

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA



FERNANDO PEDRONI

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL  
SEÇÃO CIRCULANTE

Aspectos da estrutura e dinâmica da comunidade arbórea na Mata  
Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
<u>Fernando Pedroni</u>
e aprovada pela Comissão Julgadora.

15/01/2001

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

Orientador

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

P/ João Semir

Campinas-SP  
2001

0017659

UNIDADE BC  
N.º CHAMADA: 77 UNICAMP  
P 343a  
V. Ex.  
TOMBO BC/ 46042  
PROC. 16-392/01  
C 0 | 0 | X |  
PREÇO R\$ 11,00  
DATA 16-08-01  
N.º CPU.....

CM00158800-1

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

P342a

**Pedroni, Fernando**

Aspectos da estrutura e dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP/Fernando Pedroni. Campinas, SP: [s.n.], 2001.

202p: ilus.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia.

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos

1. Fenologia. 2. Dinâmica. 3. Mata Atlântica. 4. Ecologia.  
I. Santos, Flavio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 15 de janeiro de 2001.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. JOÃO SEMIR (Presidente Indicado)

Prof. Dr. FLÁVIO ANTONIO MAËS DOS SANTOS (Orientador)

Prof. Dr. ARY PEIXERA DE OLIVEIRA FILHO

Prof. Dr. IVAN SCHIAVINI

Prof. Dr. GLEIN MONTEIRO DE ARAÚJO

Profa. Dra. MARIA TEREZA GROMBONE-GUARATINI

Profa. Dra. KIKYO YAMAMOTO

À Mary querida,  
mulher e companheira  
que a vida me presenteou!

**SUMÁRIO**

Agradecimentos .....	vi
Introdução Geral .....	1
Capítulo 1 - Padrões de frutificação e dispersão de sementes na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP.....	11
Introdução .....	14
Material e métodos .....	16
Resultados .....	22
Discussão .....	46
Literatura Citada .....	52
Capítulo 2 - Padrões espaciais de espécies arbóreas da Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP .....	59
Introdução .....	63
Material e métodos .....	66
Resultados .....	74
Discussão .....	87
Literatura Citada .....	98
Apêndices .....	107
Capítulo 3 Dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP.....	121
Introdução .....	124
Material e métodos .....	127
Resultados .....	139
Discussão .....	163
Literatura Citada .....	181
Apêndice .....	188
Considerações Finais .....	194

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Flavio A. M. Santos, pela amizade e orientação precisa e competente.

Aos membros da pré-banca, Profs. Drs. Ary Teixeira Oliveira-Filho, Ivan Schiavini e João Semir pelas valiosas sugestões e críticas.

À CAPES pela bolsa concedida.

À Academia Brasileira de Ciências/CNPq e FAEP-UNICAMP, pelo apoio financeiro ao Projeto Integrado de Pesquisa “Estrutura e aspectos da dinâmica de espécies arbóreas da Mata Atlântica”.

Ao Instituto Florestal de São Paulo, que permitiu a realização deste trabalho no Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Picinguaba e a participação de alguns funcionários do Núcleo nos trabalhos de campo, especialmente o Sr. Domingos Braga.

Ao Edegar Gianotti do Instituto Florestal e aos Profs. Drs. Oswaldo Cesar e Reinaldo Monteiro, da UNESP-Rio Claro, por permitirem o acesso a dados não publicados.

Aos amigos Rudi R. Laps, Luciana F. Alves, Fábio Vitta, Mauro Galetti e Renato Belinello, pelo valioso auxílio nos trabalhos de campo.

À Kátia Facure e Profa. Dra. Cecilia Lomonaco pelo auxílio em algumas análises estatísticas.

Aos Professores e Funcionários dos Deptos de Botânica e Ecologia da UNICAMP que muito colaboraram para minha formação acadêmica.

Aos Professores e Funcionários do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia pelo apoio, amizade e incentivo na finalização deste trabalho.

Aos meus pais, irmãos e cunhados que me apoiaram e cuidaram da Camila durante os trabalhos de campo.

Devo à minha esposa Maryland Sanchez muito mais do que sou capaz de expressar. Este trabalho não poderia ter sido realizado por mim sem a sua ajuda.

É extremamente difícil não cometer omissões inconscientes em um item de agradecimentos. Da mesma forma, seria impossível agradecer nominalmente a todos os que contribuíram, das mais diversas formas, para a realização deste trabalho, de forma resumida e em tão pouco espaço.

