	3,57	86,48	148,41
	RA	-1,91	1,99	-1,50

Classes de declividade: **1** = >3% (fraca)

2 = 3 a 6% (moderada)

3 = >6% (moderada a forte)

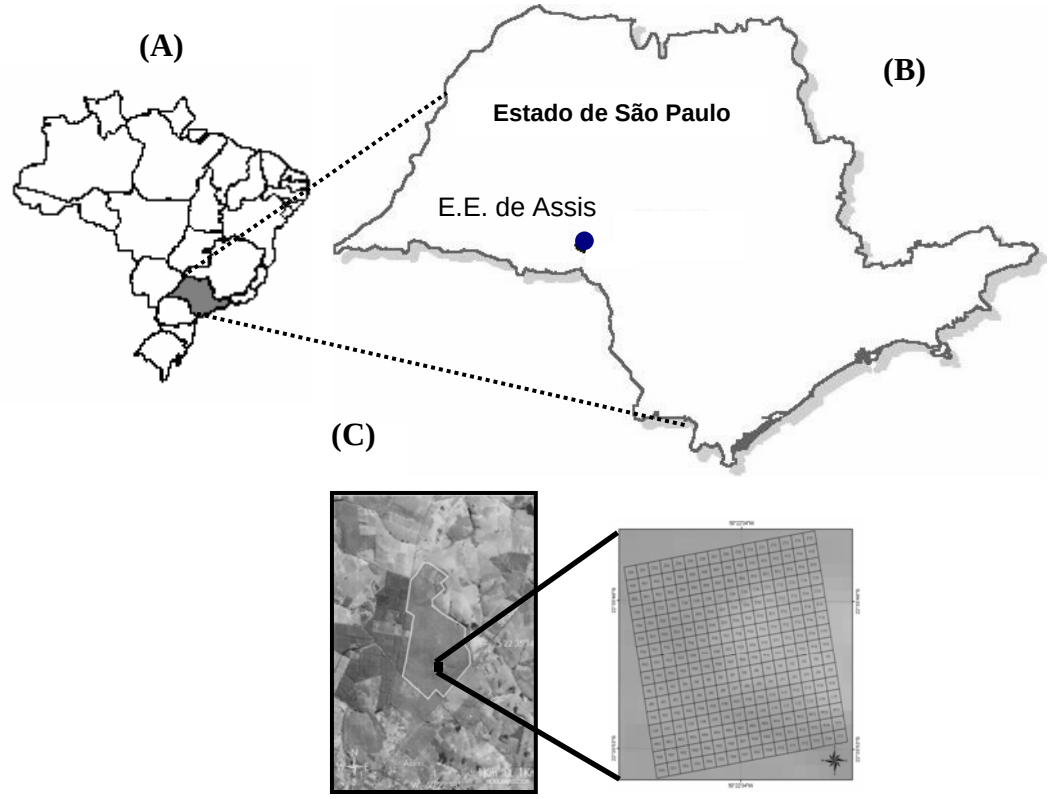


Figura 1 – (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Assis no Estado de São Paulo; e (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Assis.

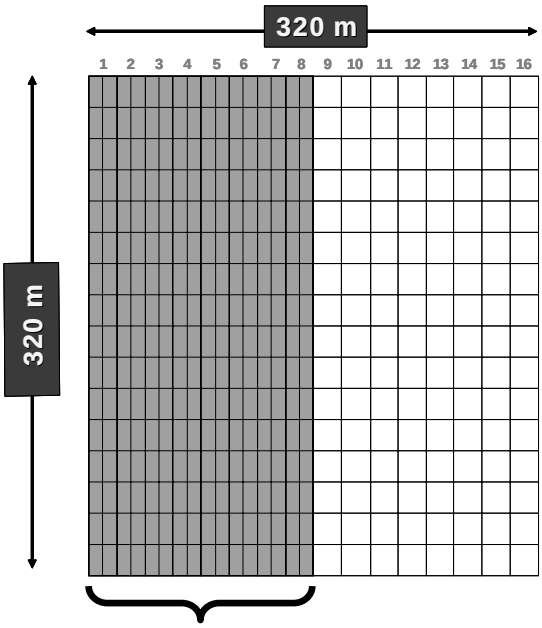


Figura 2 - Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis.

