
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

**ESTRUTURA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE *CALOPHYLLUM
BRASILIENSE* CAMBESS. (CLUSIACEAE), EM UMA FLORESTA DE
RESTINGA, NO PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR, NÚCLEO
PICINGUABA, UBATUBA – SP**

DALILA VIANA DE FREITAS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do *Campus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Setembro - 2009

DALILA VIANA DE FREITAS

ESTRUTURA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE *CALOPHYLLUM
BRASILIENSE* CAMBESS. (CLUSIACEAE), EM UMA FLORESTA
DE RESTINGA, NO PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR,
NÚCLEO PICINGUABA, UBATUBA – SP

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Orientador: Prof. Dr. Marco Antonio de Assis

Rio Claro
2009

581.5 Freitas, Dalila Viana

F8661e Estrutura e distribuição espacial de *Calophyllum Brasiliense* Cambess. (Clusiaceae), em uma floresta de restinga, no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba - SP / Dalila Viana Freitas . -Rio Claro : [s.n.], 2009

74 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências

Orientador: Marco Antonio de Assis

1.Ecologia Vegetal. 2. Heterogeneidade ambiental. 3.

Microtopografia. 4. Dinâmica populacional. 5.Padrão de agregação. I.

Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

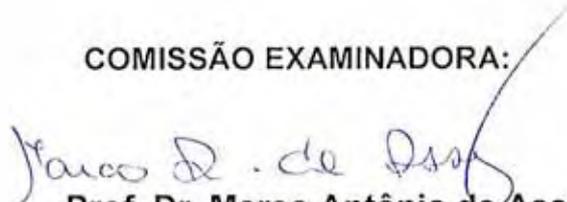
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

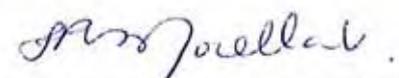
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO defendida em 02/09/2009

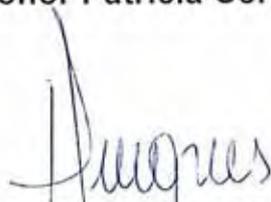
"Estrutura e distribuição espacial de *Calophyllum brasiliense* Cambess.
(Clusiaceae), em uma Floresta de Restinga, no Parque Estadual da Serra do
Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba - SP".

DALILA VIANA DE FREITAS

COMISSÃO EXAMINADORA:


Prof. Dr. Marco Antônio de Assis


Prof^a. Dr^a. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato


Prof^a. Dr^a. Marcia Cristina Mendes Marques

Àqueles que nunca deixaram de acreditar em mim,
mesmo quando eu mesma não acreditava,
meus pais Glênio e Malca,
meu irmão Nícolás,
e meu amor Aloysio,
dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, ao Dr. Assis, pela oportunidade de conhecer a belíssima praia da Fazenda durante a graduação e por ter me apresentado ao guanandi ainda durante a iniciação científica, espécie pela qual me apaixonei à primeira vista. Agradeço também pela orientação, pela disposição para ir a campo, pela paciência e principalmente pelo apoio e amizade nos momentos difíceis, e que não foram poucos.

Ao Instituto de Biociência da UNESP de Rio Claro, através do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, pela estrutura cedida para a realização dessa dissertação;

Ao Prof. Dr. Carlos A. Joly, pelo acolhimento em um projeto temático tão importante como o que está sendo desenvolvido na Serra do Mar, e à FAPESP, que por meio do temático financiou grande parte dos custos com as viagens de campo;

À Capes pela bolsa de mestrado concedida;

Ao Dr. Eduardo Kawakami, por ter me ajudado a reencontrar o equilíbrio necessário para concluir o trabalho;

Ao Prof. Dr. Júlio Lombardi e demais membros do Conselho de Curso, pela compreensão nos pedidos de prorrogação

Ao Prof. Dr. Flávio A.M dos Santos, da Unicamp, pela ajuda teórica nas primeiras etapas desse trabalho, e por ter emprestado sua super máquina para tirar as fotos de abertura de dossel;

Aos Professores do Departamento de Botânica, Reinaldo Monteiro, Marco Aurélio Pizo, Patrícia Morellato e Massanori Takaki pelos ensinamentos durante as disciplinas e por estarem sempre dispostos a ajudar;

Ao Dr. Rodrigo Pereira, da USP de Ribeirão Preto, pelas inúmeras críticas e sugestões sobre o delineamento experimental e pela oportunidade de cursar a disciplina sobre o R, além de ter me acolhido durante os 15 dias de disciplina em sua casa;

À Dra. Simone Teixeira, também da USP de Ribeirão Preto, minha cunhada querida, por me fazer acreditar que é possível ser ao mesmo tempo bióloga, botânica, esposa, amiga, filha, irmã e ainda por cima, ser bem sucedida!

Aos ajudantes de campo, sem os quais esse trabalho não teria sido realizado: papai, porque não basta ser pai, tem que participar; Carol Moraes, especialista em trocar pneu furado no escuro e com a luz do celular, e Pretinho, que além de dirigir, tinha que me ajudar a

carregar os equipamentos, achar as plântulas nos locais mais obscuros, me orientar para que eu não me perdesse na mata e que ainda ganhava picadas de borrachudo e carrapato, sem nunca perder a esportiva;

Às companheiras de alojamento na Pousada Betânia: Chris Correa, Carol Virillo e Valéria Martins, pelas discussões sobre ecologia populacional, pela troca de artigos e idéias, e por terem feito dos dias de campo momentos divertidos e enriquecedores;

Aos companheiros de departamento: Eduardo Magalhães, Dri Nakamura, Gabi Camargo, Luís Alberti, Carol Moraes, Henrique Tozzi, Paulo Roberto Filho, André Guaraldo e Luis Mania pela convivência e amizade;

Ao Alberti pela ajuda na estatística e por ter dividido muitas vezes seu chimarrão comigo;

Aos amigos biólogos, companheiros de jornada, cada qual na sua área: Lê, Tassi, Chal, Henrique, Matheus, Harry, Fred, Rafael, Shakira, Giane, Itu, Olguinha e Pássaro, pelas muitas conversas de bar, e por dividirem as alegrias e tristezas da profissão;

Às amigas de sempre, Taihnee, Juju Monteiro, Manu Alvim e Ana Paula Vieira, pela compreensão nos momentos de fuga, pelos cafés filosóficos, pelo apoio incondicional em todas as etapas da minha vida, e principalmente, pela amizade sincera e dedicada, sem a qual a vida não teria a mesma graça;

Aos amigos, Fernando Carreiro, Renan Abranches e Ricardo Kröss, pelos tantos anos de amizade;

Aos meus avós, Henny e Sebastião, que apesar de não estarem mais entre nós, foram fundamentais para que eu chegasse até aqui;

Às minhas cunhadinhas queridas, Claryssa, Maysa e Simone, pelo carinho, acolhimento e apoio durante todas as etapas;

À madrinha, Irani, por ser tão cuidadosa e dedicada;

À minha sogra Cirlene, e ao seu Valdir, por tantas vezes terem me recebido, sempre de braços abertos, em sua casa, e por todo o carinho e atenção dedicados ao longo desses anos;

À tia Vanda, tia Dani, tia Monique e tio Guilherme, por estarem sempre tão presentes e por me passarem tantos ensinamentos;

Ao meu irmão, Nicholas, que embora não entenda nada de botânica, e me dê um trabalho danado, está sempre interessado em saber o que se passa na minha vida, sempre com um abraço fácil e sincero;

À minha mãe, Malca, pelo amor incondicional e por ser o meu porto seguro sempre;

Ao meu pai, Glênio, por ter participado ativamente desse trabalho, inclusive indo a campo comigo, por ser capaz de mover o mundo ou andar 200 km só para me ver feliz e principalmente, por não ter me deixado desistir;

E por último, ao meu amor, Aloysio (Pretinho, Lindo), pela ajuda em todas as etapas, desde o projeto inicial até a versão final dessa dissertação, por ter sido um ajudante de campo sempre disposto, por ter ajudado nas análises estatísticas, pelas críticas e sugestões nas versões preliminares, pela ajuda na formatação e principalmente pela paciência nas semanas que precederam a entrega. Ainda, por ter sido um companheiro fiel e amoroso durante todos esses anos, por ter compreendido os momentos de stress e ter enfrentado comigo os momentos difíceis, e, acima de tudo, pelo amor sincero sem o qual eu não teria chegado até aqui.

A todos vocês, os meus sinceros agradecimentos.

ÍNDICE GERAL

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução geral.....	3
Revisão da literatura.....	5
Mata Atlântica.....	5
Florestas de Restinga.....	6
Ecologia de populações.....	8
Objetivos.....	11
Material e métodos.....	12
Área de estudo.....	12
Caracterização da espécie.....	16
Caracterização das classes de tamanho da população.....	20
Procedimento de campo.....	20
Área de amostragem da população.....	20
Procedimento de amostragem da população.....	21
Coleta dos dados ambientais.....	22
Porcentagem de área inundável.....	22
Microtopografia.....	23
Abertura de dossel.....	23
Herbivoria.....	23
Análise dos dados.....	26

Estrutura de tamanho da população e variação temporal.....	26
Estrutura.....	26
Mortalidade.....	26
Ingresso.....	27
Incremento.....	27
Crescimento.....	27
Transição.....	27
Relações com a heterogeneidade ambiental.....	28
Posição microtopográfica.....	28
Drenagem e abertura de dossel.....	28
Distribuição espacial.....	28
Resultados.....	31
Estrutura da população e variação temporal.....	31
Relações com a heterogeneidade ambiental.....	37
Microtopografia.....	37
Drenagem e abertura de dossel.....	37
Herbivoria.....	41
Distribuição espacial.....	42
Discussão.....	48
Estrutura de tamanho e variação temporal.....	48
Relações com a heterogeneidade ambiental.....	53
Herbivoria.....	55

Distribuição espacial.....	56
Considerações Finais.....	58
Referências bibliográficas.....	60

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Densidade de indivíduos de <i>Calophyllum brasiliense</i> por censo, estimada para um hectare, em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.....	32
Tabela 2. Coeficiente de correlação de Spearman entre as classes de tamanho de <i>Calophyllum brasiliense</i> em uma floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.....	32
Tabela 3. Crescimento em altura de <i>Calophyllum brasiliense</i> , por classes de tamanho, em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	36
Tabela 4. Crescimento em diâmetro de <i>Calophyllum brasiliense</i> , por classes de tamanho, em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	36
Tabela 5. Coeficiente de correlação de Spearman entre a densidade de indivíduos de <i>Calophyllum brasiliense</i> e as variáveis ambientais porcentagem de área alagada do solo (drenagem) e porcentagem de abertura de dossel, em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	40
Tabela 6. Coeficiente de correlação de Spearman (C_s) entre a mortalidade de indivíduos de <i>Calophyllum brasiliense</i> e as variáveis ambientais porcentagem de área alagada do solo (drenagem) e porcentagem de abertura de dossel, em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	40
Tabela 7. Presença de herbivoria geral e galhas entre os indivíduos de <i>Calophyllum brasiliense</i> em cada posição microtopográfica de uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	41
Tabela 8. Índice de Morisita Padronizado (I_p) para as classes de tamanho de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP, no início do estudo e após intervalo de 12 meses.....	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. A: Localização da área de estudo no Estado de São Paulo. B: Localização da Floresta de Restinga estudada, no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.....	12
Figura 2. Climograma relativo ao período entre 1992 e 2008, para o município de Ubatuba, SP.....	13
Figura 3. Visão aérea da planície litorânea da Praia da Fazenda, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.....	14
Figura 4. A: Delimitação da área de estudo. Fonte: Google. B: Representação da disposição das 100 parcelas de 100 m ² alocadas na área de estudo. C: Mapa topográfico da área de estudo.....	15
Figura 5. A: Indivíduo adulto de <i>Calophyllum brasiliense</i> ; B: Detalhe do tronco; C: flores, D: frutos; E: banco de plântulas.....	19
Figura 6. A: representação esquemática das parcelas de 100 m ² na Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. B: disposição das parcelas sorteadas para o presente estudo.....	21
Figura 7. Exemplo de identificação dos indivíduos de <i>Calophyllum brasiliense</i> em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.....	22
Figura 8. Exemplo da microtopografia encontrada na Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. A: detalhe de um cordão arenoso. B: região entre cordões arenosos.....	24
Figura 9. Exemplos de herbivoria encontrada em indivíduos de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. A: predação e galha em folha. B: galha em caule.....	25
Figura 10. Freqüência de plântulas (A) e jovens (B) de <i>Calophyllum brasiliense</i> em subclasses de altura, em 0,125 ha de Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	33
Figura 11. Freqüência de imaturos (A) e adultos (B) de <i>Calophyllum brasiliense</i> em subclasses de altura, em 0,5 ha de Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.....	34
Figura 12. Classificação do padrão de drenagem das parcelas estabelecidas em uma	

Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP, com base na porcentagem de área alagada.....	39
Figura 13. A: Distribuição das 50 parcelas de 10 x 10 m sorteadas para amostragem da população de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de indivíduos da população em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de indivíduos da população em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008).....	43
Figura 14. A: Distribuição das 50 parcelas de 5 x 5 m sorteadas para amostragem de plântulas de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de plântulas em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de plântulas em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008).....	44
Figura 15. A: Distribuição das 50 parcelas de 5 x 5 m sorteadas para amostragem de jovens de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de jovens em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de jovens em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008).....	45
Figura 16. A: Distribuição das 50 parcelas de 10 x 10 m sorteadas para amostragem de imaturos de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, PESM, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de imaturos em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de imaturos em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008).....	46
Figura 17. A: Distribuição das 50 parcelas de 10 x 10 m sorteadas para amostragem de adultos de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de adultos em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de adultos em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008).....	47

RESUMO

Estudos abrangendo aspectos da ecologia populacional de plantas fornecem informações importantes sobre os processos de regeneração, ocorrência de perturbações e os meios pelos quais as espécies exploram seus ambientes. Estudos dessa natureza em Florestas de Restinga, feições marcantes no litoral brasileiro, ainda são escassos. Assim, no presente trabalho foram investigados alguns aspectos da ecologia populacional de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae), uma espécie de ampla ocorrência em ambientes sujeitos à inundação nas florestas Neotropicais, em 0,5 ha de Floresta de Restinga, localizada no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Foi realizada uma análise temporal da estrutura de tamanho e do padrão de distribuição espacial da população, visando compreender como a heterogeneidade ambiental, relacionada às variações na microtopografia (mosaico de regiões sobre e entre cordões arenosos), na abertura do dossel da floresta e nas condições de drenagem do solo, afeta os parâmetros da estrutura populacional analisados. Observou-se que a população apresenta estrutura com predomínio de indivíduos nas menores classes de tamanho e distribuição agregada em todas as classes (plântulas, jovens, imaturos e adultos). A saturação hídrica do solo e as diferenças na microtopografia dos cordões arenosos influenciaram o padrão encontrado e afetaram os parâmetros demográficos, entretanto, não foram encontradas correlações entre a abertura de dossel e os parâmetros analisados. Além disso, a análise da estrutura de tamanho em subclasses de altura revelou ausência de indivíduos com alturas entre três e 15 metros, o que pode ser um indicativo de que apesar da população apresentar representantes em todas as classes de tamanho, o acesso dos indivíduos à classe reprodutiva está comprometido. Também foi observada alta frequência de indivíduos que apresentavam danos por herbivoria, no entanto, esses danos não contribuíram para aumentar a mortalidade da população. De maneira geral, pôde-se concluir que a heterogeneidade ambiental tem grande influência na estrutura de tamanho e no padrão de distribuição espacial encontrado, principalmente nas menores classes de tamanho, e que a população parece enfrentar problemas para alcançar o estágio reprodutivo, o que a longo prazo, pode acarretar seu desaparecimento no local.

Palavras-chave: heterogeneidade ambiental, regime de drenagem, microtopografia, dinâmica populacional, padrão de agregação

ABSTRACT

Studies concerning plant population ecology provide important information about status of regeneration, occurrence of disturbances and the means by which the species exploit the environment. Studies like these, in the “Restingas” forests, striking features in the Brazilian coast, are still scarce. Therefore, we investigated some aspects of population ecology of *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae), in 0.5 ha of the Restinga Forest, in the “Parque Estadual da Serra do Mar”, “Núcleo Picinguaba”, Municipality of Ubatuba, São Paulo State. We performed a temporal analysis of size structure and spatial pattern, to understand how the environmental heterogeneity, such as microtopography variations, light availability and soil drainage conditions can affect the population structure. Population structure presented dominance of individuals in lower size classes as well as aggregated distribution. These patterns result of both drainage and microtopography conditions, however, no correlations were found between canopy openness and the parameters analyzed. In addition, the size structure analysis, performed into different height classes, showed no individuals with heights between 3 and 15 m, which can suggest that the access to reproductive class seems to be compromised, even though there were individuals within all size classes. It was also observed a high frequency of herbivory damage; however, such damage did not contribute to increase the mortality rate of the population. In general, it could be concluded that environmental heterogeneity has a major influence on the size structure and spatial distribution, mainly in smaller size classes, and that the population seems to have trouble reaching the reproductive stage, which can lead, as a long term, to its disappearance in the area.

Keywords: environmental heterogeneity, drainage, microtopography, population dynamics, spatial aggregation.

Introdução Geral

Atualmente, diante do cenário de aquecimento global, uma das maiores preocupações mundiais é com a conservação das formações vegetacionais. Após séculos de degradação, a cobertura vegetal do globo foi reduzida a pequenos remanescentes, distribuídos de forma descontínua dentro dos continentes e entre eles. A fragmentação dos ecossistemas resulta em mudanças microclimáticas e biológicas nos remanescentes. Como exemplos, são observadas alterações na umidade, vento e irradiação solar (Laurance 1991, Laurence 1994), declínio na riqueza e abundância de espécies de animais e plantas, eliminação de pequenas populações através da erosão da diversidade genética (Brown & Brown 1992), interrupção e/ou alteração dos padrões de dispersão e migração (Terborgh & Winter 1980; Tilman *et al.* 1994), além de mudanças em alguns processos ecológicos, como predação, polinização, comportamentos territoriais e hábitos alimentares (Ranta *et al.* 1998). Como consequência, a fragmentação dos ecossistemas pode determinar a extinção de muitas espécies e tem sido apontada como uma das maiores ameaças à biodiversidade do planeta (Laurance & Bierregaard 1997).

Diante desse quadro, muitos projetos visando à conservação de áreas naturais e à recuperação e manejo de áreas degradadas têm sido desenvolvidos, e especial atenção tem sido dada às florestas tropicais. A Mata Atlântica brasileira, por exemplo, a partir das últimas décadas, tem sido alvo de importantes estudos, tanto em relação à sua fauna quanto à sua flora. Considerada um dos 25 “hotspots” em prioridade de conservação, a Mata Atlântica abriga aproximadamente 8.000 espécies endêmicas de plantas vasculares, além da alta diversidade de vertebrados, com mais de 1.300 espécies (Myers *et al.* 2000). Entretanto muitas informações sobre seu funcionamento e sua biodiversidade ainda são desconhecidas.

Nesse sentido, e ressaltando a necessidade de estudos mais aprofundados e interdisciplinares acerca da Mata Atlântica, foi elaborado o projeto temático cujo título é: “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar”, dentro do programa BIOTA/FAPESP (Processo FAPESP 03/12595-7). Trata-se de um projeto temático cujo principal objetivo é investigar, de forma multidisciplinar, e monitorar, através da implantação de parcelas permanentes, algumas fitofisionomias encontradas na Mata Atlântica, localizadas na região nordeste do estado de São Paulo, abrangidas pelos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, visando testar a hipótese de trabalho: *são as*

características intrínsecas das espécies que determinam a composição florística, a estrutura e o funcionamento das diferentes fisionomias da Floresta Ombrófila Densa?

Para testar a hipótese de trabalho foram alocadas 14 parcelas permanentes de 1 ha cada, divididas em 100 subparcelas de 10 x 10 m, e distribuídas em três diferentes fitofisionomias de Mata Atlântica, da seguinte maneira: uma parcela em Floresta de Restinga (variação da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas), cinco parcelas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas propriamente dita, quatro parcelas em Floresta Ombrófila Densa Submontana e quatro parcelas em Floresta Ombrófila Densa Montana.

Dentre as diversas propostas do projeto temático está o estudo da ecologia de populações de plantas, visando compreender os mecanismos que regulam o comportamento das espécies nas diversas fitofisionomias da Mata Atlântica e suas possíveis relações com o meio ambiente. Dentro desse escopo encontra-se o presente trabalho, que trata do estudo populacional de uma espécie arbórea em Floresta de Restinga, uma das fitofisionomias abrangidas pelo temático.

Revisão de Literatura

Mata Atlântica

A Floresta Ombrófila Densa Atlântica, também conhecida como Mata Atlântica, compreende a segunda maior área florestal da América do Sul, atrás apenas do domínio amazônico (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Originalmente cobria aproximadamente 15% do território brasileiro, abrangendo 17 estados e cerca de 1.300.000 km² (SOS Mata Atlântica 2009), distribuídos por toda a costa leste do país. Atualmente encontra-se reduzida a apenas 7,6% da cobertura original (Ministério do Meio Ambiente 2002), sendo que a maior parte dos remanescentes contínuos encontra-se no Estado de São Paulo (SOS Mata Atlântica 2009). Tal redução é consequência de séculos de exploração madeireira, avanço da agricultura e, principalmente, pela construção de cidades, entre elas grandes centros urbanos como São Paulo e Rio de Janeiro (Morelato & Haddad 2000; Scarano 2002), resultando em um grande número de fragmentos florestais (Morelato & Haddad, 2000).