## INTRODUÇÃO GERAL

Nas duas últimas décadas a atenção mundial voltou-se para as florestas tropicais como um dos últimos santuários da biodiversidade. Localizadas em sua quase totalidade em países subdesenvolvidos, as florestas tropicais estão sendo rapidamente destruídas pela exploração humana e milhares de espécies animais e vegetais estão ameaçadas (Myers 1986, Whitmore 1997).

No Brasil, os ecossistemas florestais ocupam mais de 70% do território nacional (Romariz 1996), sendo a Mata Atlântica um dos mais ameaçados. Estimativas do início da década passada indicavam a existência de aproximadamente 12% da cobertura florestal atlântica original (Câmara 1983, 1990). Mesmo com a crescente conscientização ecológica, ainda hoje a Mata Atlântica continua sendo destruída e cada vez mais ameaçada. Entre os anos de 1985 e 1990 mais de 60.000 ha de floresta foram destruídos somente no estado de São Paulo, restando apenas 7,16% da área de Mata Atlântica original (Nassif 1997).

Apesar dos índices de degradação alarmantes, ainda não há um corpo substancial de conhecimento sobre a composição e funcionamento da Mata Atlântica que possibilite recuperar as áreas degradadas e preservar a diversidade que ainda resta. Para que isto seja possível, além da criação de programas de conservação eficazes, que protejam efetivamente as áreas remanescentes, são necessários mais inventários e acompanhamentos de longo prazo, que permitam conhecer a estrutura e dinâmica da floresta, principalmente de seu componente arbóreo.

Entre os aspectos dinâmicos da comunidade, os períodos de frutificação têm grande importância, pois determinam a disponibilidade de recursos para os animais dispersores de

sementes ao longo do ano (Frankie *et al.* 1974, Morellato & Leitão Filho 1990) afetando suas atividades migratórias e reprodutivas (Blake & Loiselle 1992). Além disso, os períodos de frutificação podem ter reflexos sobre os processos de regeneração das diferentes espécies, uma vez que a localização de sítios favoráveis para germinação e estabelecimento podem ser variáveis em função de mudanças sazonais que ocorrem no meio físico (Scarano *et al.* 1997).

Florestas tropicais, notadamente as mais úmidas como a Mata Atlântica, apresentam maior proporção de espécies dispersas por animais (de 60% a mais de 90%) em relação a outras síndromes de dispersão (Frankie *et al.* 1974, Howe & Smallwood 1982, Morellato & Leitão-Filho 1992). Segundo Gentry (1983), a maneira como a semente é dispersa está correlacionada com o hábito da planta e sua posição no estrato vertical da vegetação. Espécies dispersas pelo vento (anemocóricas) ocupam geralmente os estratos superiores da vegetação, enquanto espécies dispersas por animais (zoocóricas) concentram-se nos estratos inferiores ou sub-dossel (Gentry 1983, Morellato & Leitão-Filho 1992). Para Gentry (1983) o padrão de distribuição também pode estar relacionado ao modo de dispersão, sendo que espécies zoocóricas e autocóricas tendem a ter distribuição mais restrita enquanto as anemocóricas possuem distribuição mais ampla.

A estrutura espacial dos indivíduos de uma população é resultado do arranjo espacial de seus ancestrais e das oportunidades de crescimento vividas por cada membro desta população no decorrer de seu desenvolvimento, desde a fase de semente até o estágio adulto (Hutchings 1986). Em última análise, os padrões de distribuição e abundância dos indivíduos adultos, estão diretamente relacionados com a eficiência da dispersão de sementes (quantidade e qualidade dos locais para onde as sementes são dispersas) (Schupp

1993), além da probabilidade de estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos jovens até a maturidade reprodutiva (Cook 1980), resultando em diferentes padrões de regeneração (Solbrig & Solbrig 1984).

Os estudos sobre a estrutura espacial são fundamentais por fornecerem informações sobre processos que controlam o recrutamento e regeneração das populações de diferentes espécies de plantas (Hutchings 1986), contribuindo para compreender melhor a dinâmica florestal. Além disso, estes estudos, dão subsídios à criação de modelos de recomposição para recuperação de áreas degradadas (Kageyama & Gandara 2000), bem como à conservação de recursos genéticos *in situ* (Martins 1987).