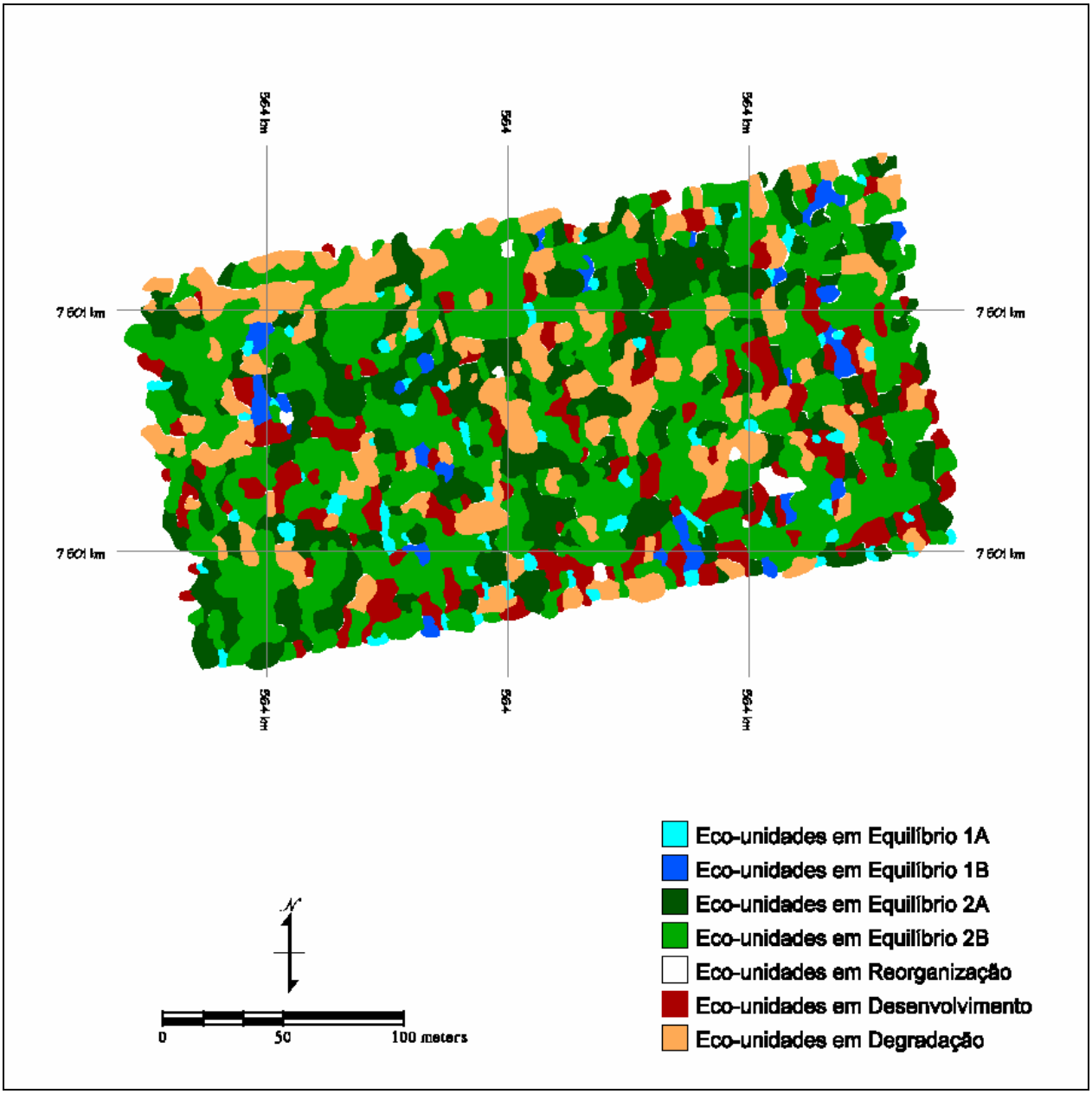


Figura 3 - Diagrama de eco-unidades do mosaico silvigênico em uma área de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis.