Os fragmentos florestais apresentam-se em diversos tamanhos, formas, estádios de sucessão e situação de conservação (SOS Mata Atlântica 2009), e cerca da metade dos remanescentes de grande extensão estão protegidos na forma de Unidades de Conservação. Durante todo o processo de degradação da Mata Atlântica, foram poupadas apenas as regiões serranas, especialmente os locais de relevo acidentado, onde o acesso era difícil, e os terrenos impróprios para a prática da agricultura (Oliveira-Filho & Fontes 2000), como por exemplo, a fachada da Serra do Mar. Entretanto, até mesmo as atuais áreas de vegetação nativa encontram-se sobre severa pressão antrópica e os pequenos remanescentes muito degradados. Diante desse cenário, o Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), no Estado de São Paulo, tem recebido atualmente grande enfoque, por concentrar uma das maiores áreas contínuas de preservação do bioma atlântico no país.

Apesar da alarmante redução de sua cobertura original, a Mata Atlântica brasileira concentra mais de 8000 espécies endêmicas de plantas vasculares, além da alta diversidade de vertebrados, o que a classificou com um dos 25 “hot-spots” em prioridade de conservação (Myers *et al.* 2000), e ressaltou a necessidade de ampliação de estudos visando investigar os mecanismos envolvidos em seu funcionamento, e que possam posteriormente auxiliar na conservação de sua alta biodiversidade.

Devido a sua ampla distribuição e heterogeneidade em termos de composição, a nomenclatura utilizada para caracterização do Bioma atlântico ainda é bastante controversa. Oliveira-Filho e Fontes (2000) classificam as florestas atlânticas basicamente em dois tipos: *sensu stricto* e *sensu lato*. *Sensu stricto* compreende, resumidamente, apenas as florestas que ocorrem até 300 km da costa litorânea, sob área de influência de ventos oceânicos que condicionam localmente os regimes de chuva. *Sensu lato*, por sua vez, compreende as florestas semidecíduas e as matas de araucárias que ocorrem até 700 km da zona litorânea.

De acordo com Oliveira-Filho e Fontes (2000), nas últimas três décadas, muita informação vem sendo acumulada sobre a composição florística e a estrutura do estrato arbóreo dos remanescentes florestais de floresta Atlântica do Estado de São Paulo. Estas informações são de extrema importância, e em conjunto com os dados sobre a riqueza de espécies, refletem os fatores evolutivos e biogeográficos, assim como o histórico de perturbação, natural ou antrópica (Gentry 1992, Hubbell & Foster 1986), das respectivas áreas. A síntese dessas informações tem permitido a definição de unidades fitogeográficas com diferentes padrões de riqueza de espécies e apontam para uma diferenciação entre as florestas paulistas no sentido leste/oeste (Torres *et al.* 1997; Santos *et al.* 1998, Tabarelli & Mantovani 1999).

Entretanto, apesar do crescente enfoque dado aos remanescentes florestais de Mata Atlântica no Estado de São Paulo nas últimas décadas, o conhecimento disponível ainda não é suficiente para que se possam entender os mecanismos reguladores da biodiversidade nesses fragmentos, nem nos permite compreender como as alterações recentes interferiram nos processos de estruturação e funcionamento dessas florestas.

Dessa forma, se torna clara a necessidade de estudos que contribuam para um melhor entendimento do funcionamento desse Bioma, tanto em relação à estrutura e composição de suas diversas fisionomias quanto à ecologia de suas populações.

Florestas de Restinga

Dentre as fisionomias que ocorrem dentro do conceito de Mata Atlântica *sensu stricto* encontram-se as Florestas de Restinga. O termo Restinga, no entanto, possui diversos significados na literatura e é empregado por pesquisadores de muitas áreas, como geólogos, geógrafos, botânicos, ecólogos, entre outros (e.g. Rizzini 1979; Lacerda & Hay 1982; Suguio & Tessler 1984 e Sonehara 2005 para revisão). A ampla utilização do termo por diferentes áreas do conhecimento, torna controversa sua exata denominação, e quando utilizado de

forma indiscriminada pode dificultar o entendimento e a comparação dos trabalhos que o utilizam.

No sentido fitogeográfico, o termo restinga é empregado para designar todas as formações vegetais que ocorrem nas planícies litorâneas de origem quaternária (Silva & Brites 2005), e que compreende, portanto, diversas comunidades vegetais fisionomicamente distintas, abrangendo cerca de 70% do litoral brasileiro (Araújo 1992). O substrato sobre o qual se desenvolvem as diferentes fitofisionomias, as planícies costeiras, teve sua origem no Quaternário, período em que houve grande variação no nível do mar, decorrente de diversas mudanças paleoambientais (Suguiu & Tessler 1984). As variações no nível do mar propiciaram o surgimento de “cordões” arenosos, formados a partir do acúmulo de sedimentos de origem marinha, e que se tornaram feições marcantes no litoral brasileiro.

Reconhecendo as diferentes fitofisionomias que recobrem as planícies litorâneas do Brasil e da enorme variedade de denominações, houve a necessidade de classificá-las de modo conciso e objetivo. Dessa forma, Veloso *et al.* (1991) propuseram um modelo de classificação que foi posteriormente adotado pelo IBGE (1992), e que embora passível de críticas, tem sido utilizado como critério de classificação. Assim, segundo a proposta dos autores, as planícies litorâneas são representadas por diferentes unidades fitoecológicas, como a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (quando ocorrem em regiões de Floresta Ombrófila Densa) e as formações pioneiras sob influência marinha, flúvio-marinha e flúvio-lacustre.

Diante desse contexto, são encontrados diferentes tipos de vegetação recobrendo as planícies costeiras, que variam desde formações herbáceas e arbustivas até formações florestais, decorrentes principalmente da proximidade com o mar e de características físicas e hidrológicas do substrato (Araújo 1992). Essas interações acabam por gerar um mosaico de comunidades vegetais estabelecidas sobre solos arenosos, oligotróficos, altamente lixiviados e com poucos sítios para retenção de íons, o que, entre outros fatores, requer que o aporte de nutrientes seja de origem atmosférica (Vanini 1999).

Dentre os tipos florestais encontrados nas restingas brasileiras, destacam-se as Florestas de Restinga. Nas Florestas de Restinga, a hidrologia é determinada pelo regime de chuva, pela flutuação do lençol freático, pela influência da salinidade e pela idade dos depósitos sedimentares (Araújo 1987, Gessler *et al.* 2007). A periodicidade e o tempo de encharcamento do solo são determinados principalmente pela topografia do terreno, pela profundidade do lençol freático e pela proximidade de corpos d'água (rios ou lagoas),

sendo que essas características em conjunto podem ocasionar um mosaico de condições ambientais que podem variar desde terrenos bem drenados até permanentemente alagados (Silva 1990, César & Monteiro 1995).

Os estudos nas restingas brasileiras são em grande parte de natureza fitossociológica e de composição florística (e.g. César & Monteiro 1995, Assumpção & Nascimento 2000, Pereira *et al.* 2001, Sztutman & Rodrigues 2002, Assis *et al.* 2004a, Assis *et al.* 2004b, Scherer *et al.* 2005, Sonehara 2005, Guedes *et al.* 2006, Martins *et al.* 2008). Outros estudos englobam aspectos ecofisiológicos (Scarano *et al.* 2005, Pires *et al.* 2006, Gessler *et al.* 2007), fenológicos (Talora & Morellato 2000, Bencke & Morellato 2002, Marques & Oliveira 2004), palinológicos (Gonçalves-Esteves & Mendonça 2001) e da regeneração natural (Sá 2002), sendo que estudos que enfocam a ecologia de populações (Fischer & Santos 2001) ainda são escassos nesses ambientes.

Ecologia de populações

A ecologia de populações analisa e quantifica grupos específicos de indivíduos que ocorrem em uma dada área geográfica, e que constituem, portanto, uma população (Silvertown 1987). Segundo Harper (1977), o estudo populacional deve tratar de questões relacionadas com diferenças no número de indivíduos que ocorrem de um lugar para outro ou entre um tempo e outro, sendo de grande importância estudos sobre a interferência do ambiente físico sobre o desempenho das populações, assim como dos processos seletivos que conduzem suas mudanças ecológicas e evolutivas.

Dentre os diversos tópicos de estudos em ecologia de populações de plantas, a estrutura populacional pode ser entendida como o primeiro passo para a compreensão dos mecanismos que regulam o comportamento das populações em seus ambientes, e em grande parte dos estudos é analisada através de histogramas que mostram a frequência de indivíduos em diferentes classes de tamanho, altura ou diâmetro (Condit *et al.* 1998, Knight 1975). Segundo Kelly *et al.* (2001), o tipo de estrutura que uma população apresenta é resultado da ocorrência de diversos eventos demográficos, como recrutamento, mortalidade e crescimento individual através do tempo.

As populações de plantas, entretanto, não são homogêneas e apresentam indivíduos de diversos tamanhos (Solbrig 1981; Weiner 1985), e que normalmente se distribuem de maneira hierarquizada (Weiner & Solbrig 1984). A hierarquia na estrutura de tamanho de plantas

ocorre quando na distribuição de frequência de indivíduos em classes de tamanho, há uma maior proporção de indivíduos pequenos, em relação aos indivíduos maiores, e que, no entanto, são os principais responsáveis pela biomassa da população (Weiner & Solbrig 1984).

Dentre as causas que podem contribuir para que haja hierarquia de tamanho em populações de plantas, Harper (1977) cita diferentes taxas de crescimento individual como o principal fator. Essas variações, por sua vez, poderiam ser resultado direto ou indireto de diversos fatores, como i- diferença na idade dos indivíduos, ii- variação genética, iii- heterogeneidade ambiental, iv- ação de herbívoros, parasitas e outros patógenos e v- competição, que pode tanto reduzir quanto aumentar de forma acentuada uma ou mais classes de tamanho (Weiner 1985).

A partir do trabalho de Leak (1965), a hierarquia de tamanho em populações de plantas que se distribuíam seguindo o modelo exponencial negativo, popularmente conhecido como J-invertido, foi associada a populações estáveis e com regeneração constante, enquanto que em contrapartida, a escassez de indivíduos jovens foi interpretada como indicação de declínio populacional. Dessa forma, diversos estudos populacionais, nos mais distintos ambientes, associam o formato J-invertido como medida de equilíbrio populacional (e.g. Swaine & Hall 1988; Primack 1995; Leak 1996; Scarano *et al.* 1997, George *et al.* 2005). Em contrapartida, alguns autores sugerem cautela em generalizações deste tipo (Knight 1975; Condit *et al.* 1998; Souza 2007), e enfatizam que a estrutura de tamanho de uma população reflete o comportamento temporal de eventos como mortalidade, recrutamento e crescimento individual (Hutchings 1997; Kelly *et al.* 2001), além de estar diretamente dependente do intervalo utilizado na determinação das classes de tamanho (Silva Matos *et al.* 1999). Dessa forma, inferências pontuais e que não levam em conta a dinâmica populacional, podem acarretar conclusões equivocadas.

Além dos fatores relacionados à dinâmica populacional, a existência de grupos funcionais em espécies coexistentes e com histórico de vida semelhante parecem influenciar a estrutura de tamanho das populações (Coomes *et al.* 2003; Wright *et al.* 2003). Assim, de um lado estariam as populações de espécies pioneiras, dependentes da disponibilidade de luz para se desenvolverem, e cuja estrutura seria caracterizada pela presença de muitos indivíduos grandes e poucos indivíduos pequenos. No outro extremo, por sua vez, estariam as populações de espécies climáticas tolerantes à sombra, cuja estrutura seguiria o modelo exponencial negativo, com abundância de indivíduos pequenos e poucos indivíduos de tamanhos maiores (Wright *et al.* 2003).

A despeito dos diversos enfoques encontrados nos trabalhos de ecologia de populações, estudos que abordam a estrutura de populações naturais de plantas constituem passo importante para o entendimento da maneira pela qual elas se relacionam com seu ambiente no presente, e quando associados à parâmetros de dinâmica, podem contribuir para generalizações sobre o passado de uma comunidade ainda existente e predições sobre seu futuro, ou ainda permitem suposições sobre os processos que levaram à extinção de certas populações em um dado momento (Hutchings 1997). Os resultados de trabalhos desse tipo, que associam a estrutura populacional com a dinâmica de seus indivíduos, possibilitam muitas inferências sobre a população: seu estágio de maturidade, grau de estabilidade, capacidade de auto-regeneração e manutenção em resposta a perturbações periódicas do meio, além de servirem de modelo para a criação de programas de manejo e conservação de diferentes ecossistemas, e auxiliarem na manutenção da diversidade e na organização das comunidades tropicais (Santos *et al.* 1998; Marques & Joly 2000a; Marques & Joly 2000b). Apesar de sua importância, poucos são os dados existentes na literatura sobre a estrutura populacional de espécies arbóreas tropicais em Florestas de Restinga (e.g. Fischer & Santos 2001).

Objetivos

O presente trabalho teve por objetivo investigar alguns aspectos da ecologia de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae) em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba. Foi realizada uma análise espaço-temporal da estrutura de tamanho da população visando responder as seguintes questões: i) Qual a estrutura de tamanho da população na área? Existe variação na abundância e na estrutura de tamanho após intervalo de 12 meses? A população encontra-se estável no local? ii) Como a heterogeneidade ambiental, medida a partir de variações na microtopografia dos cordões, na disponibilidade de luz e nas condições de drenagem do solo afeta a estrutura de tamanho da população? iii) Qual o padrão de distribuição espacial da população? Existe alguma relação entre o padrão de distribuição espacial e a heterogeneidade ambiental?

Espera-se, dessa forma, aprimorar o conhecimento disponível sobre o comportamento de populações arbóreas em ambientes sujeitos à inundação, além de aprofundar os dados existentes na literatura sobre os aspectos autoecológicos de *Calophyllum brasiliense*, uma espécie de ampla ocorrência em locais condicionados pelo estresse hídrico.

Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo (figura 1) localiza-se no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), Núcleo Picinguaba, situado no litoral norte do Estado de São Paulo, no município de Ubatuba. O Núcleo Picinguaba localiza-se entre as coordenadas 23°31' a 23°34' S e 45°02' a 45°05' W e trata-se de uma área de conservação de aproximadamente 47.500 ha, sob a responsabilidade do Instituto Florestal do Estado de São Paulo e da Secretaria do Meio Ambiente (SMA), sendo a única porção do PESM que atinge a orla marinha (SMA 1996).

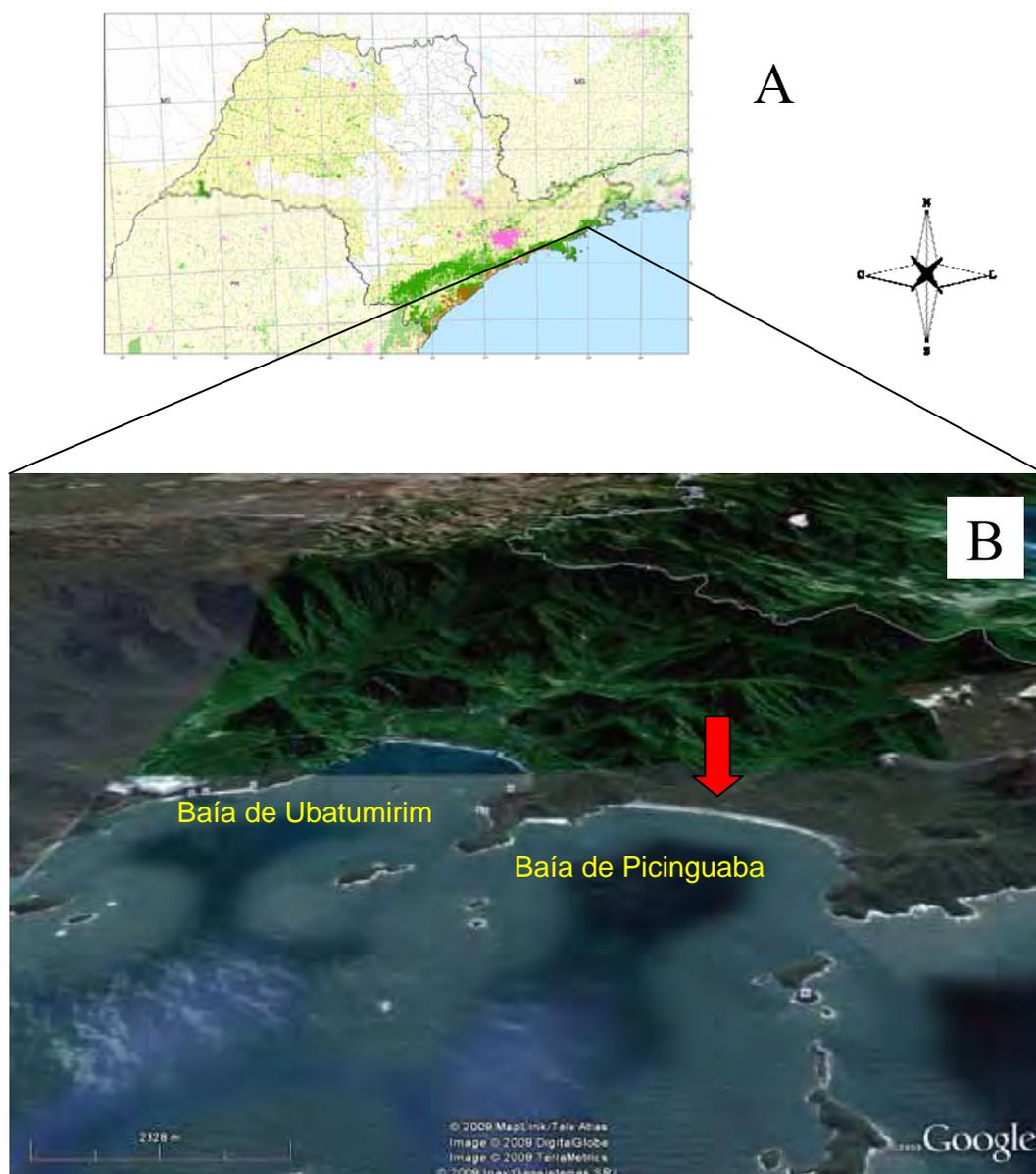


Figura 1 A: Localização da área de estudo no Estado de São Paulo. B: Localização da Floresta de Restinga estudada, no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

O clima de Ubatuba, segundo o sistema de classificação de Köppen, é do tipo Af, que indica clima tropical úmido, sem estação seca, com altos índices pluviométricos e chuvas bem distribuídas ao longo do ano. De acordo com os dados climatológicos obtidos junto ao Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), base Ubatuba, a precipitação média anual do município de Ubatuba, no período de 1992 a 2008, foi de 2.470 mm e a temperatura média anual no mesmo período foi de 22,8 °C. A temperatura média do mês mais quente foi de 32,1 °C (janeiro) e a do mês mais frio foi de 11,7 °C (julho). O clima é caracterizado por duas estações bem definidas, uma super-úmida e com temperaturas mais altas entre os meses de outubro a abril, e outra menos úmida e com temperaturas mais baixas entre os meses de maio a setembro (figura 2).

No período de estudo (agosto de 2007 a agosto de 2008) foi registrado 2.272 mm de precipitação. Janeiro foi o mês de maior precipitação (378,9 mm), enquanto em julho não houve precipitação, fato incomum para a região. A temperatura média no ano foi de 22,4 °C, a média das máximas foi de 31,2 °C e a média das mínimas foi de 8,8 °C.

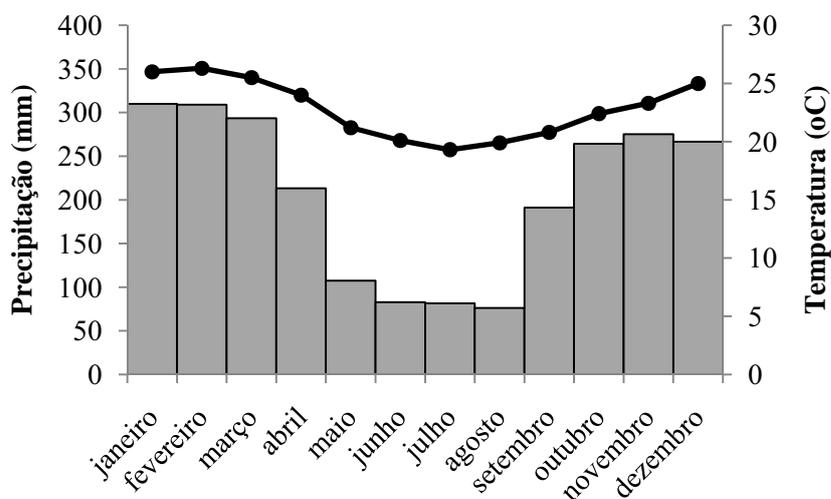


Figura 2. Climograma relativo ao período entre 1992 e 2008, para o município de Ubatuba, SP.

A Floresta de Restinga estudada (23°21'20''S e 44°51'04''W, cerca de 10 m de altitude acima do nível do mar) está localizada sobre a planície litorânea da Praia da Fazenda, próxima à guarita do Centro de Visitantes, Núcleo Picinguaba, a nordeste do município de Ubatuba, SP (figuras 3 e 4).

A floresta estudada é classificada como Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas, de acordo com a classificação do IBGE (Veloso *et al.* 1991). Apresenta pequeno porte, com dossel variando entre 10 e 15 m de altura, geralmente com indivíduos emergentes de até 25 metros. As árvores são finas e existe alta densidade de indivíduos, com rara ocorrência de raízes tabulares e trepadeiras lenhosas (Sanchez 2001). As famílias mais ricas em espécies arbóreas são Myrtaceae, Melastomataceae, Clusiaceae e Euphorbiaceae, enquanto as espécies mais abundantes são *Euterpe edulis*, *Gomidesia schaueriana*, *Pera glabrata*, *Jacaranda puberula*, *Myrcia multiflora*, *Myrcia acuminatissima* e *Alchornea triplinervia* (Sanchez 2001). A presença de epífitas é notável, principalmente das famílias Bromeliaceae, Araceae, Orchidaceae e Cactaceae (César & Monteiro 1995, Sanchez 2001).