O presente trabalho foi estruturado em forma de capítulos que abordam diferentes aspectos da estrutura e dinâmica da comunidade arbórea na planície e encosta do Parque estadual da serra do Mar Núcleo Picinguaba em Ubatuba SP. No primeiro capítulo é feita uma comparação dos padrões de frutificação e a distribuição das espécies em diferentes estratos verticais da floresta estudada na planície e encosta. No capítulo dois, são investigadas as relações entre os padrões espaciais das espécies mais abundantes com os modos de dispersão de sementes e diversos fatores ambientais que caracterizam as unidades amostrais. Finalmente no capítulo 3, são apresentadas informações sobre a dinâmica de espécies arbóreas durante um período de cinco anos para a comunidade da planície e encosta em Picinguaba.

## ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba, litoral norte do estado de São Paulo, município de Ubatuba, nas coordenadas 23°22' S e 44°48' W (Figura 1, A e C). O Parque no município de Ubatuba abrange uma área de aproximadamente 8000 ha, sob a responsabilidade do Instituto Florestal do Estado de São Paulo e da Secretaria do Meio Ambiente (SEMA).

## CLIMA

Segundo a classificação de Koeppen (1948), o clima da região é do tipo Af, que indica clima tropical chuvoso com chuvas o ano todo e, de acordo com Silveira (1964), é quente e úmido, com temperaturas elevadas e altos índices pluviométricos. A precipitação média anual no período compreendido entre 1961 e 1990 foi de 2624 mm e as temperaturas médias máximas e mínimas de 24,7 e 17,6 °C respectivamente. Os maiores índices pluviométricos ocorrem no verão, durante os meses de dezembro a fevereiro. No inverno, o clima é menos úmido apresentando menor pluviosidade durante os meses de maio a agosto (Figura 1B).

## LOCALIZAÇÃO DAS ÁREAS ESTUDADAS

As áreas escolhidas para este estudo situam-se na bacia hidrográfica do Rio da Fazenda que desagua na Praia da Fazenda. O divisor de águas desta bacia é formado pelas duas mais altas elevações da região: o Morro do Corisco e o Morro do Cuscuzeiro. Foram escolhidas duas porções de florestas bem preservadas e de fácil acesso: uma na planície litorânea próximo à praia e outra na encosta numa cota de aproximadamente 100 m de altitude (Figura 1C).