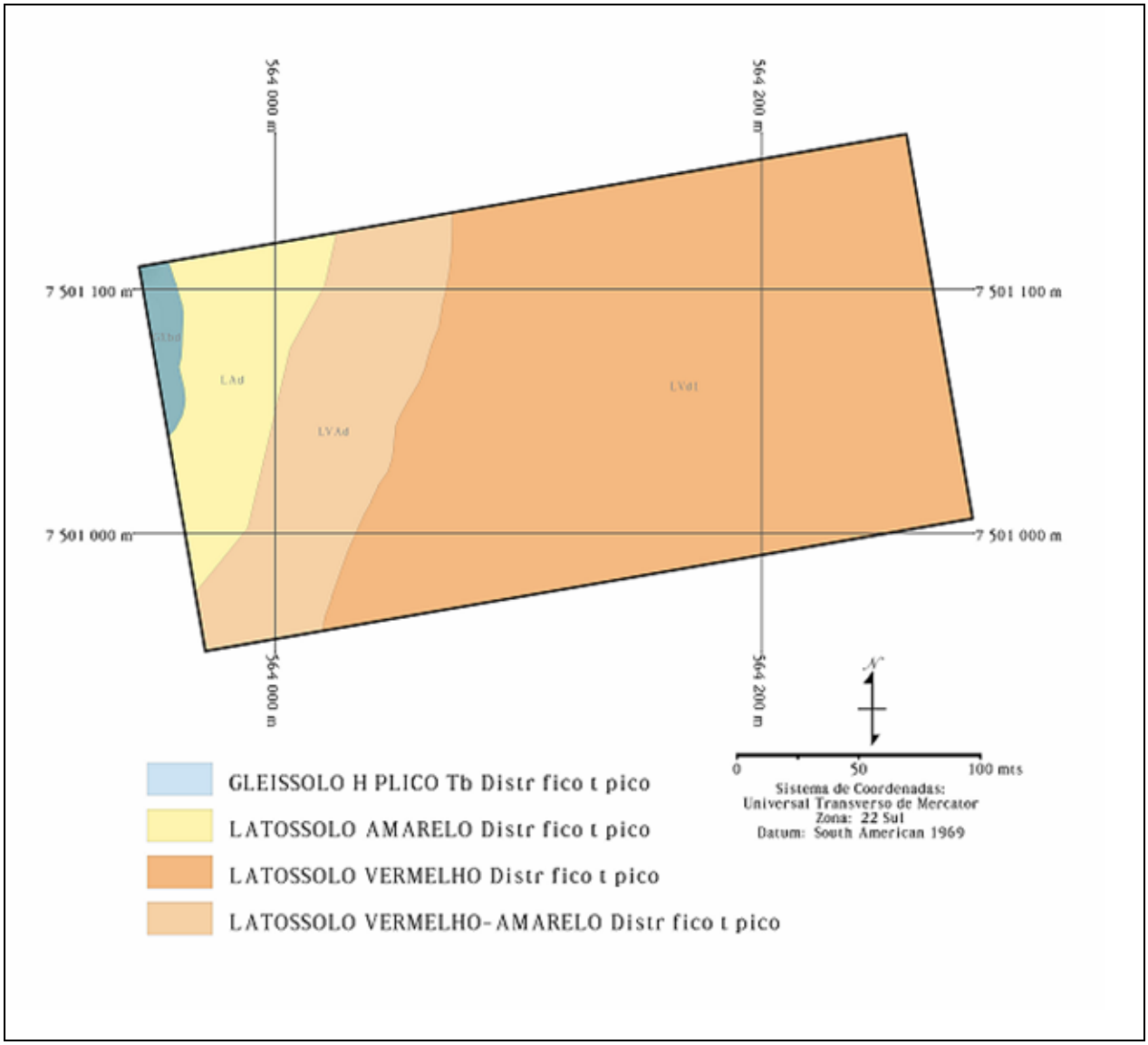
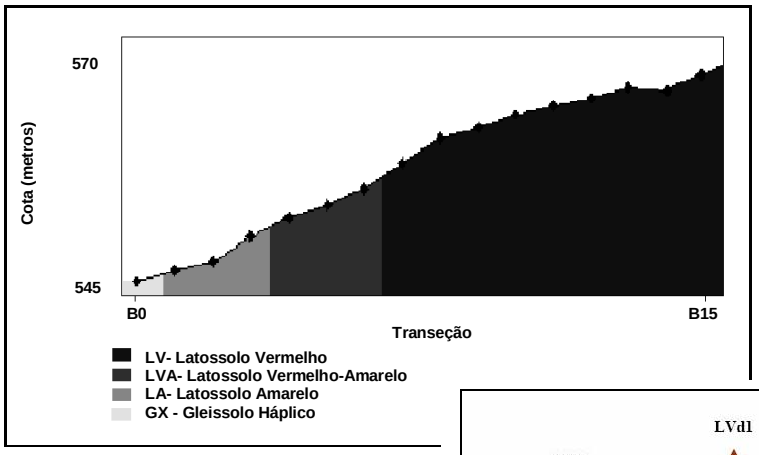
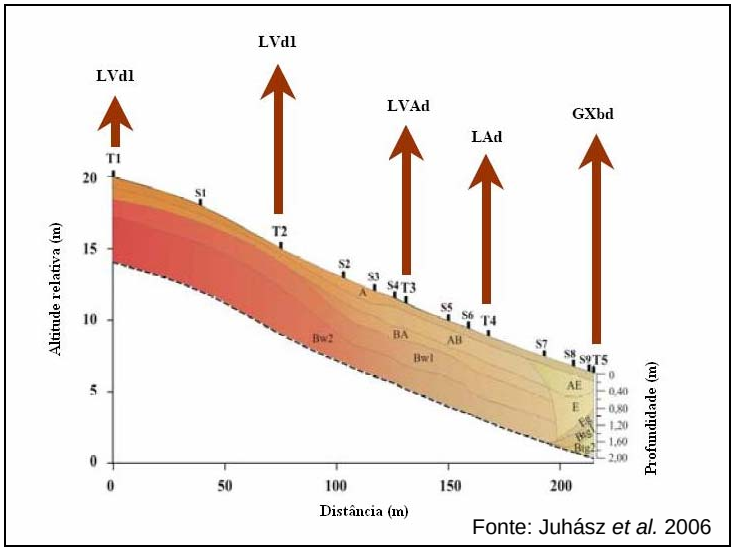