Figura 3. Visão aérea da planície litorânea da Praia da Fazenda, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Seta indica o Centro de Visitantes.

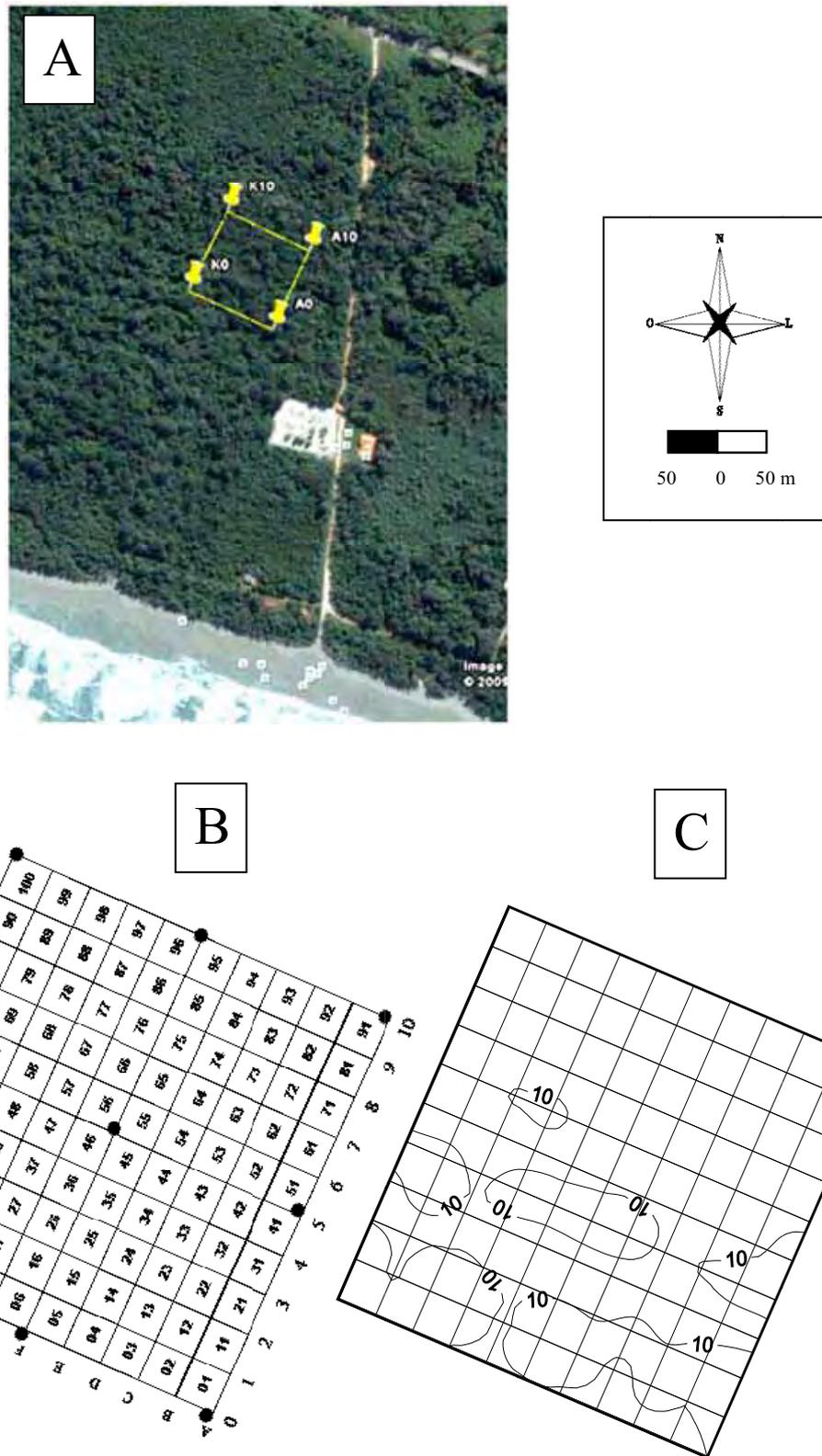


Figura 4. A: Delimitação da área de estudo. Fonte: Google. B: Representação da disposição das 100 parcelas de 100 m² alocadas na área de estudo. C: Mapa topográfico da área de estudo.

Na floresta estudada, o relevo é bastante plano, marcado por pequenas irregularidades decorrentes de desníveis microtopográficos (figura 4), que formam um mosaico de cordões arenosos e depressões entre cordões. Os cordões possuem altura inferior a 40 cm e as depressões são sazonalmente alagadas pela exposição do lençol freático, principalmente na estação mais chuvosa, formando canais de drenagem entre os cordões (César & Monteiro 1995, Pedroni 2001).

O solo da floresta é proveniente da deposição sedimentar marinha, que ocorreu durante o Quaternário e que sofreu intenso processo de retrabalhamento fluvial. As parcelas são bastante homogêneas quanto à granulometria e às propriedades químicas (Diniz 2009). Os solos são compostos principalmente por partículas de areia fina e grossa, que correspondem a cerca de 90% da textura. São solos álicos, com baixa fertilidade e alta saturação por alumínio, pobres em nutrientes e com elevados teores de matéria orgânica (Sanches 2001, Pedroni 2001, Diniz 2009). A elevada concentração de areia faz com que a drenagem seja rápida, a retenção de água seja baixa e ocorra lixiviação das camadas superiores (César & Monteiro 1995). De modo geral, sobre os cordões observam-se solos com maior concentração de matéria orgânica, Al e ferro (Diniz 2009).

Caracterização da espécie

Calophyllum brasiliense Cambess. é uma espécie pertencente à família Clusiaceae, que é constituída por plantas lenhosas, classificadas em 27 gêneros e 1.090 espécies, cujos representantes distribuem-se amplamente pelas florestas tropicais (Stevens 2007). O gênero *Calophyllum* L. é pantropical, sendo o segundo maior da família em número de espécies (atrás apenas do gênero *Garcinia*). Compreende 186 espécies de árvores e arbustos (Stevens 2007), distribuídas pelos continentes americano, asiático e australiano (Flores 2002), mas principalmente nas florestas do sudoeste asiático (Stevens 1980). Apesar do elevado número de espécies e da ampla distribuição, na região tropical americana o gênero é representado por apenas 10 espécies.

As folhas de *Calophyllum* possuem padrão de venação característico, pois apresentam nervuras secundárias dispostas paralelamente umas das outras e próximas entre si, tornando essas estruturas, sem dúvida, uma das características mais marcantes encontradas no gênero. Tanto que, segundo sua etimologia, a palavra *Calophyllum* significa “folhas bonitas”. *Calo* deriva do grego - *Kalos*, e significa bonito, e - *phyllum* do grego *phyllo*, significa folha.

Calophyllum brasiliense Cambess. é uma planta de porte arbóreo (figura 5A), com altura que pode variar de 20 a 30 m, de tronco espesso, cilíndrico e reto (figura 5B). Apresenta látex de coloração amarelada e é conhecida popularmente como guanandi, olandi, jacareúba (Amazônia), entre outras muitas denominações (Lorenzi 1998). Possui folhas opostas, glabras e coriáceas, com inúmeras nervuras secundárias paralelas e muito próximas entre si (Flores 2002), alternadas a canais de látex (Steven 2006), que conferem um aspecto marcante e tornam fácil a identificação da espécie mesmo nos estádios iniciais de desenvolvimento. As flores podem ser masculinas ou hermafroditas, sendo semelhantes tanto no tamanho quanto na morfologia; são pequenas, brancas (figura 5C), pouco vistosas, arrançadas em inflorescências racemiformes e polinizadas principalmente por abelhas (Fischer & Santos 2001). A espécie não apresenta reprodução vegetativa (Scarano *et al.* 1997) e tanto a floração quanto a frutificação normalmente são anuais (Flores 2002). Os frutos são grandes, com diâmetro que varia de 2,5 a 3,0 cm (Figura 5D) (Flores 2002), verdes quando imaturos e amarelados quando maduros, carnosos, do tipo drupa globosa e apresentam uma única semente oval envolta por polpa esverdeada (Fischer & Santos 2001, Flores 2002, King 2003). São consumidos por diversas espécies de animais e apresentam mecanismo de dormência (Scarano *et al.* 1997), o que mantém suas sementes viáveis e capazes de germinar após vários meses de submersão, embora não germinem enquanto inundadas (Marques & Joly 2000b). As sementes apresentam diversos mecanismos de dispersão, como barocoria, hidrocoria e zoocoria, sendo que a dispersão por animais é predominante (Fischer & Santos 2001), principalmente por morcegos do gênero *Artibeus* (Fischer & Santos 2001, Mello *et al.* 2005). A germinação das sementes é do tipo criptocotilar hipogeal (Marques & Joly 2000).

A espécie é perenifólia, destaca-se no dossel como emergente e segundo seus aspectos ecológicos é classificada como tolerante à sombra (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Possui ampla distribuição nas florestas Neotropicais, ocorrendo desde a região amazônica até o norte de Santa Catarina, na floresta Amazônica e Atlântica, sendo comum também em florestas no domínio do Cerrado. Apesar de sua plasticidade ecológica (Kawaguici & Kageyama 2001), a ocorrência de *Calophyllum brasiliense* está sempre associada a solos úmidos ou brejosos (Oliveira-Filho & Ratter 1995), podendo ser encontrada tanto em florestas primárias densas como em vários estágios da sucessão secundária, entre eles capoeiras e capoeirões (Lorenzi 1998, Marques & Joly 2000a).

É uma árvore ornamental e sua madeira pode ser utilizada na marcenaria e na carpintaria (Lorenzi 1998), sendo considerada a primeira madeira-de-lei do Brasil, pois o

governo imperial já detinha a exclusividade de sua exploração no século XIX, utilizada na construção naval (Souza & Lorenzi 2005). Além disso, a espécie é comumente utilizada em projetos de reflorestamento e recuperação ambiental, principalmente em matas ciliares (Marques & Joly 2000a).

A espécie apresenta potencial medicinal, que pode ser utilizado no tratamento de úlceras, processos inflamatórios e no combate à dor (Isaias *et al.* 2004, Noldin *et al.* 2006). Princípios ativos retirados de suas folhas, caules e raízes também apresentam propriedades antibacterianas, antifúngicas e citotóxicas, além de promoverem com eficácia a inibição de alguns tumores e a replicação de porções do vírus HIV (Huerta-Reyes *et al.* 2004, Noldin *et al.* 2006).

Na área de estudo, a espécie destaca-se no dossel (obs. pessoal), com copa larga, umbeliforme e densa, e apresenta abundância de indivíduos jovens, que muitas vezes são encontrados em agrupamentos, formando bancos de plântulas (figura 5E). Segundo Pedroni (2001), o período de frutificação ocorre entre os meses de abril a junho, e os frutos são dispersos principalmente por morcegos da espécie *Artibeus lituratus*.

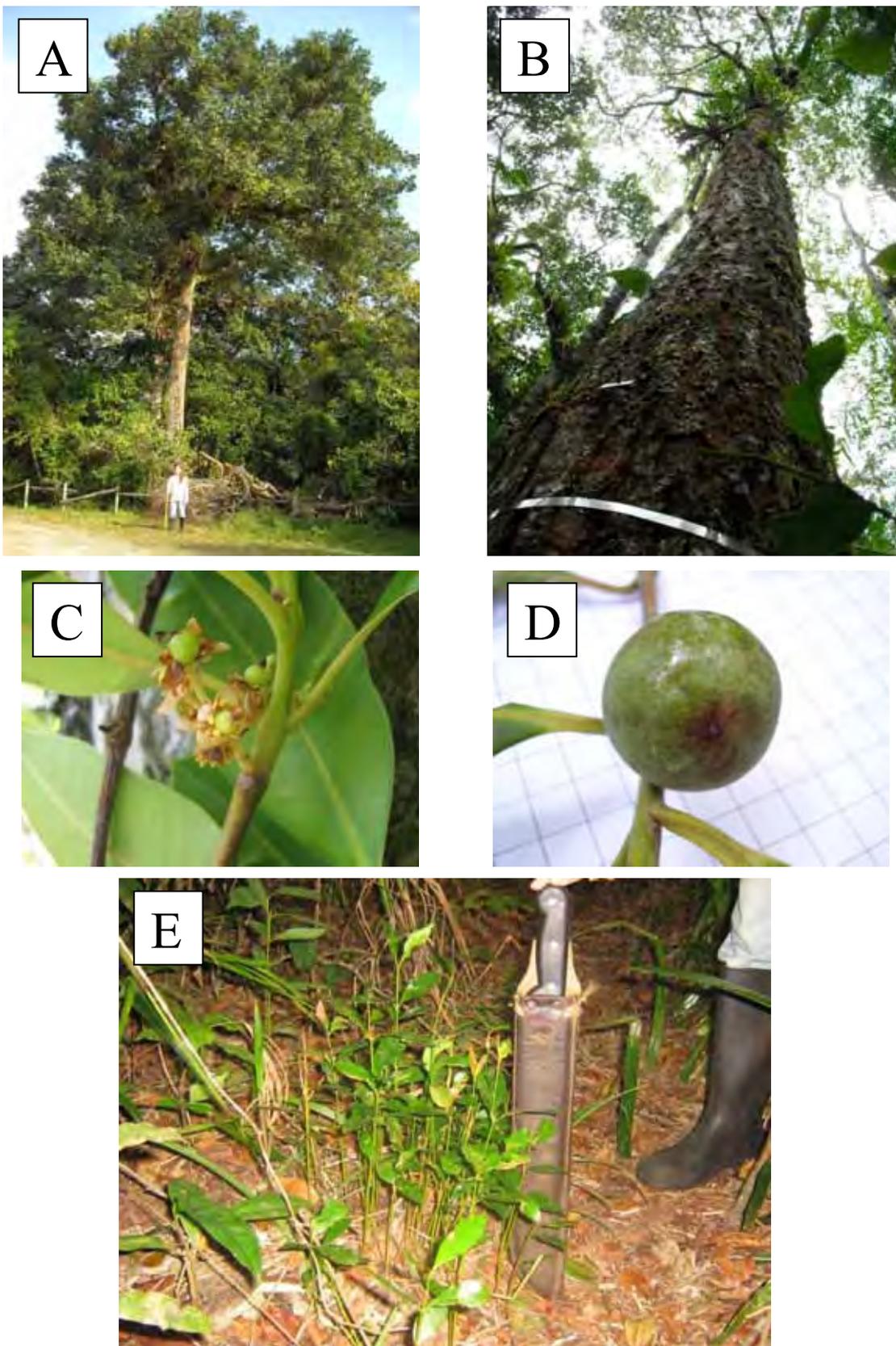


Figura 5. A: Indivíduo adulto de *Calophyllum brasiliense*; B: Detalhe do tronco; C: flores, D: frutos; E: banco de plântulas. Fotos: Aloysio de Pádua Teixeira.

Caracterização das classes de tamanho da população

Antes de realizar os procedimentos de campo, foi feito um estudo piloto com o intuito de tentar caracterizar a população quanto às diferentes classes de tamanho, que pudessem representar diferentes estágios de desenvolvimento da espécie na área de estudo. Dessa forma, seguindo as sugestões de Gatsuk *et al.* (1980) para determinação de estádios de desenvolvimento (ontogenéticos), foram feitas observações em diversos indivíduos, visando coletar dados como presença de cotilédones, presença ou vestígios de órgãos reprodutivos, mudança na coloração ou na estrutura de caules e folhas, número, formato e disposição de folhas, aparecimento de crescimento secundário, entre outras informações.

Após o estudo piloto, quatro classes de tamanho puderam ser identificadas, sugerindo diferentes estágios de desenvolvimento da espécie:

Plântula – Representam os indivíduos com altura inferior ou igual a 45 cm. Foi determinada a partir da altura máxima encontrada para indivíduos que possuíam cotilédone vivo e não apresentaram sinais de quebra e/ou injúrias.

Jovem – Representam os indivíduos com altura superior a 45 cm e diâmetro a altura do solo (DAS) menor que 0,8 cm. Não apresentam cotilédones e o corpo da planta apresenta início de crescimento secundário.

Imaturo – representam os indivíduos com diâmetro a altura do solo (DAS) superior ou igual a 0,8 cm e altura menor que 15 m. Apresentam crescimento secundário bem definido e não apresentam vestígios e/ou caracteres reprodutivos.

Adulto – representam os indivíduos com altura superior ou igual a 15 m. Corresponde aos indivíduos reprodutivos na área.

Procedimento de campo

Área de amostragem da população – Foi utilizada para amostragem da população uma área de 1 ha na Floresta de Restinga, dividida em 100 parcelas contíguas de 10 m x 10 m (figura 6A). Para a amostragem da população de *Calophyllum brasiliense* foram sorteadas aleatoriamente 50 parcelas das 100 pré-estabelecidas (figura 6B). Os indivíduos pertencentes às duas primeiras classes de tamanho (plântulas e jovens) foram amostrados em sub-parcelas de 5 m x 5 m, sorteadas em um dos vértices de cada parcela de 10 m x 10 m, enquanto que para amostragem de imaturos e adultos foram consideradas as parcelas de 10 m x 10 m.

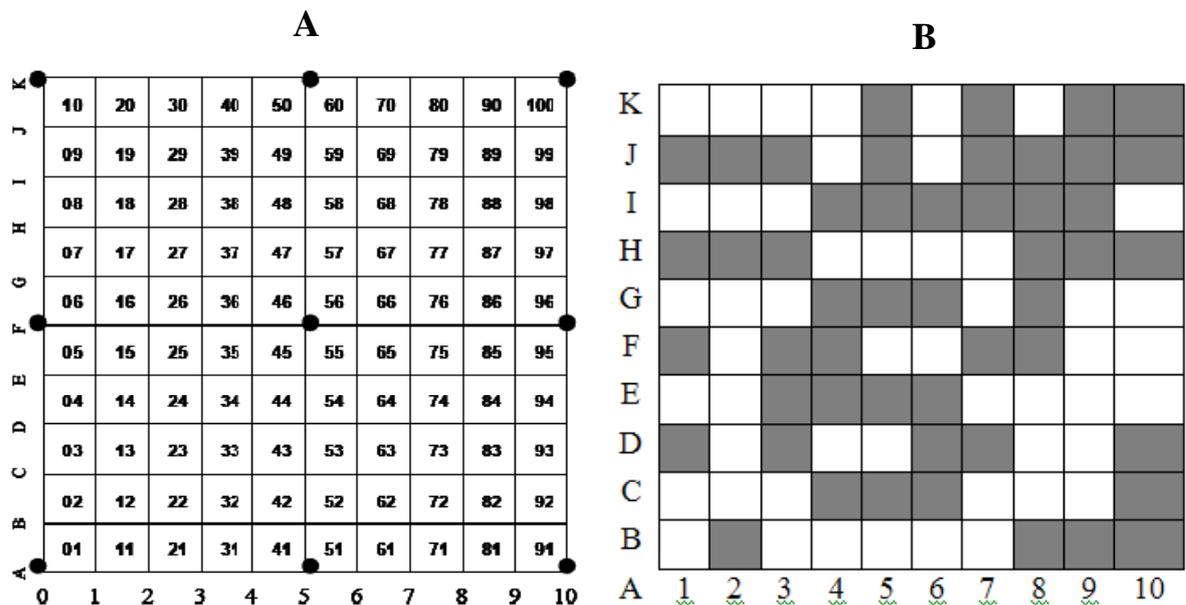


Figura 6. A: representação esquemática das parcelas de 100 m² na Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. B: disposição das parcelas sorteadas para o presente estudo.

Procedimento de amostragem da população – Em agosto de 2007, todos os indivíduos vivos de *Calophyllum brasiliense* receberam uma placa numerada para identificação, tiveram registrada a altura do fuste e o diâmetro no nível do solo (DAS) (figura 7). Este procedimento foi realizado com auxílio de fita métrica e/ou paquímetro. Os indivíduos de até 1,5 m de altura foram medidos com o auxílio de uma régua graduada e aqueles maiores que 1,5 m tiveram a altura estimada, tendo como referência segmentos de vara de poda com altura conhecida.

Para avaliar o comportamento da população no decorrer do tempo, visando detectar alterações estruturais, após intervalo de 12 meses foi realizado um segundo censo. Nesse censo, os indivíduos tiveram sua altura e DAS medidos novamente, além de terem sido quantificados os mortos e a incorporação de novos indivíduos.



Figura 7. Exemplo de identificação dos indivíduos de *Calophyllum brasiliense* em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Coleta dos dados ambientais – A heterogeneidade ambiental foi determinada, em cada parcela, pelas condições de drenagem (porcentagem da área alagada), pelas variações microtopográficas (presença de cordões e depressões entre cordões) e pela porcentagem de abertura do dossel.

Porcentagem de área inundável – Para avaliar as condições de drenagem, através da porcentagem de área inundável das parcelas, foram realizadas duas medições, uma no período menos chuvoso (agosto de 2008) e uma no mais chuvoso (dezembro de 2007). Os períodos foram determinados com base nos dados climatológicos de Ubatuba obtidos junto ao IAC. Foi observado que na estação menos chuvosa as parcelas eram homogêneas e encontravam-se sem nenhum grau de alagamento. Dessa forma, o padrão de drenagem foi determinado pela amostragem realizada no período mais úmido e após quatro dias de intensa precipitação. As parcelas foram classificadas em cinco classes de drenagem, de acordo com a porcentagem de área alagada. Os valores foram atribuídos seguindo o seguinte critério: nenhum alagamento (1), área alagada entre 1 e 25% (2), entre 26 e 50% (3), entre 51 e 75% (4) e entre 76 e 100 %

(5). Como os indivíduos foram amostrados em parcelas com áreas que variavam dependendo da classe de tamanho, foram feitas duas classificações da área alagada, uma para as parcelas de 25 m² e outra para as parcelas de 100 m². Para esta última mensuração, cada parcela foi subdividida em quatro sub-parcelas menores de 5 x 5 m, com o propósito de minimizar possíveis erros na estimativa da área saturada.