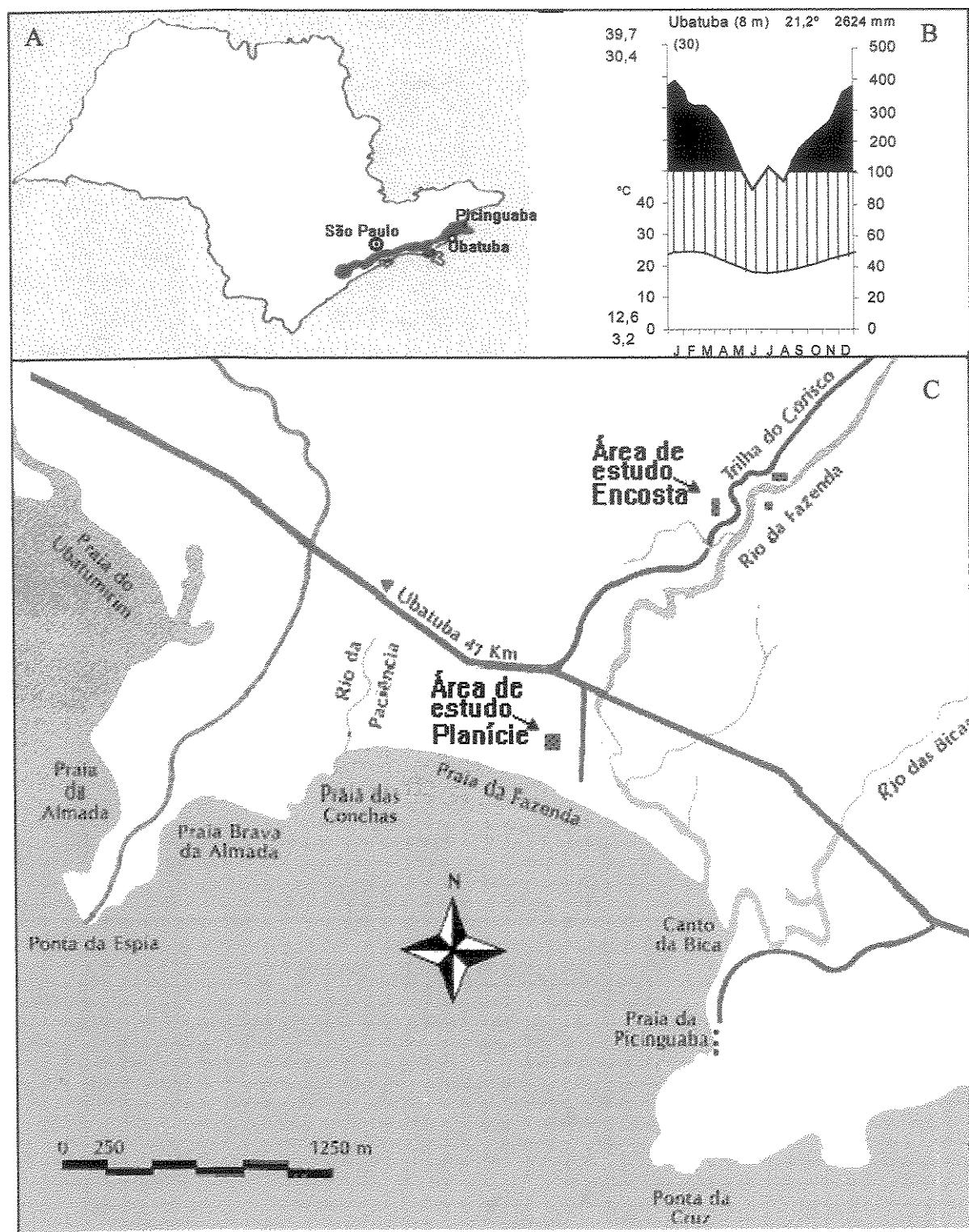


Figura 1. (A) Localização do Núcleo Picinguaba no Parque Estadual da Serra do Mar – SP. (B) Localização da área de estudo na planície e encosta do Núcleo Picinguaba. (C) Diagrama climático (Walter 1986) de Ubatuba, SP para o período de 1961 a 1990.

## PLANÍCIE LITORÂNEA

A planície litorânea compreende um mosaico de diferentes tipos de vegetação, incluindo formações não florestais (formações herbáceas ante dunas, arbustivas de dunas, campos brejosos e manguezais) e florestais (florestas sobre dunas, florestas coluvionares, florestas aluvionares, caixetais e florestas sobre cordões litorâneos) (Piccolo 1992, Assis 1999). A área utilizada neste estudo é coberta por vegetação natural típica de cordões regressivos quaternários, com pouca ou nenhuma alteração antrópica (Ribeiro *et al.* 1994). O relevo é bastante plano, mas ligeiramente irregular devido a pequenos desníveis microtopográficos (sempre inferiores a 40 cm), característicos dos cordões litorâneos. Não é possível perceber, visualmente, diferenças na inclinação do terreno entre as parcelas estudadas. Os cordões litorâneos condicionam a formação de porções de solo mais seco, entre os canais inundados sazonalmente pela exposição do lençol freático durante a estação mais chuvosa (Cesar & Monteiro 1995), ocasionando características típicas de áreas de Restingas (Suguião & Tessler 1984).

De acordo com o sistema de classificação do IBGE (Veloso *et al.* 1991), a maior parte da planície litorânea é coberta pela Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas. Neste local a floresta apresenta pequeno porte, com árvores finas e alta densidade de indivíduos, sendo rara a ocorrência de raízes tabulares e lianas lenhosas (Sanchez 2001).

## ENCOSTA

As áreas de transição entre planície e encosta encontram-se bastante alteradas, tendo havido, em muitos locais, corte raso para agricultura (Garcia 1992). Onde a inclinação topográfica aumenta, no início da encosta, a floresta permanece praticamente intacta, não

havendo vestígios de perturbações antrópicas recentes (Sanchez 2001). Distante aproximadamente 3 km em linha reta da área estudada na planície litorânea, e numa cota de altitude ao redor de 100 m, foram estudadas duas áreas distintas na encosta do Morro do Corisco: uma localizada nas margens do Rio da Fazenda e outra fora da influência deste rio.

O relevo na encosta é bastante variável. Ao longo das margens do Rio da Fazenda, foram observadas as maiores variações topográficas deste estudo. As áreas adjacentes ao rio apresentam relevo mais ou menos plano acompanhando seu leito. A declividade do terreno aumenta em direção à encosta, devido ao barranco formado pela calha do rio. Fora da influência do rio, as parcelas foram alocadas ao longo de dois pequenos platôs unidos por um talude de inclinação variando entre 15 e 30 graus.

De acordo com o sistema de classificação do IBGE (Veloso *et al.* 1991), a vegetação na encosta pode ser considerada como Floresta Ombrófila Densa, genericamente chamada Mata Atlântica. Nestes locais da encosta, a vegetação possui grande porte, as árvores são altas, com presença de raízes tabulares e lianas lenhosas (Sanchez 2001). Estas características têm sido consideradas típicas de florestas maduras (Hartshorn 1980).