Figura 4 – Mapa de classes de solo de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis (Fonte: Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes).



Fonte: Relatório final do projeto Parcelas Permanentes 2006



Fonte: Juhász *et al.* 2006

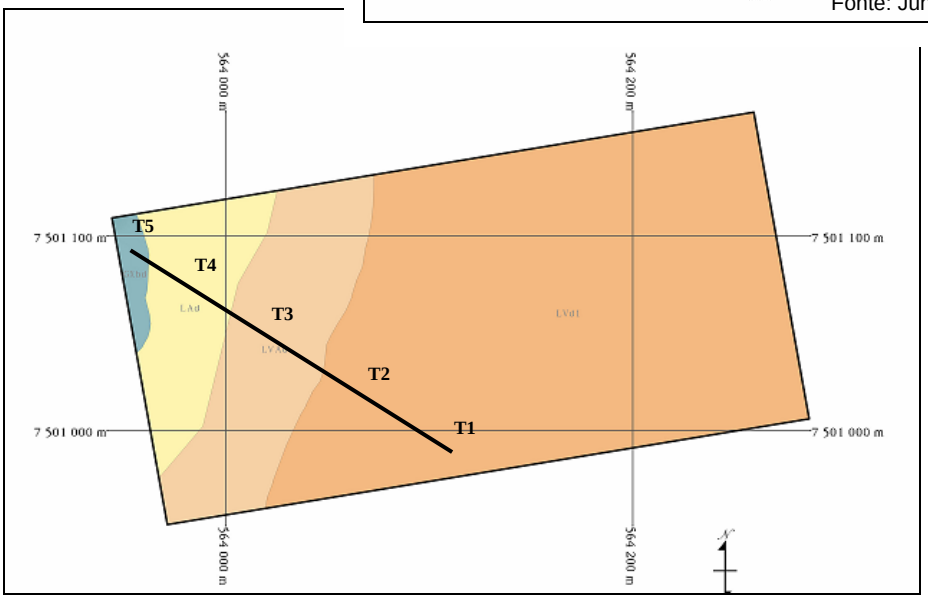


Figura 5 – A) Topocromosseqüência da transição B0-B15 da Parcela Permanente da Estação Ecológica de Assis, **B)**. Distribuição dos solos na transeção estudada e **C)** Localização da transecção estudada dentro da área de estudo (figura adaptada de Juhász *et al.* (2006).