Microtopografia – Embora o relevo da Floresta de Restinga seja plano, a presença dos cordões arenosos determina um mosaico fisionômico importante para o estabelecimento das espécies, pois permite a existência de porções do solo sujeitas a diferentes graus de saturação hídrica. Como essas diferenças só podem ser visualizadas em pequena escala, foi utilizado o termo microtopografia para caracterização dessas variações. Para avaliar a influência da microtopografia no estabelecimento da população, foi anotada a posição microtopográfica de cada indivíduo dentro das parcelas, ou seja, se eles se encontravam sobre cordões arenosos (figura 8A) ou entre os cordões (figura 8B).

Abertura de dossel – Para a estimativa de abertura de dossel foi tirada uma fotografia do dossel no centro de cada parcela de 10 m x 10 m, utilizando uma câmera digital Coolpix Nikon 5.000, com lente hemisférica “olho de peixe” de 8 mm. A câmera foi fixada por um tripé a 1,5 m de altura do solo e posicionada sempre para o norte magnético.

Herbivoria – Foi observado em campo que grande parte dos indivíduos de *Calophyllum brasiliense* apresentava danos por herbivoria, sendo assim, e visando posteriormente investigar correlações entre a mortalidade dos indivíduos e esse tipo de interação, foi observada a presença de herbivoria em todos os indivíduos amostrados no primeiro censo. Para caracterizar a existência de herbivoria foi considerada apenas a presença ou ausência de predação, sendo que a predação por galhas, por ser facilmente identificável em campo, foi contabilizada a parte.



Figura 8. Exemplo da microtopografia encontrada na Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. **A:** detalhe de um cordão arenoso. **B:** região entre cordões arenosos.



Figura 9. Exemplos de herbivoria encontrada em indivíduos de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. A: predação e galha em folha. B: galha em caule.

Estrutura de tamanho da população e variação temporal

Estrutura – Para caracterizar a estrutura de tamanho da população foram utilizados os dados de densidade coletados no primeiro censo, considerando as quatro classes de tamanho (plântula, jovem, imaturo e adulto) previamente estabelecidas. A partir desses dados foi feita uma estimativa da densidade média de indivíduos por hectare. Também foi realizada uma caracterização estrutural de cada classe de tamanho por meio da elaboração de histogramas de frequência de indivíduos em cinco subclasses de altura, determinadas arbitrariamente, visando observar se as distribuições eram contínuas ou se apresentavam lacunas. Não foi possível caracterizar as classes de tamanho em diferentes subclasses de diâmetro, visto que a variação dos valores foi muito baixa, principalmente nas primeiras classes. Para avaliar a possível existência de variação temporal na estrutura da população, a densidade de indivíduos por classes de tamanho e por subclasses de altura foi comparada entre os dois anos pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1981).

O coeficiente de correlação de Spearman (C_s), juntamente com a correção sequencial de Bonferroni, foi utilizado para avaliar as possíveis correlações da densidade de indivíduos entre as classes de tamanho, visando observar se a densidade de uma classe é afetada pelas demais classes. Para essas análises, foi adotado como significativo o $P \leq 0,05$ ($\leq 0,017$ após a correção). A correção sequencial de Bonferroni foi utilizada para controlar o erro estatístico do tipo I (e.g. Fonseca *et al.* 2004), ou seja, rejeitar uma hipótese nula quando na verdade ela é verdadeira.

A avaliação temporal e os testes de correlação foram processados no programa R versão 9.0 (R Development Core Team 2009).

Mortalidade – A taxa de mortalidade (m) da população durante o período estudado foi calculada pela proporção N_m/N_o , onde N_m é o número de indivíduos mortos e N_o o número inicial de indivíduos. Também foram calculadas as taxas de mortalidade específicas para cada classe de tamanho, seguindo o mesmo procedimento. Para avaliar se as taxas de mortalidade eram dependentes da densidade foi utilizado o coeficiente de Spearman (C_s) para verificar as possíveis correlações entre: i) a mortalidade total de indivíduos por parcela e a densidade total de indivíduos por parcela; ii) a mortalidade de indivíduos por parcela em cada classe de

tamanho e a densidade total de indivíduos por parcela; iii) mortalidade de indivíduos por parcela em cada classe de tamanho e a densidade inicial de indivíduos por parcela em cada classe de tamanho. Para cada uma das três análises também foi utilizada a correção sequencial de Bonferroni, adotando como significativo o $P \leq 0,05$ ($\leq 0,017$ após a correção).

Ingresso – A taxa de ingresso foi calculada pela relação entre o número de indivíduos novos (I) incorporados na população e o número inicial de indivíduos (I/N_0).

Incremento – A taxa de incremento (i) populacional foi calculada pela razão entre o número total de indivíduos no final do período de estudo pelo número total de indivíduos no início (N_f/N_0). Dessa forma, quando $i = 1$ a população apresenta estabilidade (mortalidade = ingresso), quando $i < 1$ a população apresenta declínio (mortalidade > ingresso) e quando $i > 1$ a população apresenta crescimento (mortalidade < ingresso). Também foram calculadas as taxas de incremento específicas para cada classe de tamanho.

Crescimento – O crescimento (C) da população foi calculado através da diferença nos tamanhos (altura e diâmetro) de cada indivíduo resumido pela fórmula:

$$C = \sum(Tf - Ti)$$

onde Tf = altura ou diâmetro de cada indivíduo no final do estudo e Ti = altura ou diâmetro de cada indivíduo no início do estudo. Também foi calculado o crescimento médio em altura e diâmetro para cada classe de tamanho, além de investigadas possíveis correlações entre o crescimento e a densidade de indivíduos por parcela, por meio do coeficiente de correlação de Spearman (C_s).

Transição – A taxa de transição (tr) da população foi calculada pela razão entre o número de indivíduos que passaram de uma classe de tamanho para a classe seguinte pelo número total inicial de indivíduos em cada classe. Como as classes de tamanho estabelecidas visaram a caracterização de diferentes estágios de desenvolvimento da população, não foram consideradas regressões entre as classes, uma vez que elas não teriam sentido biológico. Dessa forma, nos casos em que regressões em altura ou diâmetro dos indivíduos ocasionaram a classificação dos mesmos em classes anteriores às estabelecidas no primeiro censo, foi considerada ausência de transição.

Relações com a heterogeneidade ambiental

Posição microtopográfica – testes t de Student (Zar 1999) para amostras pareadas foram utilizados para comparar a densidade média de indivíduos por parcela entre as posições microtopográficas (sobre ou entre cordões arenosos), considerando tanto a população como um todo quanto as diferentes classes de tamanho. Também foram calculadas as taxas de mortalidade e de crescimento em cada posição microtopográfica e comparadas entre si pelo teste t de Welch (Welch 1947).

Drenagem e abertura do dossel – A porcentagem de abertura do dossel foi quantificada através da análise das fotografias hemisféricas no software GAL (Gap Light Analyzer). Para investigar possíveis correlações da densidade de indivíduos com as classes de alagamento do solo e com a porcentagem de abertura de dossel foi utilizado o coeficiente de Spearman (C_s), juntamente com a correção sequencial de Bonferroni, sendo adotado como significativo o $P \leq 0,05$ ($\leq 0,025$ após a correção). As correlações foram testadas considerando-se a densidade total de indivíduos (sem considerar as classes de tamanho) e em cada classe separadamente. Seguindo o mesmo procedimento, também foram investigadas correlações entre a mortalidade média de indivíduos por parcela e essas duas variáveis.

Distribuição espacial

Para analisar o padrão de distribuição espacial da população como um todo e em cada classe de tamanho, optou-se pela utilização do Índice de Morisita Padronizado (I_p) (Smith-Gill 1975), que tem sido uma ferramenta importante em estudos ecológicos pelo fato de utilizar dados de contagem de indivíduos por amostras (parcelas, por exemplo) e por ser independente da densidade populacional e do número de amostras (Krebs 1999).

O I_p foi introduzido por Smith-Gill (1975) como um aprimoramento ao Índice de Dispersão de Morisita (I_d) (Morisita 1959; Morisita 1962), em que os valores de I_d são rearranjados em uma escala que varia de -1 a +1. Para esse índice, o valor 0 representa a aleatoriedade, com limite de confiança entre -0,5 e +0,5 para distribuição aleatória. Desse modo, quando $-0,5 < I_p < 0,5$ a distribuição é aleatória, quando $I_p > 0,5$ a distribuição é agregada e quando $I_p < -0,5$ a distribuição é uniforme. As fórmulas para calcular esse índice

utilizam os valores críticos dos índices de uniformidade (M_{uni}) e de agregação (M_{clu}), além dos valores do Índice Dispersão de Morisita (I_d). Os cálculos foram processados no programa R versão 9.0 (R Development Core Team 2009), pacote Vegan versão 1.15-3. As equações utilizadas para os cálculos seguem abaixo:

Índice de Dispersão de Morisita (I_d)

$$I_d = n \left[\frac{\sum(xi)^2 - \sum(xi)}{\sum(xi)^2 - \sum(xi)} \right]$$

Onde I_d = Índice de Dispersão de Morisita

n = Número de amostras

xi = Número de indivíduos em cada amostra

Índice de Uniformidade (M_{uni})

$$M_{uni} = \frac{\chi^2_{0.975} - n + \sum(xi)}{\sum(xi) - 1}$$

Onde $\chi^2_{0.975}$ = Valor do Qui-quadrado para tabela com $n - 1$ graus de liberdade, e 97,5% da área à direita da curva.

xi = Número de indivíduos em cada amostra

n = Número de amostras

Índice de Agregação (M_{clu})

$$M_{clu} = \frac{\chi^2_{0.025} - n + \sum(xi)}{\sum(xi) - 1}$$

Onde $\chi^2_{0.025}$ = Valor do Qui-quadrado para tabela com $n - 1$ graus de liberdade, e 2,5% da área à direita da curva.

xi = Número de indivíduos em cada amostra

n = Número de amostras

A partir desses índices é possível calcular o Índice de Morisita Padronizado (I_p) seguindo o seguinte raciocínio:

Quando $I_d \geq M_{clu} > 1,0$

$$I_p = 0,5 + 0,5 \left(\frac{I_d - M_{clu}}{n - M_{clu}} \right)$$

Quando $M_{clu} > I_d \geq 1,0$

$$I_p = 0,5 \left(\frac{I_d - 1}{M_{clu} - 1} \right)$$

Quando $1,0 > I_d > M_{uni}$

$$I_p = -0,5 \left(\frac{I_d - 1}{M_{uni} - 1} \right)$$

Quando $1,0 > M_{uni} > I_d$

$$I_p = -0,5 + 0,5 \left(\frac{I_d - M_{uni}}{M_{uni}} \right)$$

Para ajudar a visualizar a distribuição dos indivíduos, foram construídos esquemas representando a densidade de indivíduos por classe de tamanho em cada parcela amostrada.

Resultados

Estrutura da população e variação temporal

Na primeira avaliação (agosto de 2007) foram amostrados 1.400 indivíduos de *Calophyllum brasiliense*. Embora a população tenha sido representada por indivíduos em todas as classes de tamanho, a densidade de indivíduos por classe variou bastante, com amplo predomínio de plântulas, que representaram mais de 90% da população, e baixa concentração de indivíduos reprodutivos, que somaram menos de 0,1% (tabela 1). Após 12 meses, foram amostrados 1.034 indivíduos de *Calophyllum brasiliense*, o que representa uma redução de cerca de 26% na densidade de indivíduos em relação ao primeiro censo.

A análise da população em subclasses de altura revelou o predomínio de plântulas com altura entre 27 e 36 cm (aproximadamente 44% dos indivíduos) (figura 10A), e de jovens com altura entre 45 e 52 cm (cerca de 58% dos indivíduos) (figura 10B). A classe de imaturo foi marcada pela distribuição de todos os indivíduos em apenas uma subclasse de altura, com lacunas nas demais subclasses (entre três e 15 metros de altura) (figura 11A), e a classe de adultos apresentou predomínio de indivíduos na primeira subclasse de altura (figura 11B).

As análises entre as densidades de indivíduos por classe de tamanho apontaram correlações significativas e positivas entre plântulas e jovens e entre jovens e imaturos (tabela 2).

A estrutura de tamanho da população apresentou diferenças significativas após intervalo de 12 meses ($D_{\max} = 0,08$, $P < 0,001$), em decorrência da variação temporal na abundância de plântulas e jovens, visto que a densidade de imaturos e adultos manteve-se constante. O número de plântulas diminuiu cerca de 27% enquanto que o número de jovens aumentou aproximadamente 60%. O teste de Kolmogorov-smirnov também apontou diferenças significativas na estrutura de altura de plântulas ($D_{\max} = 0,13$, $P < 0,01$), provavelmente em decorrência da diminuição do número de indivíduos na segunda (9 a 18 cm) e na terceira subclasses (18,01 a 27 cm), que foi de 78% e 53%, respectivamente. As demais classes de tamanho não apresentaram diferenças significativas na estrutura de altura ($P > 0,05$), embora jovens tenham registrado aumento de 75% do número de indivíduos na primeira subclasse (de 45,01 a 52,4 cm de altura).

Tabela 1. Densidade de indivíduos de *Calophyllum brasiliense* por censo, estimada para um hectare, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Valores representam a média \pm desvio padrão.

Classe de tamanho	Agosto 2007	Agosto 2008
Plântula	10.304 \pm 10.370	6.976 \pm 8.043
Jovem	672 \pm 1.073	1.072 \pm 1.631
Imaturo	46 \pm 164	46 \pm 164
Adulto	10 \pm 46	10 \pm 46

Tabela 2. Coeficiente de correlação de Spearman entre as densidades das classes de tamanho de *Calophyllum brasiliense* em uma floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Os valores de *P* estão representados entre parêntesis; *correlações significativas para $P \leq 0,05$ ($P \leq 0,017$ após correção sequencial de Bonferroni).

Classe de tamanho	Jovem	Imaturo	Adulto
Plântula	0,5815 (0,001*)	0,2801 (0,0487)	0,3152 (0,0257)
Jovem		0,5361 (< 0,001*)	-0,0962 (0,5064)
Imaturo			-0,1177 (0,4156)

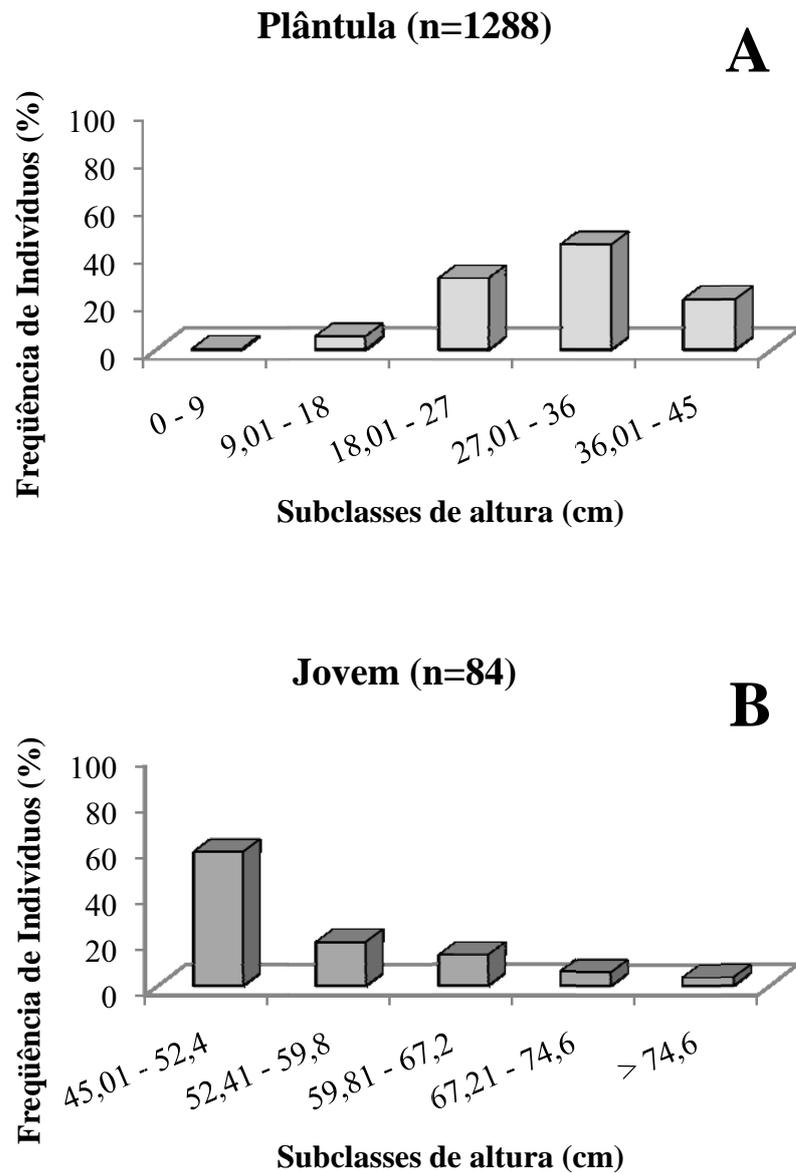


Figura 10. Frequência de plântulas (A) e jovens (B) de *Calophyllum brasiliense* em subclasses de altura, em 0,125 ha de Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.

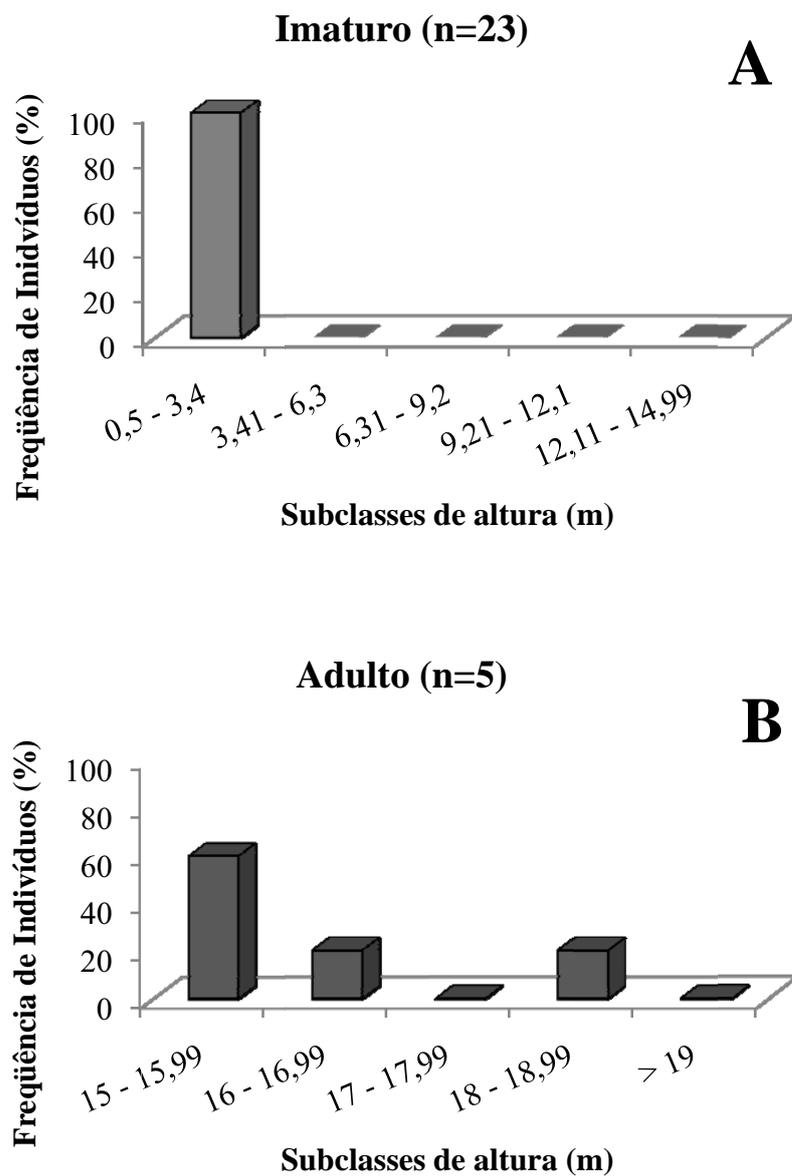


Figura 11. Frequência de imaturos (A) e adultos (B) de *Calophyllum brasiliense* em subclasses de altura, em 0,5 ha de Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP.

A taxa de mortalidade da população foi de 0,26, tendo variado entre as classes de tamanho. De maneira geral, observou-se que a taxa de mortalidade diminuiu com o incremento das classes de tamanho. A classe de plântulas apresentou maior taxa de mortalidade (0,27), seguida de jovens (0,11) e imaturos (0,04). Não foi registrado nenhum indivíduo adulto morto durante o período de estudo.

Houve relação significativa entre o número total de indivíduos mortos por parcela e a densidade total por parcelas ($C_s = 0,89$; $P < 0,0001$). Essa relação pode ter ocorrido principalmente em função da alta densidade de plântulas por parcela, visto que também foi observada correlação significativa e positiva entre a mortalidade de plântulas e a densidade total de indivíduos por parcela ($C_s = 0,88$; $P < 0,0001$). As demais classes de tamanho não apresentaram correlações significativas entre a mortalidade e a densidade total de indivíduos por parcela ($P > 0,016$). Também foram encontradas correlações significativas entre o número de indivíduos mortos e a densidade inicial da classe, para plântulas ($C_s = 0,89$; $P < 0,0001$) e jovens ($C_s = 0,55$; $P < 0,0001$).