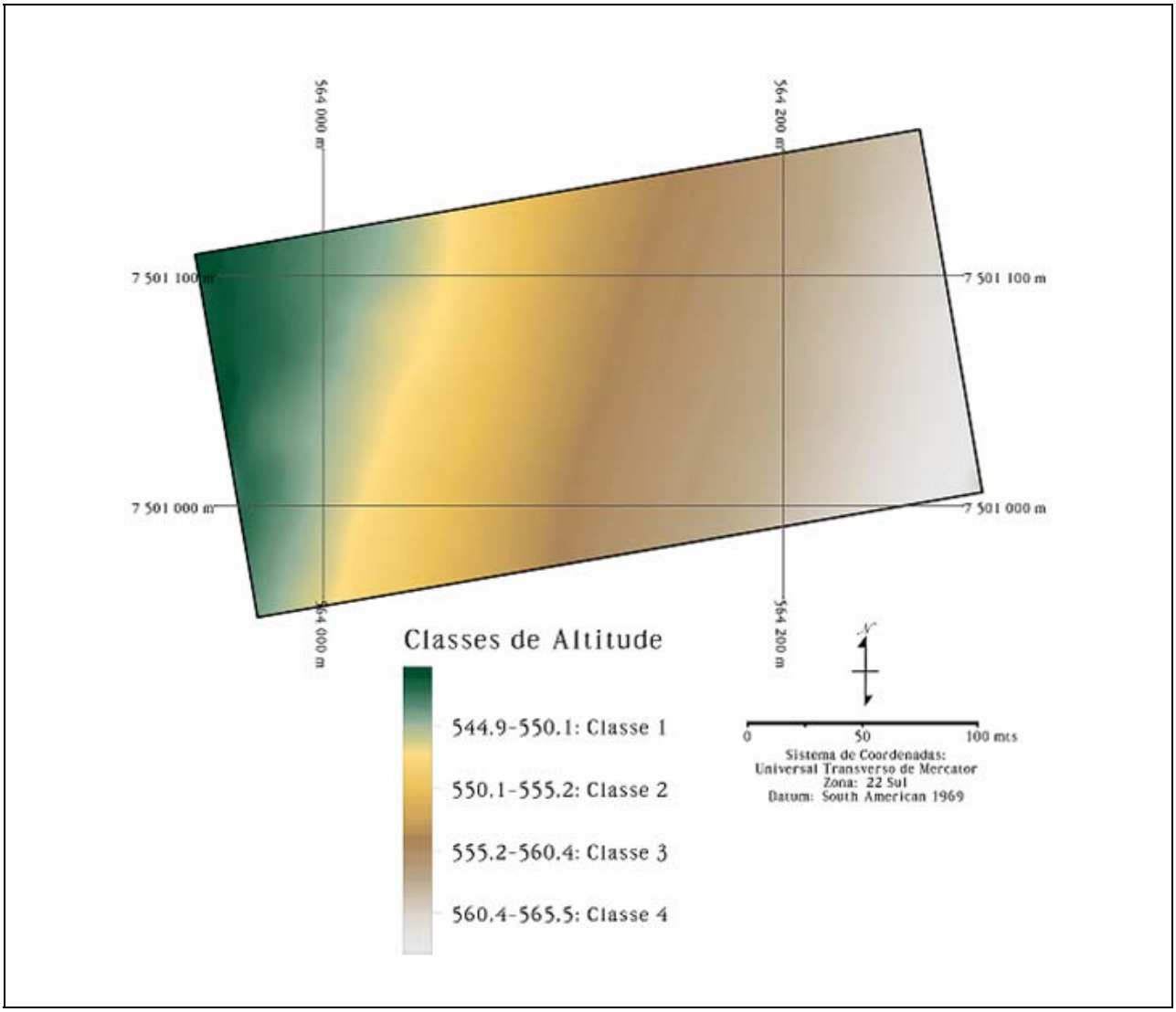


Figura 6 – Mapa hipsométrico de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis (Fonte: Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes).

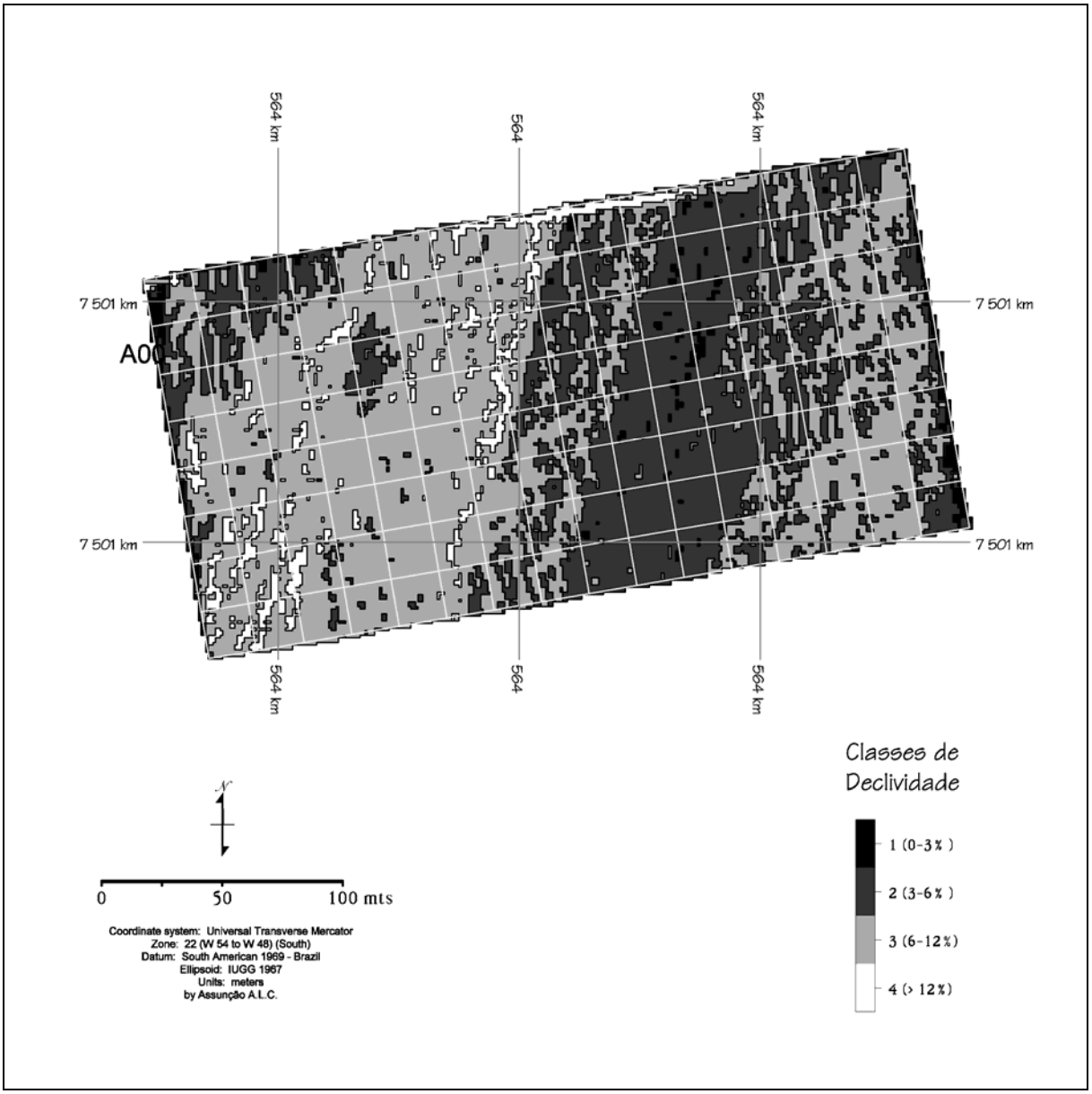


Figura 7 – Mapa de classes de declividade de 5,12 ha de cerradão na parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Assis (Fonte: Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Há métodos ainda pouco usuais no Brasil que se apresentam como alternativas para responder a questões ecológicas, até agora não compreendidas totalmente, sobre a estrutura e o funcionamento de florestas tropicais. Vários destes métodos, propostos e testados em florestas de outras regiões do mundo, podem abrir um novo campo de pesquisas em florestas brasileiras. Um exemplo é o método de 'interceptação de linhas para inventário das árvores do dossel' que foi aplicado inicialmente na Indonésia, em florestas de Dipterocarpáceas, um tipo florestal perenifólio tropical úmido com dossel permanentemente fechado. O objetivo proposto por este método é o de mapear o mosaico silvigênico através da distribuição espacial de manchas de árvores delimitadas por suas características arquiteturais, as eco-unidades que representariam fases de sucessão secundária. Este é um método que prima pela sua simplicidade de execução. Se puder ser generalizado para todos os tipos de floresta, pode tornar-se uma ferramenta importante para o estudo de florestas brasileiras. No entanto, por estar baseado na premissa de que os caracteres da arquitetura arbórea representam respostas às condições de luz no dossel, perguntamos se este método seria válido em florestas como o Cerradão e a Floresta Estacional Semidecídua, que são os tipos florestais mais comuns no interior do Brasil, que apresentam o dossel permanentemente ou sazonalmente aberto. Além disso, quando o método foi proposto, seu próprio autor advertiu quanto à necessidade de se considerar, na análise do mosaico, a possível influência, na arquitetura das árvores, de fatores bióticos, como a composição florística, e de fatores abióticos, como solo e topografia. Entretanto, passados mais de 20 anos desde a publicação do método, o efeito destes fatores no mosaico nunca foi verificado. É por este motivo que realizamos o presente estudo, tendo por objetivo avaliar o método quanto à sua intenção de