Durante o período de estudo, a taxa de ingresso (I) da população foi nula, pois nenhum indivíduo novo foi incorporado à população. Dessa forma, a taxa de incremento (i) que foi de 0,74 representa diminuição em 26% do total do número de indivíduos, o que corresponde exatamente à mortalidade registrada. Houve diferenças no incremento entre as classes de tamanho, sendo que as plântulas apresentaram diminuição no número de indivíduos ($i = 0,68$), e os jovens apresentaram aumento ($i = 1,60$). Entretanto, os imaturos e os adultos não apresentaram variação ($i = 1$).

O crescimento médio em altura de *Calophyllum brasiliense* foi de $2,48 \pm 4,79$ cm. Do total de indivíduos amostrados, 23,8% apresentaram crescimento médio negativo ($-2,91 \pm 2,53$ cm), 9,28% não cresceram e 66,92% apresentaram crescimento médio positivo ($4,74 \pm 3,96$ cm). Não houve correlação significativa entre o crescimento médio em altura e a densidade de indivíduos por parcela ($C_s = 0,21$; $P = 0,1478$). Apesar das taxas de crescimento médio em altura terem variado entre as classes de tamanho, foi observado predomínio de crescimento positivo (tabela 3). De maneira geral, o crescimento de plântulas foi menor que o de jovens, que por sua vez foi menor que o de imaturos. Os indivíduos adultos não apresentaram crescimento em altura durante o período estudado.

Tabela 3. Crescimento em altura de *Calophyllum brasiliense*, por classes de tamanho, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. Os valores de crescimento médio representam média \pm desvio padrão.

Classes	Crescimento médio (cm)	Cresc. positivo (%)	Cresc. negativo (%)	Estase (%)
Plântula	2,34 \pm 4,29	68	23%	9
Jovem	3,74 \pm 3,93	66	26%	8
Imaturo	4,68 \pm 12,64	55	36%	9
Adulto	-----	-----	-----	100

O crescimento médio em diâmetro da população foi de apenas 0,03 \pm 0,17 cm, o que pode ser explicado em parte pela porcentagem de indivíduos que não registraram variações em diâmetro (54,7%). Considerando os indivíduos que apresentaram crescimento em diâmetro, 33,8% registraram crescimento positivo (0,12 \pm 0,27) e 11,5% crescimento negativo (-0,11 \pm 0,03). Observou-se que o crescimento em diâmetro foi maior em parcelas com maior densidade de indivíduos ($C_s = 0,39$; $P < 0,01$). Assim como o crescimento em altura, o crescimento em diâmetro variou entre as classes de tamanho (tabela 4), aumentando da menor para a maior classe. Entretanto, todas as classes tiveram maior proporção de indivíduos que não registraram variação em diâmetro.

Tabela 4. Crescimento em diâmetro de *Calophyllum brasiliense*, por classes de tamanho, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. Os valores de crescimento médio representam média \pm desvio padrão.

Classes	Crescimento médio (cm)	Cresc. positivo (%)	Cresc. negativo (%)	Estase (%)
Plântula	0,02 \pm 0,07	33	55	12
Jovem	0,05 \pm 0,05	46	49	5
Imaturo	0,07 \pm 0,22	41	45	14
Adulto	1,00 \pm 2,24	20	0	80

Considerando a população como um todo, apenas 4,4% dos indivíduos passaram de uma classe de tamanho para a seguinte. A taxa de transição foi maior na passagem de plântulas para jovens ($tr = 0,047$) do que entre jovens e imaturos ($tr = 0,012$). Nenhum indivíduo imaturo atingiu a classe de adulto durante o período estudado ($tr = 0$).

Relações com a heterogeneidade ambiental

Microtopografia – a classificação dos indivíduos quanto à posição microtopográfica dentro das parcelas indicou que 81,6% dos indivíduos situavam-se na região sobre os cordões arenosos e apenas 18,4% na região entre os cordões. Dessa forma, a densidade média dos indivíduos entre a posição microtopográfica diferiu significativamente ($t = 4,981$; $df = 49$, $P < 0,0001$), com predomínio de indivíduos sobre os cordões arenosos. Considerando as análises por classes de tamanho, plântulas ($t = 4,732$; $df = 49$; $P < 0,0001$) e jovens ($t = 2,0757$; $df = 49$; $P = 0,0432$) prevaleceram sobre os cordões, enquanto a densidade de imaturos não diferiu entre as posições microtopográficas ($t = 0,1779$; $df = 49$; $P = 0,86$). Já os adultos foram encontrados exclusivamente sobre os cordões arenosos.

A taxa de mortalidade dos indivíduos encontrados sobre os cordões arenosos foi de 26,4% e a taxa dos indivíduos entre os cordões foi de 24,8%. Apesar das taxas em cada posição terem sido próximas, a mortalidade média por parcela foi maior na região sobre os cordões ($t = 4,732$; $df = 49$, $P < 0,0001$). A mortalidade de plântulas também foi maior nas regiões sobre os cordões ($t = 4,577$; $df = 49$, $P < 0,0001$), enquanto a mortalidade de jovens não diferiu entre as posições microtopográficas ($t = 1,635$; $df = 49$, $P = 0,1085$). O único indivíduo imaturo que morreu durante o período de estudo encontrava-se na região sobre cordões. Não houve mortalidade entre os adultos.

O crescimento da população não diferiu entre as posições microtopográficas, tanto em altura ($t = -0,0273$; $df = 247,47$; $P = 0,9782$) quanto em diâmetro ($t = 0,2536$, $df = 750,19$; $P = 0,7999$). Para cada classe de tamanho, o crescimento em altura em diâmetro também não diferiu entre as condições de microtopografia (testes t , $P > 0,05$ em todos os casos). Da mesma forma, a posição microtopográfica não esteve associada à passagem de uma classe de tamanho para a seguinte.

Drenagem e abertura de dossel – Considerando as parcelas de 100 m², 68% mostraram algum grau de alagamento (variando de 1 a 100%) e 32% não apresentaram alagamento (figura 12A). Entre as parcelas de 25 m² (sorteadas para amostragem de plântulas e jovens), 52% não apresentaram alagamento (figura 12B).

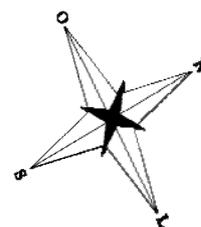
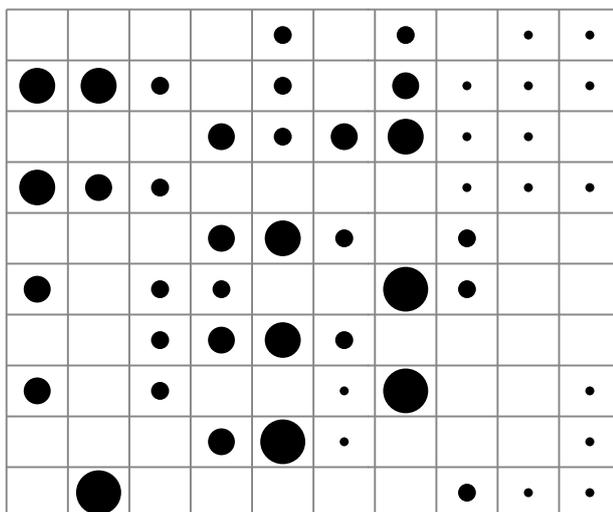
O coeficiente de Spearman (C_s) apontou correlação significativa e positiva entre a densidade de indivíduos e a porcentagem de alagamento das parcelas, tanto para a população como um todo como para as classes de tamanho (tabela 5), com exceção de adultos, para os

quais não foi possível executar a análise devido ao baixo número de indivíduos. Em todos os casos, a maior densidade de indivíduos esteve associada às parcelas com maior área alagada. Não houve correlação entre a densidade de indivíduos e a porcentagem de abertura de dossel em nenhuma classe de tamanho e nem para a população como um todo.

Assim como a densidade, a mortalidade da população esteve associada à condição de alagamento do solo, no entanto essa relação foi inversa, tendo sido maior nas parcelas em que a área alagada era menor (tabela 6). Enquanto as plântulas não apresentaram relação entre a mortalidade e a condição de alagamento do solo, os jovens apresentaram aumento da mortalidade em parcelas com maior porcentagem de alagamento. Por outro lado, a mortalidade de indivíduos não esteve relacionada à porcentagem de abertura de dossel, em nenhuma classe de tamanho e nem para a população como um todo.

As parcelas com maior área alagada também apresentaram indivíduos com maior crescimento médio em diâmetro ($C_s = 0,45$; $P < 0,01$). Entretanto, não houve correlação entre o crescimento médio em altura e o grau de alagamento das parcelas ($C_s = 0,13$; $P = 0,36$).

A



B

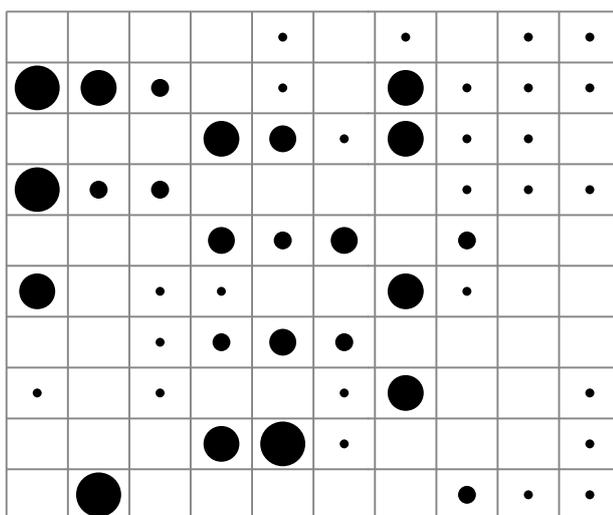


Figura 12. Classificação do padrão de drenagem das parcelas sorteadas para a amostragem da população de *Calophyllum brasiliense* em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP, com base na porcentagem de área alagada. **A:** cada quadrado representa uma parcela de 10 x 10 m. **B:** cada quadrado representa uma sub-parcela de 5 x 5 m. O tamanho do círculo representa a classe de drenagem de acordo com a área alagada. As classes de alagamento variam de um a cinco, sendo um = ausência de alagamento (círculo menor) e, no outro extremo, cinco = 76 a 100% de área alagada (círculo maior).

Tabela 5. Coeficiente de correlação de Spearman entre a densidade de indivíduos de *Calophyllum brasiliense* e as variáveis ambientais porcentagem de área alagada do solo (drenagem) e porcentagem de abertura de dossel, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. Entre parêntesis os valores de *P*. * valores de *P* significativos considerando a correção sequencial de Bonferroni para $\alpha = 0,05$ ($P \leq 0,025$).

Classes de tamanho	% de área alagada	Abertura de Dossel
Plântula	0,345 ($P = 0,0140$)*	0,0432 ($P = 0,77$)
Jovem	0,504 ($P < 0,01$)*	0,054 ($P = 0,71$)
Imaturo	0,414 ($P = 0,0027$)*	-0,01 ($P = 0,95$)
Adulto	0,048 ($P = 0,74$)	0,213 ($P = 0,137$)
Total	0,520 ($P < 0,0001$)*	0,04 ($P = 0,78$)

Tabela 6. Coeficiente de correlação de Spearman (C_s) entre a mortalidade de indivíduos de *Calophyllum brasiliense* e as variáveis ambientais porcentagem de área alagada do solo (drenagem) e porcentagem de abertura de dossel, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. Entre parêntesis os valores de *P*. * valores de *P* significativos considerando a correção sequencial de Bonferroni para $\alpha = 0,05$ ($P \leq 0,025$).

Classes de tamanho	Drenagem	Abertura de dossel
plântula	-0,238 ($P = 0,096$)	-0,008 ($P = 0,96$)
jovem	0,412 ($P < 0,001$)**	0,13 ($P = 0,37$)
total	-0,310 ($P = 0,028$)*	-0,005 ($P = 0,98$)

Herbivoria

Dos 1.400 indivíduos amostrados, 91,7% apresentaram herbivoria de maneira geral (principalmente nas folhas), galhas (nas folhas ou no caule) ou ambas as situações. No entanto, a presença isolada de herbivoria geral (79,4%) foi muito superior à de galhas (0,5%). Apenas 11,8% dos indivíduos apresentaram herbivoria e galhas concomitantemente.

A porcentagem de indivíduos que apresentou herbivoria, galhas ou ambas variou pouco em relação às classes de tamanho, sendo maior que 91% em todas as classes, embora a presença isolada de herbivoria tenha diminuído com o incremento das classes: 81,4 % em plântulas, 67,7% em jovens e 26,1% em imaturos. Devido à altura dos indivíduos adultos, não foi possível observar a presença de herbivoria em suas folhas ou galhas. A ocorrência isolada de galhas foi restrita à classe de plântulas (0,5%), enquanto que a ocorrência concomitante de herbivoria e galha, aumentou com o incremento das classes. Assim, a porcentagem de plântulas com herbivoria e galha foi de 9,8%, a de jovens foi de 27,4% e de imaturos 69,6%.

A ocorrência de herbivoria e galha, isolada ou concomitante, mostrou variações quando considerada a posição microtopográfica dos indivíduos (tabela 7). De maneira geral, a população como um todo e a classe de plântulas registraram variações menos pronunciadas do que jovens e imaturos.

Tabela 7. Presença de herbivoria geral (Her.) e galhas (Ga.) entre os indivíduos de *Calophyllum brasiliense* em cada posição microtopográfica de uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. SC = sobre cordões; EC = entre cordões.

Classes	Her, Ga ou		Her. (%)		Ga. (%)		Ambas (%)	
	Ambas (%)							
	SC	EC	SC	EC	SC	EC	SC	EC
Plântula	91,6	92,6	80,9	84,2	0,47	0,93	10,6	7,4
Jovem	92,6	100	75,9	53,3	----	----	16,7	46,7
Imaturo	100	92,3	30	23,1	----	----	70	69,2
Total	91,3	93,4	79,9	77,5	0,44	0,78	11	15,1

Distribuição espacial

A distribuição espacial dos indivíduos de *Calophyllum brasiliense* mostrou agrupamento em todas as classes de tamanho, assim como para a população como um todo (figura 13), tanto no primeiro censo quanto após o intervalo de 12 meses (tabela 8). O agrupamento tendeu a aumentar com o incremento das classes de tamanho, sendo que o Índice de Morisita Padronizado (I_p) para plântulas e jovens mostrou valores próximos, assim como o de imaturos e adultos. Com exceção da classe de adultos, as classes registraram um sutil aumento de agrupamento após o intervalo de 12 meses.

Plântulas (figura 14) estiveram distribuídas em quase todas as parcelas sorteadas, e assim como jovens (figura 15) a densidade de indivíduos foi maior nas parcelas localizadas na porção sul da área de estudo. Imaturos ocorreram de forma descontínua entre as parcelas (figura 16), e a maior parte dos indivíduos foi amostrada em apenas uma parcela, a que registrou a maior área alagada durante a estação mais chuvosa. A distribuição dos adultos foi extremamente limitada, tendo sido encontrados em apenas três parcelas (figura 17).

Os indivíduos mortos da população ($I_p = 0,51$), bem como os da classe de plântulas ($I_p = 0,51$), também apresentaram distribuição agrupada. A mortalidade dos indivíduos jovens, entretanto, mostrou-se aleatória ($I_p = -0,32$).

Tabela 8. Índice de Morisita Padronizado (I_p) para as classes de tamanho de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP, no início do estudo e após intervalo de 12 meses. $I_p > 0,5$ indica distribuição agrupada.

Classes	I_p Início	I_p Final
Plântula	0,510	0,512
Jovem	0,517	0,518
Imaturo	0,603	0,605
Adulto	0,600	0,600
Total	0,510	0,512

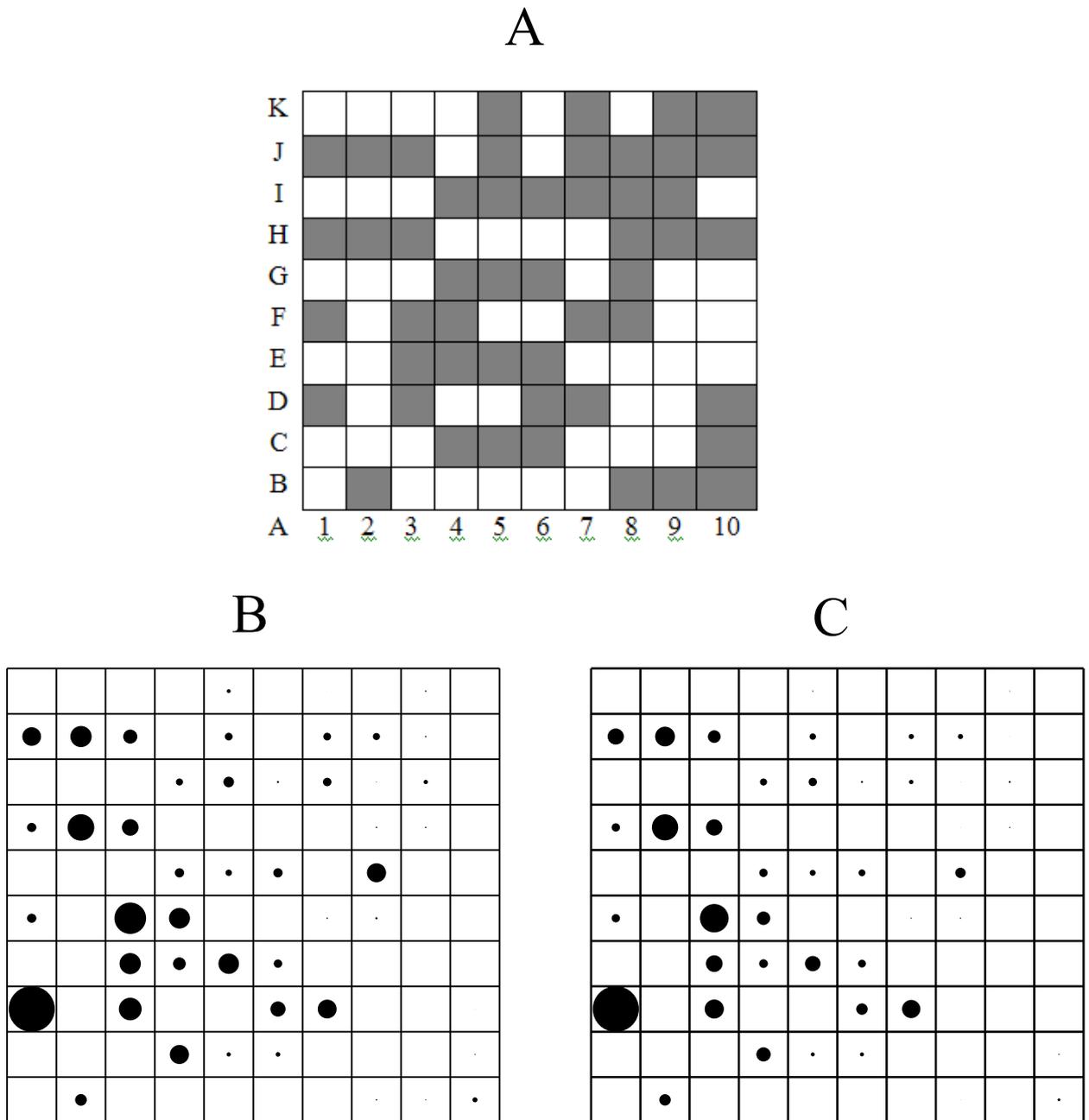


Figura 13. A: Distribuição das 50 parcelas de 10 x 10 m sorteadas para amostragem da população de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de indivíduos da população em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de indivíduos da população em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008). Tamanho do círculo representa a proporção de indivíduos em cada parcela.