gerar um mosaico no qual as categorias de eco-unidades correspondessem a fases de sucessão secundária.

Os resultados dessa tese indicam limitações na aplicação desse método em Floresta Estacional Semidecídua e em Cerradão. Na análise dos nossos dados, ficou evidente que tanto a deciduidade foliar sazonal das Florestas Estacionais Semidecíduas quanto o característico dossel descontínuo e a freqüente ocorrência de árvores que morrem e se mantêm em pé no Cerradão exercem efeitos importantes no mosaico. Estas características conferem um regime de luz diferenciado em relação ao de florestas perenifólias, com aumentos sazonais de incidência luminosa em Floresta Estacional Semidecídua e com distribuição praticamente uniforme no Cerradão. Dada a premissa básica da análise silvigênica (arquitetura em reação à luz), a interpretação dos resultados nestes tipos florestais é obviamente mais complexa que em florestas com dossel sempre fechado, onde a abertura de clareiras exerce drástica mudança na quantidade e qualidade de luz que atinge o interior da floresta.

As descrições e comparações (com outros trabalhos utilizando o mesmo método aqui utilizado) dos mosaicos silvigênicos forneceram informações relevantes sobre a maturidade e o estado de perturbação das formações florestais estudadas, sugerindo que os padrões dos mosaicos não são conseqüência somente do tipo florestal estudado. Isto é, observamos que a proporção de categorias de eco-unidades, seja em Floresta Ombrófila Densa, seja em Floresta Estacional Semidecídua, parece permitir a avaliação do estado geral de conservação da floresta. Os resultados para a Floresta Estacional Semidecídua revelaram que os padrões dos mosaicos encontrados refletem principalmente a intensidade e a extensão de distúrbios dentro do trecho estudado. Por outro lado, para o Cerradão, a elevada freqüência de árvores mortas em pé mostrou-se essencial para determinar um ciclo silvigênico incompleto, com a supressão de fases iniciais.