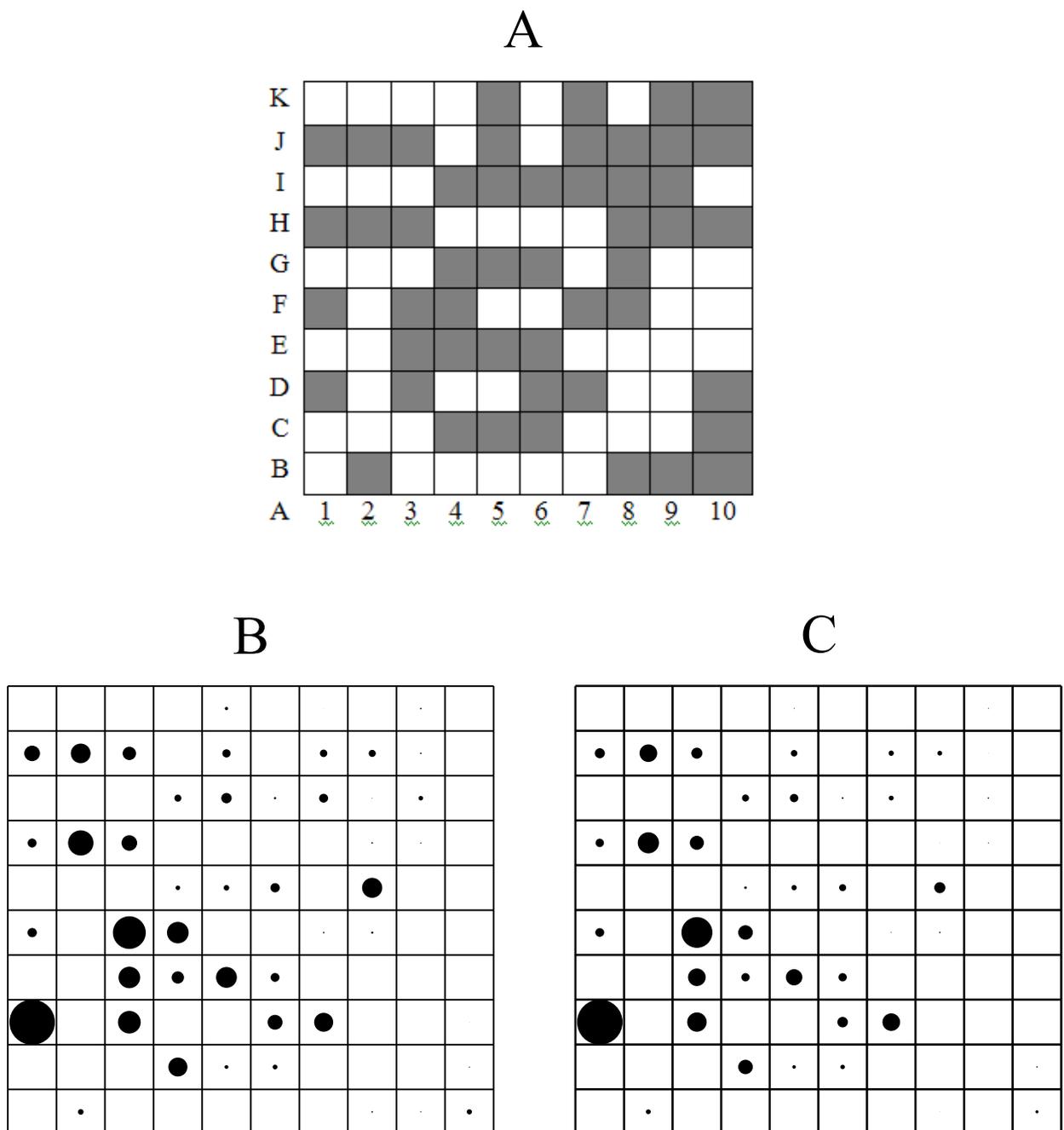


Figura 14. **A:** Distribuição das 50 parcelas de 5 x 5 m sorteadas para amostragem de plântulas de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. **B:** densidade de plântulas em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). **C:** densidade de plântulas em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008). Tamanho do círculo representa a proporção de indivíduos em cada parcela.

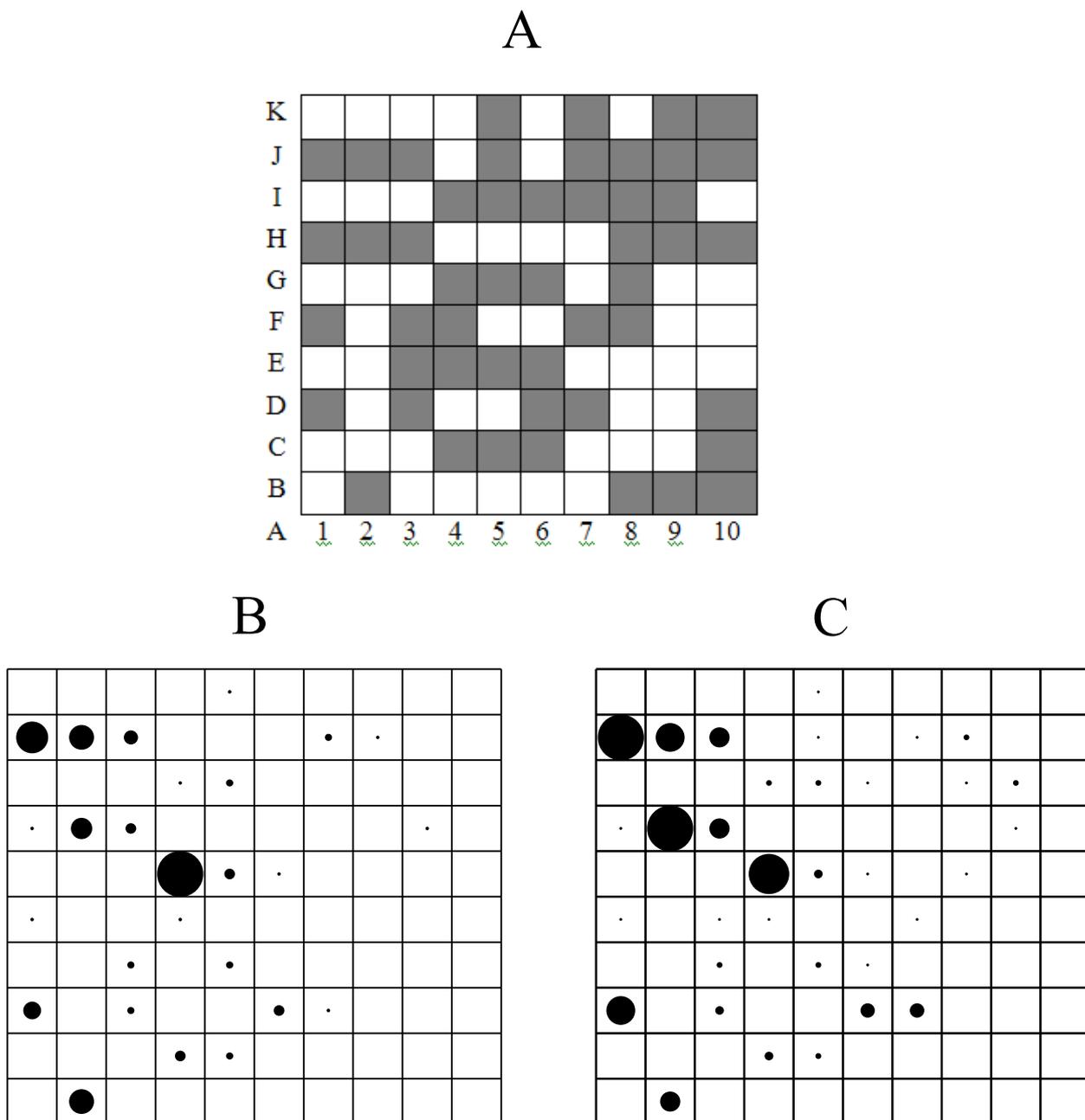


Figura 15. A: Distribuição das 50 parcelas de 5 x 5 m sorteadas para amostragem de jovens de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de jovens em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de jovens em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008). Tamanho do círculo representa a proporção de indivíduos em cada parcela.

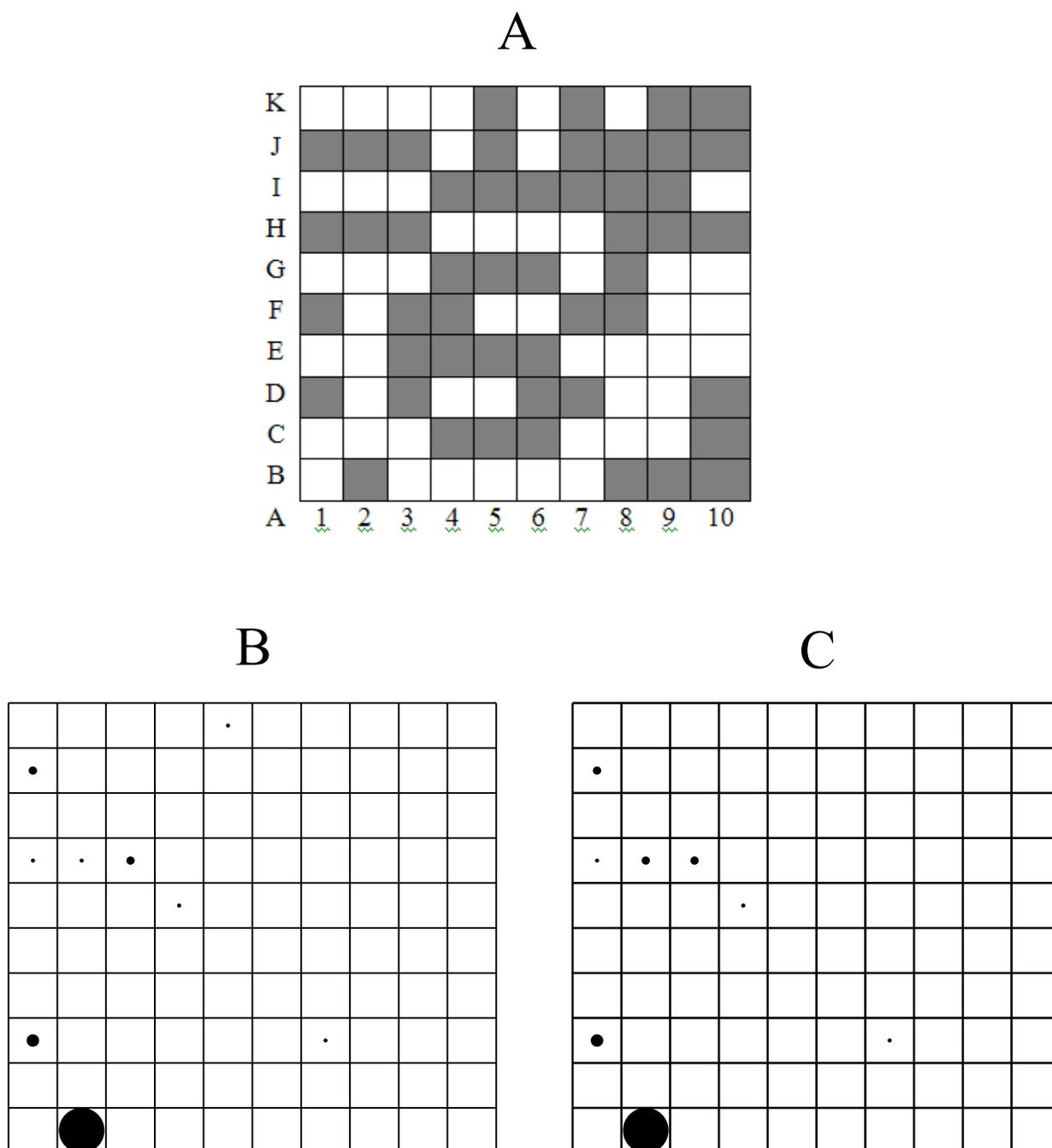


Figura 16. **A:** Distribuição das 50 parcelas de 10 x 10 m sorteadas para amostragem de imaturos de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. **B:** densidade de imaturos em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). **C:** densidade de imaturos em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008). Tamanho do círculo representa a proporção de indivíduos em cada parcela.

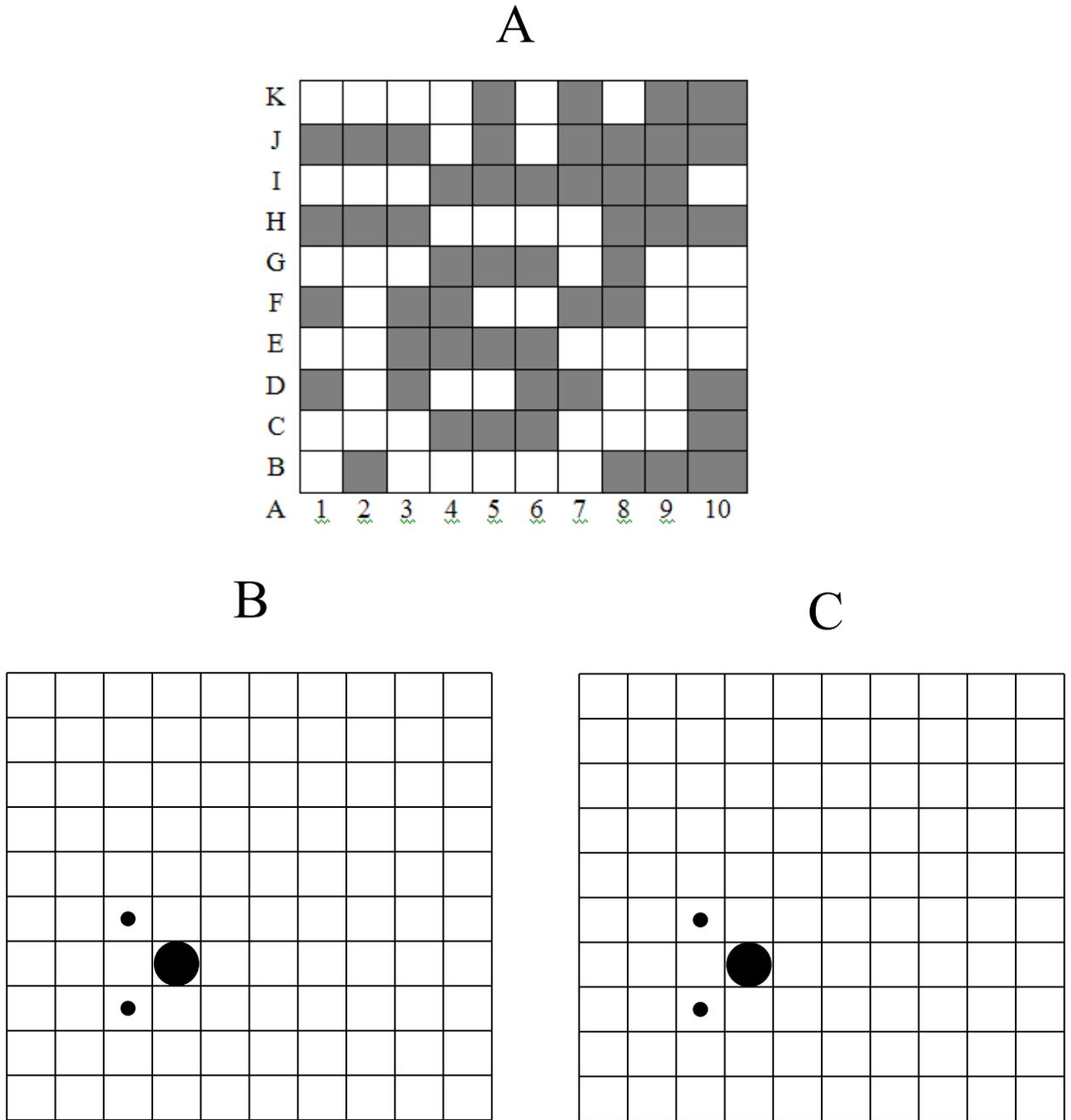


Figura 17. A: Distribuição das 50 parcelas de 10 x 10 m sorteadas para amostragem de adultos de *Calophyllum brasiliense*, em uma Floresta de Restinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. B: densidade de adultos em cada parcela no primeiro censo (agosto de 2007). C: densidade de adultos em cada parcela após 12 meses (agosto de 2008). Tamanho do círculo representa a proporção de indivíduos em cada parcela.

Discussão

Estrutura de tamanho e variação temporal

A estrutura de tamanho de *Calophyllum brasiliense* mostrou tendência ao padrão conhecido por “J-invertido”, em que há predomínio de indivíduos nas menores classes de tamanho e diminuição com o incremento das classes. Diversos trabalhos citam esse padrão como modelo para populações estáveis, com alta capacidade regenerativa (Swaine & Hall 1988; Primack 1985; Gavin & Peart 1997; Scarano *et al.* 1997). Em contrapartida, alguns autores sugerem cautela em generalizações deste tipo (Knight 1975; Condit *et al.* 1998; Souza 2007) e enfatizam que a estrutura de tamanho de uma população reflete o comportamento temporal de eventos como mortalidade, recrutamento e crescimento individual (Hutchings 1997; Kelly *et al.* 2001), sendo que inferências pontuais podem resultar em conclusões equivocadas.

Ainda, diversos autores sugerem que o formato J-invertido é atribuído a espécies cujo estabelecimento e desenvolvimento não são afetados pelo sombreamento (Coomes *et al.* 2003; Wright *et al.* 2003; Peters 1996; Klimas *et al.* 2007), enquanto que distribuições com predomínio de indivíduos das maiores classes de tamanho e poucos indivíduos nas menores classes são características de espécies pioneiras, cujo recrutamento é altamente dependente da disponibilidade de luz, como em clareiras (Swaine *et al.* 1990). Embora ainda gere controvérsias, a análise da estrutura populacional é um primeiro passo importante para a compreensão dos fatores que regulam o comportamento das populações em seus habitats naturais.

O formato de distribuição seguindo o modelo J-invertido já foi documentado para populações de *Calophyllum brasiliense* em diferentes tipos florestais, como florestas paludosas interioranas (Marques & Joly 2000a) e costeiras (Scarano *et al.* 1997, Fischer & Santos 2001) do sudeste do Brasil. No presente estudo, essa distribuição pode ser atribuída a diversos fatores, como a alta densidade de plântulas em relação às demais classes de tamanho e a diminuição das taxas de mortalidade com o incremento das classes, que faz com que o alto número de plântulas não resulte em um alto número de jovens. Além disso, o longo período de permanência de plântulas nesta classe, que resulta do seu lento crescimento (tanto em altura quanto em diâmetro), e as baixas taxas de transição entre as classes contribuem para o formato J-invertido encontrado.

Com exceção de Scarano *et al.* (1997), os demais trabalhos (Marques & Joly 2000a, Fischer & Santos 2001) classificaram a população em quatro classes de tamanho, seguindo critérios similares aos adotados no presente estudo. Embora esses trabalhos descrevam o mesmo padrão de distribuição dos indivíduos pelas classes de tamanho, a proporção de indivíduos em cada classe variou bastante e em nenhum caso a discrepância entre a densidade de plântulas e adultos foi tão expressiva como no presente estudo (cerca de mil vezes maior em plântulas). Essa discrepância pode ser um indicativo de que a população está enfrentando problemas na área, com dificuldade em atingir o estágio reprodutivo. A análise da estrutura em subclasses de altura reforça essa suspeita, pois revelou a ausência de indivíduos entre 3 e 15 m de altura. Além disso, estudos anteriores conduzidos na mesma área encontraram a mesma densidade de indivíduos adultos da espécie por hectare (César & Monteiro 1995; Pedroni 2001), o que indica que em 14 anos não houve incorporação de nenhum indivíduo adulto novo. Pedroni (2001) destacou que a espécie não foi encontrada nos estratos inferiores da floresta e que todos os indivíduos com PAP (perímetro a altura do peito) igual ou superior a 10 cm encontravam-se acima do primeiro estrato, como emergentes.

Ainda que o formato J-invertido tenha se mantido nos dois censos (agosto de 2007 e agosto de 2008), a população de *Calophyllum brasiliense* apresentou diferenças significativas em sua estrutura, decorrentes principalmente da variação na abundância de jovens, que aumentou cerca de 60%, e em menor escala de plântulas, que diminuiu 27%. O aumento de jovens foi resultado direto da transição de plântulas, que foi muito superior à taxa de mortalidade dos jovens. A diminuição de plântulas, por sua vez, foi consequência da combinação da mortalidade, transição e ausência de indivíduos ingressantes na população. A ausência de ingresso de novos indivíduos pode estar relacionada ao período de frutificação, que só foi observado durante o final do segundo censo. Embora a frutificação anual tenha sido descrita como comum para a espécie (Marques & Joly 2000a; Flores 2002), Fischer & Santos (2001) registraram intervalo de 41 meses entre dois episódios de frutificação consecutivos para a espécie em uma Floresta de Restinga no litoral paulista. Esta ausência de padrões fenológicos pode ser atribuída à ampla distribuição geográfica da espécie, que ocorre sobre diferentes tipos florestais, com distintas características edáficas e principalmente climáticas.

A mortalidade de *Calophyllum brasiliense* não foi homogênea entre as classes de tamanho, sendo maior em plântulas e diminuindo nas classes seguintes. Baixa mortalidade de imaturos, assim como ausência de mortalidade em adultos, também foi relatada em populações de *C. brasiliense* de outras áreas (Marques & Joly 2000a; Fischer & Santos 2001)

e corrobora o esperado para florestas tropicais, onde as taxas de mortalidade são maiores entre os indivíduos menores (Harper 1977; Solbrig 1981; Clark & Clark 1987; de Steven 1994). Ressalta-se que o pequeno intervalo de tempo de acompanhamento da população pode não ter sido suficiente para detectar alterações estruturais nas maiores classes de tamanho.

A taxa de mortalidade da população foi um pouco menor do que a encontrada em outras populações de *Calophyllum brasiliense* em outros tipos florestais (e.g. Marques & Joly 2000; Fischer & Santos 2001). Entretanto, essa comparação é pouco precisa, em função dos diferentes ambientes em que as populações foram estudadas. A taxa de mortalidade de plântulas, todavia, foi similar a encontrada para a população de *C. brasiliense* em uma floresta paludosa no interior paulista (Marques & Joly 2000) e parece de acordo com o proposto por de Steven (1994) para espécies emergentes que se desenvolvem em ambientes de pouca luminosidade, como o encontrado no interior das florestas tropicais. Taxas de sobrevivência similares às encontradas para a população de *Calophyllum brasiliense* também foram registradas em outras populações arbóreas em florestas tropicais (e.g. Auspurger 1984; Piñero *et al.* 1984; Martínez-Ramos 1994).

Embora a investigação das causas de mortalidade dos indivíduos não tenha sido objetivo deste estudo, foi possível observar dois padrões distintos entre plântulas e jovens de *Calophyllum brasiliense*, sendo um independente e outro dependente da densidade de indivíduos (e.g. Clark & Clark 1987). A mortalidade independente da densidade foi observada pelo soterramento de indivíduos por folhas e galhos de outras espécies, principalmente de palmeiras. A formação de bancos de plântulas na área pode ter contribuído para a grande quantidade de indivíduos mortos por soterramento, pois a queda de um galho ou de grandes folhas poderia facilmente ter ocasionado a morte de muitos indivíduos ao mesmo tempo. Marques & Joly (2000) relataram o processo de soterramento como fator importante na mortalidade de plântulas de *Calophyllum brasiliense* em uma floresta paludosa no interior de São Paulo, embora o soterramento, nesse caso, tenha sido consequência da variação no leito dos riachos.

Já a correlação entre a mortalidade e a densidade de indivíduos indica que a mortalidade da população não ocorreu de forma aleatória e que está intimamente associada à densidade de indivíduos coespecíficos. Esse padrão de mortalidade, conhecido na literatura como “densidade-dependente” (Harper 1977; Solbrig 1981; Piñero *et al.* 1984; Clark & Clark 1987; de Steven 1994), é consequência de um mecanismo designado de “gargalo demográfico” (Harper 1977), que normalmente ocorre de maneira mais pronunciada nas

menores classes de tamanho, como foi observado para a população de *C. brasiliense*. As conseqüências evolutivas desse mecanismo são enormes, pois implicam na existência de forte seleção natural agindo em favorecimento de características genéticas que garantirão o sucesso adaptativo das classes de maior tamanho (Solbrig 1981). No caso de *C. brasiliense*, o gargalo demográfico parece estar ocorrendo de forma mais pronunciada na classe de plântulas, o que pode ser justificado pela associação entre a alta densidade média de plântulas por hectare e a taxa de mortalidade registrada para a classe, embora a classe de jovens também tenha apresentado mortalidade dependente da densidade, no entanto com correlação mais fraca.

O crescimento médio em altura dos indivíduos de *Calophyllum brasiliense* foi baixo quando comparado a outras espécies arbóreas (Denslow *et al.* 1990; Pacala *et al.* 1996; Jones & Sharitz 1998), possivelmente em função da elevada proporção de plântulas, o que pode ter subestimado o crescimento real em altura da população. O crescimento médio de plântulas, todavia, está de acordo com o encontrado para populações de espécies arbóreas tropicais que apresentam, como estratégia de estabelecimento, alta densidade de plântulas com crescimento lento (Auspurger 1984a; Piñero *et al.* 1984; de Steven 1994; Martínez-Ramos 1994), mas que pode ser acelerado com a abertura de clareiras, por exemplo (Auspurger 1984b; de Steven 1994). Martínez-Ramos (1994) destaca ainda que o crescimento médio anual em altura tende a aumentar durante a ontogenia dos indivíduos, até que eles alcancem o estágio reprodutivo e, a partir desse ponto, o crescimento seria diminuído. A população de *C. brasiliense* parece seguir esse padrão.

A baixa taxa de crescimento em altura registrada para *Calophyllum brasiliense* também pode ser explicada pela alta proporção de danos (como quebra do caule) observada nos indivíduos, que contribuiu para que o crescimento fosse subestimado. A quebra também explica a alta porcentagem de crescimento negativo encontrada para a população, além de explicar em parte a ausência de crescimento.

A ausência de correlação entre o crescimento em altura e a densidade de indivíduos indica que, diferentemente da mortalidade, o crescimento não é afetado pela densidade e deve estar relacionado a outros fatores, como quantidade de luz que chega ao interior da floresta, a disponibilidade de água e nutrientes no solo, a ação de herbívoros e outros patógenos (Harper 1977, Piñero *et al.* 1984; de Steven 1994; Martínez-Ramos 1994; Hutchings 1997), entre outros fatores.

Assim como o crescimento em altura, o crescimento médio em diâmetro da população foi baixo, o que pode ser explicado, em parte, pela alta porcentagem de indivíduos que não

registraram variações em diâmetro. Tanto a ausência de crescimento quanto o crescimento negativo são resultados comumente relatados em florestas tropicais e sugerem mecanismos de adaptação dos indivíduos às reações adversas do meio ambiente (Primarck *et al.* 1985; Lieberman *et al.* 1990; Clark & Clark 1992, de Steven 1994), como por exemplo, um período prolongado em que não ocorra precipitação. Assim, a ausência de precipitação durante o mês de julho e os valores abaixo da média registrados nos meses de agosto e setembro de 2007 podem ter contribuído para o baixo crescimento em diâmetro da população. Além disso, a correlação entre crescimento em diâmetro e a maior densidade de indivíduos pode ser uma estratégia à competição imposta pelo banco de plântulas.

A baixa taxa de transição entre as classes de tamanho é consequência do lento crescimento apresentado pelos indivíduos da população de *Calophyllum brasiliense*. Embora o crescimento de plântulas tenha sido menor do que o de jovens, a transição de plântula para jovem foi maior do que a de jovem para imaturo. Apesar de Marques & Joly (2000) terem relatado padrão semelhante para população de *C. brasiliense* em Brotas (SP), esse resultado foge do modelo proposto por de Steven (1994), segundo o qual espécies arbóreas tropicais emergentes apresentariam aumento nas taxas de sobrevivência, crescimento e transição com o incremento das classes de tamanho. A baixa taxa de recrutamento de jovens para imaturos e a ausência de recrutas para a classe reprodutiva reforçam a hipótese de que a população enfrenta problemas na área. Se essa situação se mantiver nos próximos anos é possível que não haja reposição de indivíduos caso os adultos morram, o que pode tornar a viabilidade da população na área seriamente comprometida.

Relações com a heterogeneidade ambiental

No histórico de vida de espécies de plantas, diversos fatores relacionados à heterogeneidade ambiental são capazes de influenciar a germinação, o estabelecimento e o crescimento dos indivíduos de uma população, como a existência de microsítios favoráveis à germinação, a ocorrência de clareiras, a disponibilidade de nutrientes e a saturação hídrica do solo, as variações microtopográficas e a porcentagem de abertura de dossel, além de fatores biológicos, como a competição, a ação de herbívoros e outros patógenos (e.g. Harper 1977; Auspurger 1984; Pavone & Reader 1985; Pacala *et al.* 1994; Clark *et al.* 1999; Battaglia *et al.* 2000; Marques & Joly 2000; Battaglia & Sharitz 2006; Masaki *et al.* 2007).

Particularmente em florestas sujeitas à saturação hídrica do solo, seja ela permanente ou sazonal, variações em pequena escala, relacionadas à microtopografia, são capazes de afetar tanto a germinação, o estabelecimento e o desenvolvimento quanto a distribuição das espécies, na medida em que ocasionam um mosaico de sítios sujeitos a diferentes graus de saturação hídrica, que podem variar desde bem drenados a permanentemente alagados. Dessa forma, a correlação entre a densidade de indivíduos de *Calophyllum brasiliense* e a porcentagem de alagamento das parcelas era esperada, visto que a distribuição da espécie está associada à condição de umidade do solo. Este resultado corrobora relatos anteriores de que, em um contexto local, a densidade da espécie incrementa com o alagamento do solo (e.g. Scarano *et al.* 1997; Marques & Joly 2000; Fischer & Santos 2001; King 2003; Pannuti 2009).

Além do alagamento, a microtopografia revelou-se como fator importante no estabelecimento dos indivíduos de *Calophyllum brasiliense*, visto que embora a população tenha apresentado correlação positiva com a porcentagem de área alagada, a grande maioria dos indivíduos foi encontrada sobre os cordões arenosos. Especialmente para plântulas, esse resultado pode ser conseqüência de uma das síndromes de dispersão da espécie, a hidrocoria, que pode ser responsável pelo transporte das sementes até as regiões sobre os cordões, já que os frutos são capazes de flutuar na água (Scarano *et al.* 1997). Embora a influência da microtopografia sobre populações arbóreas já tenha sido relatada por diversos autores em diferentes tipos florestais sujeitos à inundação (Pavone & Reader 1985; Streng *et al.* 1989; Jones *et al.* 1994; Clark *et al.* 1999; Battaglia *et al.* 2000; Masaki *et al.* 2005; Masaki *et al.* 2007), inclusive em outras populações de *C. brasiliense* (e.g. King 2003) estudos dessa natureza em florestas de restinga ainda são escassos.

Na Floresta de Restinga estudada, a microtopografia parece afetar apenas o estabelecimento da população de *Calophyllum brasiliense*, mas não seu desenvolvimento, uma vez que as taxas de crescimento e transição não diferiram entre as posições microtopográficas. O alagamento, entretanto, afetou de maneira positiva o crescimento em diâmetro dos indivíduos, evidenciando sua importância tanto no estabelecimento quanto no desenvolvimento da população.

Assim como a saturação hídrica do solo, o grau de associação entre a densidade de indivíduos e a posição microtopográfica variou entre as classes de tamanho, o que sugere que as relações com a heterogeneidade ambiental podem sofrer alterações durante a ontogenia dos indivíduos, como relatado para diferentes populações de plantas (Parrish & Bazzaz 1985; Clark & Clark 1992; Battaglia *et al.* 2000; Lloret *et al.* 2004; Comita *et al.* 2007). De maneira geral, a influência da microtopografia foi maior nas menores classes de tamanho, no entanto parece não afetar a classe de imaturos. Já as correlações encontradas entre o alagamento e as classes de tamanho sugerem que qualquer modificação na dinâmica da água na área pode ocasionar mudanças drásticas no estabelecimento de todas as classes da população. Fischer & Santos (2001), por exemplo, relataram forte associação entre a densidade de indivíduos de *C. brasiliense* e a condição de umidade do solo, principalmente nas maiores classes de tamanho, sendo que no ambiente em que não havia alagamento, não foram encontrados indivíduos maiores que plântulas.

Com relação à mortalidade dos indivíduos, a ausência de correlação com a saturação hídrica do solo contrasta os resultados obtidos por Fischer & Santos (2001), que observaram que a mortalidade de indivíduos de *Calophyllum brasiliense*, especialmente no estágio de plântulas, foi significativamente maior em ambientes não inundáveis de Floresta de Restinga, em comparação aos sítios inundáveis. Da mesma forma, a correlação positiva encontrada entre a mortalidade de jovens e a porcentagem de área alagada contraria o esperado para a espécie, visto que tanto as plântulas quanto os jovens são tolerantes ao alagamento (Marques & Joly 2000b).

Embora as taxas de mortalidade da população como um todo tenham sido próximas entre as posições microtopográfica, a mortalidade de plântulas foi maior na região sobre os cordões arenosos e pode ser consequência, embora pareça paradoxal, da formação de bancos de plântulas sobre os cordões, o que não ocorre nas regiões entre eles. Como discutido no tópico anterior, os indivíduos organizados em bancos de plântulas estão sujeitos a mortalidade por danos mecânicos, como queda de folhas e galhos de outras espécies.

Apesar da mortalidade de jovens não ter sido influenciada pela microtopografia, ela esteve associada a parcelas com maior saturação hídrica, contrastando os resultados obtidos por Fischer & Santos (2001), e sugerindo que outros fatores, como a fixação das raízes no solo (e.g. Auspurger 1983), possam estar agindo concomitante ao alagamento, contribuindo para que a mortalidade da classe seja maior em locais mais alagados (Korning & Balslev 1994). De fato, observou-se em campo que as raízes de plântulas e jovens eram muito frágeis e superficiais, resultando em dificuldade de fixação no solo e maior susceptibilidade às constantes modificações estruturais causadas pela dinâmica da água e acúmulo de serapilheira no solo.

A ausência de correlações entre os parâmetros demográficos analisados e a porcentagem de abertura de dossel reforça a proposta de Auspurger (1984), que sugere que o estabelecimento de espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento, principalmente nas menores classes de tamanho, não é influenciada pela disponibilidade luminosa. Resultados semelhantes também foram encontrados em outras espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento (e.g. Davies *et al.* 1998; Liang & Seagle 2002).

Herbivoria

A alta frequência de herbivoria observada nos indivíduos de *Calophyllum brasiliense* contrasta os resultados obtidos por Marques & Joly (2000), que não observaram danos significativos por herbivoria em uma população de *C. brasiliense* em floresta paludosa no interior do Estado de São Paulo. Por outro lado, Pannuti (2009) destaca a importância de danos causados por herbívoros no desenvolvimento e na mortalidade de indivíduos de *C. brasiliense* em ambiente de restinga alta na Ilha do Cardoso, no litoral paulista. A autora analisou diversos tipos de herbívoros, sendo que os galhadores foram os menos frequentes, assim como no presente estudo. Em Picinguaba, no entanto, os danos causados por galhadores, embora não tenham tido relação direta com a mortalidade, foram abundantes em imaturos, sendo que o monitoramento a longo prazo poderia apontar futuras correlações deste dano com a mortalidade da classe.

Embora a presença de herbívoros em *Calophyllum brasiliense* tenha sido relatada por diversos autores (Holl & Lulow 1997; Harada & Adis 1998; Madeira *et al.* 2003; Pannuti 2009) e amplamente discutida nas últimas décadas como fator importante de mortalidade dependente da densidade (Harper 1977; Clark & Clark 1985; Crawley & Ross 1990;

Auspurger 1992; Coley & Barone 1996; Harms & Daling 1997; Fuchs *et al.* 2000; Moles & Westoby 2004; entre outros), a porcentagem de plântulas e jovens de *C. brasiliense* mortos e que não apresentavam herbivoria foi maior que aquelas que apresentavam danos por herbívoros. Esse resultado sugere que a presença de herbivoria isolada de outros fatores, embora cause danos aos indivíduos, parece não estar diretamente relacionada à mortalidade da população. Nesse caso, a competição intra-específica pode ter contribuído de maneira mais efetiva para as taxas de mortalidade encontradas, ou ainda, a espécie pode ter desenvolvido algum mecanismo de tolerância à herbivoria, como observado por Pannuti (2009).

Distribuição espacial

A população de *Calophyllum brasiliense* mostrou-se agrupada em todas as classes de tamanho e o incremento das classes foi seguido do aumento na agregação dos indivíduos. Tanto a posição microtopográfica quanto a porcentagem de área saturada nas parcelas podem ser responsáveis pelo padrão de agregação encontrado para a população na floresta estudada. Esse padrão reforça a importância da heterogeneidade ambiental na distribuição dos indivíduos em florestas sujeitas à inundação. A maior parte das populações naturais de plantas, estudadas em diferentes ambientes, apresentam-se distribuídas de maneira agrupada (Hubbell 1979; Denslow 1980; Clark & Clark 1984; Condit *et al.* 1992; Condit *et al.* 2000; Harms *et al.* 2001), sendo que os níveis de agrupamento podem variar dependendo da escala de espacial adotada no trabalho (Hall & Swaine 1981; Gentry 1992). Entretanto, ao contrário do observado para a população de *C. brasiliense*, o grau de agrupamento em florestas tropicais tende a diminuir com o incremento das classes de tamanho (Henriques & Souza 1989; Oliveira-Filho *et al.* 1996; He *et al.* 1997; Condit *et al.* 2000).

A diminuição da agregação durante a ontogenia dos indivíduos é atribuída principalmente à mortalidade de plântulas e jovens próximos dos adultos coespecíficos (e.g. Janzel 1970; Connell 1971; Condit *et al.* 1992; Wills *et al.* 1997). A população de *Calophyllum brasiliense*, todavia, não demonstrou correlação entre a mortalidade de plântulas e jovens e a densidade dos adultos, sugerindo que esse mecanismo não atua na distribuição espacial dos indivíduos da espécie nesse local. Hubbell (1980) atribui o padrão agregado em todas as classes de tamanho a populações que apresentam “pontos de origem”, ou seja, locais com altas densidades populacionais entremeados por locais com menores adensamentos. No caso de *C. brasiliense*, os “pontos de origem” são formados pelo padrão de dispersão das

sementes e pela posterior formação dos bancos de plântulas nos locais sobre os cordões arenosos da floresta estudada. Dessa forma, mesmo com a mortalidade concentrada nas menores classes de tamanho, os indivíduos sobreviventes ainda estarão distribuídos de forma agregada. Padrão semelhante de agregação para todas as classes de tamanho foi descrito para *C. brasiliense* em uma floresta paludosa no interior paulista (Marques & Joly 2000).

Scarano *et al.* (1997) observaram a existência de dois tipos de dormência nas sementes de *Calophyllum brasiliense* (um tipo relacionado ao pericarpo presente nos frutos e outro que ocorre mesmo quando o pericarpo é removido) e síndromes de dispersão compostas por duas fases (uma zoocórica e uma hidrocórica). Segundo os autores, esses fatores em conjunto contribuiriam para distribuições agregadas em populações de *C. brasiliense*. Na Floresta de Restinga estudada, os principais dispersores animais de sementes de *C. brasiliense* são morcegos (ver Pedroni 2001), que se concentram na copa de algumas árvores, que servem de “poleiros” para alimentação e abrigo. A deposição agrupada de sementes ao redor desses sítios pode contribuir para a existência dos bancos de plântulas observados na área, e conseqüentemente, para o padrão de agrupamento encontrado.

De modo contrário aos pontos de origem, sítios com menor adensamento da população foram observados na porção Norte da área de estudo. Nessa porção foi evidenciado um conjunto de parcelas caracterizadas pela ausência de alagamentos e de variações microtopográficas. A vegetação apresenta diferenças florísticas e estruturais em relação ao restante da área e o componente herbáceo-arbustivo é dominado por indivíduos do gênero *Psychotria* (observação pessoal).

Acredita-se, ainda, que a construção da Rodovia Rio – Santos tenha modificado a dinâmica da água na Floresta de Restinga estudada, provocando diminuição da frequência de alagamentos ao longo dos anos, embora essa sugestão não tenha sido investigada nesse estudo. Como resultado, a menor saturação hídrica na superfície do solo estaria favorecendo o estabelecimento de espécies que não são tolerantes ao alagamento, como é o caso de *Psychotria* spp. A diminuição do alagamento na floresta e o estabelecimento de novas espécies competidoras mais efetivas em sítios não são sujeitos à inundação podem estar dificultando o acesso dos indivíduos de *C. brasiliense* ao estágio reprodutivo, o que poderá, em uma hipótese pessimista, resultar no desaparecimento da espécie no local.

Considerações Finais

Os resultados aqui apresentados, assim como aqueles obtidos em outros estudos abrangendo diversos aspectos da ecologia populacional de *Calophyllum brasiliense* (Scarano *et al.* 1997; Holl 1998; Marques & Joly 2000a,b; Fischer & Santos 2001; King 2003; Pannuti 2009), ressaltam a importância da heterogeneidade ambiental no processo de germinação, recrutamento, estabelecimento e desenvolvimento da espécie, principalmente os fatores relacionados à saturação hídrica do solo. Assim, os mecanismos adaptativos encontrados na espécie, como as síndromes de dispersão, a capacidade de flutuação dos frutos, a ocorrência de dormência nas sementes e a tolerância de plântulas e jovens à inundação são responsáveis pela sua ampla distribuição em ambientes sujeitos à inundação, seja temporária ou permanente (e.g. Oliveira-Filho & Ratter 1995), o que a torna uma ótima competidora em regiões que são inóspitas para a maioria das espécies de plantas.

Em Florestas de Restinga, ambientes em que a presença de cordões arenosos é uma característica marcante, a microtopografia do relevo mostrou-se também como fator-chave no estabelecimento da população de *Calophyllum brasiliense*. Os resultados deste trabalho, associados àqueles apresentados por Marques & Joly (2000b) sobre o processo de germinação da espécie, contribuem para um maior entendimento sobre o funcionamento das populações em seus locais de ocorrência.

O predomínio de indivíduos nas menores classes de tamanho, e o formato de distribuição seguindo o modelo J-invertido, está de acordo com o frequentemente relatado para espécies tolerantes ao sombreamento, como é o caso de *Calophyllum brasiliense*, e também corrobora os demais estudos sobre a estrutura de tamanho da espécie em outros ambientes (e.g. Scarano *et al.* 1997; Marques & Joly 2000; Fischer & Santos 2001). Entretanto, é preciso ressaltar que esse padrão não pode ser associado à estabilidade populacional, pois se verificou a ocorrência de lacunas na distribuição em altura dos indivíduos, principalmente nas classes de imaturo e adulto, o que pode ser um indicativo de que a população está com dificuldade em alcançar o estágio reprodutivo. Como consequência, a ocorrência da espécie na floresta estudada, a longo prazo, pode estar comprometida, caso não haja reposição dos indivíduos adultos que venham a morrer.

O padrão agregado encontrado para a distribuição dos indivíduos da população também está de acordo com o esperado para espécies capazes de formarem banco de plântulas e associadas à ambientes passíveis de alagamento. Da mesma forma, a ausência de correlação

entre os parâmetros demográficos analisados e a porcentagem de abertura de dossel está de acordo com o previsto para espécies tolerantes ao sombreamento. Cabe ressaltar, todavia, que a análise das propriedades físico-químicas do solo poderia auxiliar na interpretação dos padrões de agregamento encontrados, assim como o estudo mais detalhado da dinâmica da água.

Observou-se também que embora danos por herbivoria tenham sido observados em abundância, eles não parecem contribuir ativamente para a mortalidade da população, que pode ainda ter desenvolvido algum mecanismo de tolerância à herbivoria. No entanto, estudos mais aprofundados são necessários para uma maior compreensão do papel dos herbívoros no controle populacional.

Outra questão interessante levantada, mas que também necessita de investigações mais detalhadas, seria a influência do estrato arbustivo-herbáceo no estabelecimento dos indivíduos de *Calophyllum brasiliense*, visto que a presença de espécies do gênero *Psychotria* parece inibir o estabelecimento de indivíduos de *C. brasiliense*.

Por fim, espera-se que esse trabalho possa ter contribuído para aumentar o entendimento sobre os mecanismos que regem o funcionamento de uma população amplamente distribuída pelos diversos ambientes sujeitos à saturação hídrica do solo, e dessa forma, possa auxiliar possíveis planos de restauração e recuperação de áreas degradadas.