Quando se trata da diagnose do estado sucessional da comunidade florestal, o método utilizado para a análise silvigênica mostrou-se questionável, com sérias limitações. Tanto para a Floresta Estacional Semidecídua quanto para o Cerradão, a correspondência de fases silvigênicas com fases sucessionais foi deficiente, sugerindo problemas com o método avaliado e/ou com a classificação sucessional. A dificuldade em se caracterizar espécies de estádios mais tardios de sucessão em Floresta Estacional Semidecídua, conhecida pelos estudiosos da dinâmica florestal, indica os problemas que existem nas classificações vigentes. Esta dificuldade pode ser decorrente das alterações sazonais no regime de luz de Floresta Estacional Semidecídua e da maior luminosidade no dossel inferior do Cerradão, que também podem ser a causa de deficiências do método silvigênico. Para o Cerradão, existe uma complexidade ainda maior na análise e compreensão dos resultados. Além da quase inexistência de diferenças nas condições de luminosidade, com árvores crescendo sem limitação desse recurso, a dificuldade em se diferenciar indivíduos originados de germinação ou de brotação do sistema subterrâneo prejudica o entendimento dos processos de sucessão secundária em fisionomias de cerrado. Assim, ainda não existe uma classificação sucessional ou ecológica consistente para as espécies arbóreas dessa formação. As poucas informações encontradas na literatura sobre o tema são geralmente tentativas de aproximação baseadas em outros tipos florestais, tal como é o caso da proposta de se distinguir espécies tolerantes e intolerantes à sombra. O regime de luz no Cerradão já indicava que a divisão de espécies em relação a sua tolerância à sombra é questionável como critério para distinguir grupos ecológicos relativos à sucessão mas analisamos este aspecto e nossos resultados confirmaram a sua inadequação.

Por outro lado, a influência de fatores edáficos e topográficos na distribuição das categorias de eco-unidades, admitidos desde a proposta do método em análise, também nos levou a questionar as premissas do método utilizado para o delineamento do mosaico silvigênico. Nas

duas áreas de estudo, as associações, mesmo que muitas delas não tenham sido explicadas, indicaram que a arquitetura das árvores das categorias baseadas na posição dos pontos de inversão morfológica e na metade da altura do dossel (sub-categorias de eco-unidades em equilíbrio) não permitem inferir com segurança as condições de luminosidade sob as quais essas árvores reiteraram. A constatação de que outros fatores além da luz influenciam a arquitetura das árvores não permite que usemos o método de maneira irrestrita. Nas áreas estudadas, as variações topográficas influenciaram fortemente as características edáficas. E estas, na Floresta Estacional Semidecídua, parecem ter afetado tanto a disponibilidade hídrica como a sustentabilidade do solo e, por conseqüência, a dinâmica de queda de árvores e a subseqüente abertura de clareiras. No Cerradão, as associações encontradas entre categorias de eco-unidades e fatores edáficos e topográficos parecem estar relacionadas principalmente com as estratégias de espécies do cerrado para suprir suas necessidades hídricas, ou seja, maior investimento no desenvolvimento do sistema subterrâneo em detrimento da parte aérea, o que gera árvores mais baixas que na Floresta Estacional Semidecídua.

Apesar das limitações encontradas, não podemos descartar a análise silvigênica e o método analisado pois podem ser úteis para uma descrição global do mosaico silvigênico e do estado geral de conservação da floresta. Também podem ser importantes instrumentos para estudos de natureza sucessional, principalmente pelo grande número de informações que pode fornecer a respeito do desenvolvimento da floresta. Na Floresta Estacional Semidecídua que estudamos, por exemplo, a elevada densidade e freqüência de espécies classificadas como secundárias iniciais, evidenciada no mapa do mosaico silvigênico, é coerente com a deciduidade sazonal do tipo florestal estudado. Como o mosaico silvigênico mostrou que a área se encontra em fase madura e pouco perturbada, este é um resultado que suscita questionamentos sobre o uso da classificação ecológica adotada. Isto é, perguntamo-nos se estas espécies secundárias iniciais

representam de fato fases iniciais de regeneração da floresta. Este é um exemplo de como a comparação entre estudos de dinâmica de clareiras e os de mosaico silvigênico podem gerar avaliações mutuamente críticas. Para complementar os resultados aqui apresentados, sugerimos re-coleta de dados a intervalos regulares de tempo e, assim, aprofundar as análises das relações entre eco-unidade, espécies e categorias sucessionais. Entendemos também que é preciso aprimorar as coletas de dados de fatores abióticos. Dados de solo e lençol freático a profundidades superiores a 1 metro são fundamentais, especialmente em áreas de cerrado.