Referências Bibliográficas

- ANTONOVICS, J. & LEVIN, D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 411-452.
- ARAUJO, D.S.D. 1987. Restingas: síntese do conhecimento para a costa sul-sudeste brasileira. In: *Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul-Sudeste Brasileira* (S. Watanabe, coord.). ACIESP, Cananéia, v.1, p.333-347.
- ARAUJO, D.S.D. 1992. Vegetations types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. Pp. 337-347. In: SEELIGER, U. (coord.). *Coastal plant communities of latin America*. New York, Academic Press.
- ARAUJO, D.S.P. & LACERDA, R.P.B. 1987. Natureza das restingas. *Ciência Hoje* 6: 42-48.
- ASSIS, A.M., PEREIRA, O.J. & THOMAZ, L.D. 2004b. Fitossociologia de uma floresta de restinga no Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, município de Guarapari (ES). *Revista Brasileira de Botânica* 27(2): 349-361.
- ASSIS, A.M., THOMAZ, L.D. & PEREIRA, O.J. 2004a. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(1): 191-201.
- ASSUMPTÃO, J. & NASCIMENTO, M.T. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar grussaí/iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14(3): 301-315.
- AUGSPURGER, C.K. & KITAJIMA, K. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology* 73(4): 1270-1284.
- AUSPURGER, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platydictyon elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *The Journal of Ecology* 71(3): 759-771.
- AUSPURGER, C.K. 1984a. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6): 1705-1712.
- AUSPURGER, C.K. 1984b. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- BATTAGLIA, L.L. & SHARITZ, R.R. 2006. Responses of floodplain forests species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia* 147: 108-118.

- BATTAGLIA, L.L., FORÉ, S.A. & SHARITZ, R.R. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2):237-248.
- BROWN, K.S.Jr. & BROWN, G.G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In T.C. Whitmore & J.A. Sayer (eds.). *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman and Hall, London, p. 119-142.
- CARVALHO, F.A., NASCIMENTO, M.T., BRAGA, J.M.A., RODRIGUES, P.J.F.P. 2006. Estrutura da comunidade arbórea da floresta Atlântica de baixada periodicamente inundada na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57(3): 503-518.
- CÉSAR, O. & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba - SP. *Naturalia* 20:89-105.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124: 769-788.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62, 315–344.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1985. Seedling dynamics of a Tropical Tree: Impacts of Herbivory and Meristem Damage. *Ecology* 66(6): 1884-1892.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19: 236-244.
- CLARK, J.S., BECKAGE, B., CAMILL, P., CLEVELAND, B., HILLERIS-LAMBERS, J., LICHTER, J., MCLACHLAN, J., MOHAN, J. & WYCKOFF, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- COMITA, L.S., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95: 482-492.
- CONDIT, R. HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: change within limits. *Bioscience* 42: 822-828.

- CONDIT, R., ASHTON, P.S., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., ITOH, A., LAFRANKIE, J.V., LEE, H.S., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R. & YAMAKURA, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- CONDIT, R., SUKUMAR, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1998. Predicting Population Trends from Size Distributions: A Direct Test in a Tropical Tree Community. *The American Naturalist* 152(4): 465-509.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In* Advanced study Institute symposium on dynamics of numbers in populations, Oosterbeek. Pudoc, Wageningen, The Netherlands, p.298-312.
- COOMES, D.A. & ALLEN, R.B. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology* 95: 27-40.
- COOMES, D.A., DUNCAN, R.P., ALLEN, R.B. & TRUSCOTT, J. 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters* 11(6): 980-989.
- CRAWLEY, M.J. & ROSS, G.J.S. 1990. The population dynamics of plants (and discussion). *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 330 (1257): 125-240.
- DAVIES, S.J., PALMIOTTO, P.A., ASHTON, P.S., LEE, H.S., LAFRANKIES, J.V. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.
- DE STEVEN, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10: 369-383.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gaps partitioning among tropical rain-forest trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- DINIZ, F.V. 2009. Florística e fitossociologia da comunidade arbustivo-arbórea da floresta alta de restinga da Praia da Fazenda, Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, município de Ubatuba, SP. Dissertação de Mestrado – Universidade Estadual Paulista Júlia de Mesquita Filho, Rio Claro, SP.

- DURIGAN, G., FRANCO, G.A.D.C., MASAHIRO, S., BAITELLO, J.B. 2000. Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (4): 371-383.
- FANTINI, A.C., GURIES, R.P. 2007. Forest structure and productivity of palmitero (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. *Forest Ecology and Management* 242: 185–194.
- FISCHER, E. & SANTOS, F.A.M. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 903-909.
- FLEXOR, J., MARTIN, L., SUGUIO, K. & DOMINGUEZ, J. M. L. 1984. Gênese dos cordões litorâneos da parte central da costa brasileira. In: Lacerda, L. D. Restingas: origem, estruturas e processos. Niterói, CEUFF. p. 35-45.
- FLORES, E.M. 2002. *Calophyllum brasiliense* Cambess. In: VOZZO, J.A. (Ed.) Tropical tree seed manual. Washington, USDA Forest Service. p.353-356. (Agriculture Handbook,721).
- FONSECA, M.G., MARTINI, A.M.Z. & SANTOS, F.A.M. 2004. Spacial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15: 41-48.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- FREIRE, M.S.B. 1990. Levantamento florístico do Parque Estadual das Dunas de Natal. *Acta Botanica Brasilica* 4: 41-59.
- FUCHS, M.A., KRANNITZ, P.G. & HARESTAD, A.S. 2000. Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of Garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 137: 209-219.
- GATSUK, L.E., SMIRNOVA, O.V., VORONTZOVA, I., ZAUGOLNOVA, L.B. & ZHUKOVA, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68:675-696.
- GAVIN, D.G. & D.R. PEART 1997. Spatial structure and regeneration of *Tetramerista glabra* in peat swamp rain forest in Indonesian Borneo. *Plant Ecology* 131: 223-231.

- GENTRY, A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*. 63: 19-82.
- GEORGE, A.K., WALKER, K.F. & LEWIS, M.M. 2005. Population status of eucalypt trees on the river Murray floodplain, south Australia. *River Research and Applications* 21: 271-282.
- GESSLER, A., NITSCHKE, R., MATTOS, E.A., ZALUAR, H.L.T., SCARANO, F.R., RENNENBERG, H. & LÜTTGE, U. 2007. Comparison of the performance of three different ecophysiological life forms in a sandy coastal restinga ecosystem of SE-Brazil: a nodulated N₂-fixing C₃-shrub (*Andira legalis* (Vell.) Toledo), a CAM-shrub (*Clusia hilariana* Schltdl.) and a tap root C₃-hemicryptophyte (*Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze.). *Trees* 22(1): 105-119.
- GONÇALVES-ESTEVEZ, V. & MENDONÇA, C.B.F. 2001, Estudo polínico em plantas de restinga do Estado do Rio de Janeiro – Clusiaceae Lindl. *Revista Brasileira de Botânica* 24(4):527-536.
- GUEDES, D. BARBOSA, L.M., MARTINS, S.E. 2006. Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no Município de Bertiooga, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(2): 299-311.
- GUEDES, D., BARBOSA, L.M., MARTINS, S.E. 2006. Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no Município de Bertiooga, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(2): 299-311.
- HALL, J.B. & SWAINE, M.D. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest – forest vegetation in Ghana. Junk, the Hague.
- HARADA, A.Y. & ADIS, J. 1998. Ants obtained from trees of a “jacareúba” (*Calophyllum brasiliense*) forest plantation in Central Amazonia by canopy fogging: first results. *Acta Amazonica* 28: 309-318.
- HARMS, K.E. & DALLING, J.W. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13(4): 617-621.
- HARMS, K.E., CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947-959.
- HARPER, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HE, F.L., LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8(1): 104-114.

- HENRIQUES, R.P.B. & SOUSA, E.C.E.G. 1989. Population Structure, Dispersion and Microhabitat Regeneration of *Carapa guianensis* in Northeastern Brazil. *Biotropica* 21 (3): 204-209.
- HOLL, K.D. & LULOW, M.E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29(4): 459-468.
- HOLL, K.D. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109: 187-195.
- HONES, R.H. & SHARITZ, R.R. 1998. Survival and growth of woody plant seedling in the understorey of floodplain forests in South Carolina. *The Journal of Ecology* 86(4): 574-587.
- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity* (M. Soulé, ed.). Sunderland, Massachusetts 205-231.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-299.
- HUERTA-REYES, M., BASUALDO, M.C., ABE, F., JIMENEZ-ESTRADA, M., SOLER, C., REYES-CHILPA, R. 2004. HIV-1 Inhibitory Compounds from *Calophyllum brasiliense* Leaves. *Biological Pharmacology Bulletin* 27(9): 1471-1475.
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant population. In: *Plant Ecology* (M.J. Crawley ed.) Blackwell Scientific, Oxford.
- ISAIAS, D. E. B., NIERO, R., NOLDIN, V.F., CAMPOS-BUZZI, F. de, YUNES, R.A., DELLE-MONACHE, F. & CECHINEL-FILHO, V. 2004. Pharmacological and phytochemical investigations of different parts of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae). *Pharmazie* 59: 879-881.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528.
- JONES, R.H. & SHARITZ, R.R. 1998. Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology* 86: 574-587.

- JONES, R.H., SHARITZ, R.R., PHILIP, M.D., SEGAL, D.S. & SCHNEIDER, R.L. 1994. Woody plant regeneration in four floodplain forests. *Ecological Monographs* 64(3): 345-367.
- KAWAGUICI, C.B. & KAGEYAMA, P.Y. 2001. Diversidade genética de três grupos de indivíduos (adultos, jovens e plântulas) de *Calophyllum brasiliense* em uma população de mata de galeria. *Scientia Forestalis* 59: 131-143.
- KELLY C. K., SMITH H. B., BUCKLEY Y. M. 2001. Investigations in commonness and rarity: a comparative analysis of co-occurring, congeneric Mexican trees. *Ecological Letters* 4: 618-27.
- KING, R.T. 2003. Succession and micro-elevation effects on seedling establishment of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) in an Amazonian river meander forest. *Biotropica* 35(4): 462-471.
- KLIMAS, C.A., KAINER, K.A. & WADT, L.H.O. 2007. Population structure of *Carapa guianensis* in two forests types in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 250: 256-265.
- KNIGHT, D.H. 1975. A Phytosociological Analysis of Species-Rich Tropical Forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 45(3): 259-284.
- KORNING, J. & BALSLEV, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10(2): 151-166.
- KREBS, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. A. Wesley Longman, New York.
- LACERDA, L. D. & HAY, J. D. 1982. Habitat of *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) in coastal sand dunes of Maricá, Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 30(2):171-173.
- LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. 1997. *Tropical Forest Remnants*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- LAURANCE, W.F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- LAURANCE, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation* 69: 23-32.
- LEAK, W. B. 1965. The J-shaped probability distribution. *Forest Science* 11(4): 405-409.
- LEAK, W.B. 1996. Long-term structural change in uneven-aged northern hardwoods. *Forest Science* 42: 160-165.

- LEITE, E.J. 2001. Spatial distribution patterns of riverine forest taxa in Brasília, Brazil. *Forest Ecology and Management* 140: 257-264.
- LIANG, S.Y.L. & SEAGLE, S.W. 2002. Browsing and microhabitat effects on riparian woody seedling demography. *Ecology* 83(1): 212-227.
- LIEBERMAN D., HARTSHORN G.S., LIEBERMAN M. AND PERALTA R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985. In: GENTRY A.H. ed. Four neotropical rain forests. Yale University Press, New Haven, pp. 509–521.
- LLORET, F., PENÑELAS, J. & OGAYA, R. 2004. Establishment of co-existing Mediterranean tree species under a varying soil moisture regime. *Journal of Vegetation Science* 15: 237-244.
- LORENZI, H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Editora Plantarum.
- MARQUES, M.C.M & JOLY, C.A. 2000a. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em Floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23 (1): 107-112.
- MARQUES, M.C.M. & JOLY, C.A. 2000b. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Botanica Brasilica* 14(1):113-120.
- MARQUES, M.C.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 713-723.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas em selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 179-224.
- MARTINS, S.E., ROSSI, L., SAMPAIO, P.S.P. & MAGENTA, M.A.G. 2008. Caracterização florística de comunidades vegetais de restinga em Bertioga, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(1): 249-274.
- MASAKI, T., KATSUHIRO, O., TAKAHASHI, K., HOSHIZAKI, K., MATSUNE, K. & SUZUKI, W. 2007. Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest. *Ecological Research* 22: 724-734.
- MASAKI, T., OSUMI, K. TAKAHASHI, K. & HOZSHIZAKI, K. 2005. Seedling dynamics of *Acer mono* and *Fagus crenata*: an environmental filter limiting their adult distributions. *Plant Ecology* 177: 189-199.

- MEIRELLES, M.L. & LUIZ, A.J.B. 1995. Padrões espaciais de árvores de um Cerrado em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 18 (2):185-189.
- MELLO, M.A.R., LEINER, N.O., GUIMARÃES, P.R. & JORDANO, P. 2005. Size-based fruit selection of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) by bats of the genus *Artibeus* (Phyllostomidae) in a Restinga area, Southeastern Brazil.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE/SECRETARIA DE BIODIVERSIDADE E FLORESTAS. 2002. Biodiversidade brasileira: avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. Brasília.
- MOLES, A.T. & WESTOBY, M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106 (1): 193-199.
- MORAN, P.A.P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.
- MORELLATO, L.P.C. & HADDAD, C.F.B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32 (4b): 786-792.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.C., ROMERA, E.C., ZIPPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* 32(4b): 811-823.
- MORISITA, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoires of the Faculty of Science Kyushu University Series E. Biology, Fukuoka, v.2, 215-235.*
- MORISITA, M. 1962. Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Researches on Population Ecology* 4(1): 1-7.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B., KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NOLDIN, V.F., ISAIAS, D.B. & FILHO, V.C. 2006. GÊNERO *Calophyllum*: Importância química e farmacológica. *Química Nova* 29(3): 549-554.
- ODUM, E.P. 1986. *Ecologia*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32 (4b): 793-810.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plants species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52(2): 141-194.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CAMISÃO-NETO, A.A., VOLPATO, M.M.L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semi-deciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 762-769.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., VILELA, E.A., CARVALHO, D.A. & GAVILANES, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 483-508.
- PACALA, S.W., CANHAM, C.C., SAPONARA, J., SILANDER, J.A., KOBE, R.K. Jr. & RIBBENS, E. 1996. Forest models defined by Field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66:1-43.
- PACALA, S.W., CANHAM, C.D., SILANDER, J.A. & KOBE, R.K. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 2172-2183.
- PANNUTI, M.I.R. 2009. Aspectos da distribuição espacial, associação com hábitat e herbivoria dependente da densidade de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) em restinga alta na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil. Dissertação de Mestrado – Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- PARRISH, J.A.A. & BAZZAZ, F.A. 1985. Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology* 66: 1296-1302.
- PAVONE, L.V. & READER, R.J. 1985. Effect of microtopography on the survival and reproduction of *Medicago lupulina*. *Journal of Ecology* 73: 685-694.
- PEDRONI, F. 2001. Aspectos da estrutura e dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e encosta, em Picinguaba, Ubatuba, SP. Tese de Doutorado – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- PEREIRA, M.C.A., ARAUJO, D.S.D. & PEREIRA, O.J. 2001. Estrutura de uma comunidade arbustiva da restinga de Barra de Maricá – RJ. *Revista Brasileira de Botânica* 24(3): 273-281.
- PETERS, C.M. 1996. The Ecology and Management of Non-timber Forest Resources. World Bank Technical Paper 322, Washington, DC.
- PIELOU, E.C. 1977. *Mathematical ecology*. Wiley, New York.
- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. & SARUKHAN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-992.

- PIRES, L.A., BRITTEZ, R.M., MARTEL, G., PAGANO, S.N. 2006. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 173-184.
- PRIMACK, R.B. 1995. *A primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- PRIMACK, R.B., ASHTON, P.S., CHAI, P. & LEE, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* 66: 577-588.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <<http://www.R-project.org>>
- RAMIREZ, N. & ARROYO, M.K. 1990. Estrutura populacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae, Caesalpinoideae) em los lhanos centrales de Venezuela. *Biotropica* 22:124-132.
- RANTA, P., BLOM, T., NIEMELA, J., JOENSUU, E., SIITONEN, M. 1998. The fragmented Atlantic rain Forest of Brazil: size, shape and distribution of Forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.
- REIS, A; KAGEYAMA, P. Y; DOS REIS, M. S; FANTINI, A. 1996. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma floresta ombrófila densa montana, em Blumenau (SC). *Sellowia* 45-48: 13-45.
- RIZZINI, C. T. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. 2 vol. HUCITEC/EDUSP, São Paulo.
- SÁ, C.F.C. 2002. Regeneração de um trecho de floresta de restinga na Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Saquarema, Estado do Rio de Janeiro: II - Estrato arbustivo. *Rodriguésia* 53 (82): 5-23.
- SANCHEZ, M. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica*. Tese de Doutorado – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SANTOS, F. A. M., PEDRONI, F., ALVES, L. F., SANCHEZ, M. 1998. Structure and dynamics of tree species of the Atlantic forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70: 874-880.
- SCARANO, F. R. 2002. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- SCARANO, F.R. 2006. Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. *Rodriguésia* 57(3):491-502.

- SCARANO, F.R., DUARTE H.M., FRANCO A.C., GEBLER, A., MATTOS, E.A. DE, NAHM, M., RENNENBERG, H., ZALUAR, H.L.T., LÜTTGE, U. 2005. Ecophysiology of selected tree species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE Brazil I. Performance of three different species of *Clusia* in an array of plant communities. *Trees* 19: 497–509.
- SCARANO, F.R., RIBEIRO, K.T., MORAES, L.F.D. & LIMA, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of freshwater swamp forest on Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14: 793-803.
- SCHERER, A., SILVA, F.M. da & BAPTISTA, L.R.M. 2005. Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 717-726.
- SILVA MATOS, D.M., FRECKLETON, R.P. & WATKINSON, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80(8):2635-2650.
- SILVA, D.M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Dissertação de Mestrado – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- SILVA, S.M. & BRITTEZ, R.M. 2005. A vegetação da Planície Costeira. In: MARQUES, M.C.M. & BRITTEZ, R.M. (orgs.). História natural e conservação da Ilha do Mel. Curitiba, Editora UFPR.
- SILVA, S.M. 1990. Composição florística e fitossociologia de um trecho de Floresta de Restinga na Ilha do Mel, Município de Paranaguá, PR. Dissertação de Mestrado – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- SILVERTOWN, J.W. 1987. Introduction to plant ecology. 2nd ed. Longman Scientific & Technical.
- SMA – SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE. 1996. Atlas das unidades de conservação do estado de São Paulo. Parte 1. Litoral. Secretaria do Meio Ambiente & CESP, São Paulo.
- SMITH-GILL, S. J. 1975. Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog, *Rana pipiens*. II. Wild type and mutant cell specific patterns. *Journal of Morphology*. 146 (1): 35–54.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. Biometry. W.H. Freeman, New York.

- SOLBRIG, O.T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35(6):1080-1093.
- SONEHARA, J.S. 2005. Aspectos florísticos e fitossociológicos de um trecho de vegetação de restinga no Parque Estadual do Rio da Onça – Matinhos, PR. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- SONEHARA, J.S. 2005. Aspectos florísticos e fitossociológicos de um trecho de vegetação de restinga no Parque Estadual do Rio da Onça – Matinhos, PR. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- SOS MATA ATLÂNTICA. 1993. Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990. São Paulo. Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- SOS MATA ATLÂNTICA. 2009. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período 2005-2008. São Paulo. Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- SOUZA, A.F. & MARTINS, F.R. 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology* 164: 141-155.
- SOUZA, A.F. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32: 524-533.
- SOUZA, A.F. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32: 524-533.
- SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2005. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII. Nova Odessa, SP, Instituto Plantarum.
- STEVENS, P.E. 2007. Clusiaceae – Guttiferae. In: (KUBITZKI, K. ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants*, Springer, Vol. IX, 48-66p.
- STEVENS, P.F. 1980. A revision of the Old World species of *Calophyllum* (Guttiferae). *Journal of the Arnold Arboretum* 61: 117-699.
- STRENG, D.R., GLITZENSTEIN, J.S. & HARCOTBE, P.A. 1989. Woody seedling dynamics in an East Texas floodplain forest. *Ecological Monographs* 59(2): 177-204.
- SUGUIO, K. & TESSLER, M. G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: Origem e nomenclatura. Pp. 15-26. In: LACERDA, L. D.; ARAUJO, D. S. D.; CERQUEIRA, R. & TURCQ, B. (Eds.) *Restingas: Origem, Estrutura e Processos*. CEUFF, Niterói.

- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. 1988. The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 4: 253-269.
- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. & HALL, J.B. 1990. Structure and dynamics of tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88: 31-51.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R.R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera - Açu, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2): 61-176.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. A riqueza de espécies arbóreas na floresta de encosta no estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22(2):217-233.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1):13-26.
- TERBORGH, J. & WINTER, B. 1980. Some causes of extinction. In: SOULE, M.E. & WILCOX, B.A. (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary- Ecological Perspective*. Sinauer Associates, p. 119-133.
- TILMAN, D., MAY, R.M., LEHMAN, C.L., NOWAK, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- TORRES, R. B., F. R. MARTINS, & L. S. K. GOUVEA. 1997. Climate, soil, and tree flora relationships in forests in the state of São Paulo, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 20: 41-49.
- VANINI, A. 1999. Estudo comparativo de dois métodos de amostragem fitossociológica em caixetais (Floresta Ombrófila Densa Permanentemente Alagada). Dissertação de Mestrado – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- WEINER, J. & SOLBRIG, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61: 334-336.
- WEINER, J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology* 66:743-752.
- WELCH, B.L. 1947. The generalization of "student's" problem when several different population variances are involved. *Biometrika* 34: 28-35.

- WILLS, C., CONDIT, R., FOSTER, B. & HUBBELL, S.P. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a Neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 94: 1252-1257.
- WRIGHT, S.J., MULLER-LANDAU, H.C., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distribution of tropical trees. *Ecology* 84(12): 3174-3185.
- ZAR, J.H. 1999. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.