**LITERATURA CITADA**

- ASSIS, M. A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP.** Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, SP.
- BLAKE, J. G. & LOISELLE, B. A. 1992. Fruits in the diets of neotropical migrant birds in Costa Rica. *Biotropica* 24(2a): 200-210.
- CÂMARA, I. G. 1983. Tropical moist forest conservation in Brazil. In: SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C. & CHADWICK, A. C. (eds). **Tropical rain forest: ecology and management.** Blackwell Scientific Publications, New York.
- CÂMARA, I. G. 1990. **Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990.** Fundação SOS Mata Atlântica.
- CÉSAR, O & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta sobre a restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), município de Ubatuba, SP. *Naturalia* 20: 89-105.
- COOK, R. 1980. The Biology of seeds in the soil. Pp. 107-130. In: SOLBRIG, O. (ed.). **Demography and Evolution on Plant Populations.** Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- FRANKIE, G. W., BAKER, H. & OPLER, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-913.
- GARCIA, F. C. P. 1992. **A família Leguminosae na restinga do Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba, município de Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, SP.** Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- GENTRY, A. H. 1983. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. *Sonderbd naturwiss Ver. Hamnburg* 7: 303-314.
- HARTSHORN, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (supplement): 23-30.

- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 201-228.
- HUTCHINGS, M. J. 1986. The structure of plant populations. Pp. 97-136. In: CRAWLEY, J. M. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KAGEYAMA, P. & GANDARA, F. B. 2000. Recuperação de áreas ciliares. Pp. 249-269. In: RODRIGUES, R. R. & LEITÃO-FILHO, H. F. (eds). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. EDUSP, São Paulo.
- KOEPPEN, W. 1948. *Climatología*. México: Fondo de Cultura Económica.
- MARTINS, P. S. 1987. Estrutura populacional, fluxo gênico e conservação "in situ". IPEF 35: 71-78.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 163-173.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1992. Padrões frutificação e dispersão de sementes na Serra do Japi. Pp. 112-140. In: MORELLATO, L. P. C. (org.) *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MYERS, N. 1986. Tropical deforestation and a mega-extinction spasm. Pp. 349-409. In: SOULÉ, M. (ed.) *Conservation biology: science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderlands, Massachusetts.
- NASSIF, S. M. L. 1997. A importância do estudo das espécies florestais nativas. *Informativo Sementes IPEF* 1 (2): 1-2.
- PICCOLO, P. R. 1992. Ensaio metodológico sobre ocupação humana e as transformações no mosaico ambiental na Fazenda de Picinguaba - SP (Parque Estadual da Serra do Mar), nos períodos de 1962 e 1990. Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- RIBEIRO, J. E. L. S., GARCIA, J. P. M. MONTEIRO, R. 1994. Distribuição das espécies de orquídeas na planicie litórranea (Restinga) da Praia da Fazenda, Município de Ubatuba, SP. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 37(3): 515-26.

- ROMARIZ, D. A. 1996. *Aspectos da Vegetação do Brasil.* 2<sup>a</sup> edição. Lemos Editorial & Graficos LTDA, São Paulo.
- SANCHEZ, M. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica.* Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, SP.
- SCARANO, F. R., RIBEIRO, K. T., MORAES, L. F. D. & LIMA, H. C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14: 793-803.
- SCHUPP, E. W. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SILVEIRA, J. D. 1964. Morfologia do litoral. Pp 253-305. In: AZEVEDO, A. (ed.). *Brasil terra e o homem.* Editora Nacional, Rio de Janeiro.
- SOLBRIG, O. T. & SOLBRIG, D. J. 1984. Size inequalities and fitness in plant populations. Pp. 141-159. In: DAWKINS, R. & RIDLEY, M. (eds) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology.* Vol. 1.. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 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. (orgs.), *Restingas: origem, estrutura, processos.* CEUFF, Niterói.
- VELOSO, H. P., RANGEL FILHO, A. L. R., LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.* IBGE, Rio de Janeiro.
- WALTER, H. 1986. *Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global.* EPU, São Paulo.
- WHITMORE, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. Pp 3-12. In: LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, O. R. (eds.). *Tropical forest remnants: ecology management and conservation of fragmented communities.* University of Chicago Press. Chicago.

## Capítulo 1

Padrões de frutificação e dispersão de sementes na Mata Atlântica  
de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP

**ABSTRACT**

This study was carried out in two plant communities of the Atlantic Rain Forest in southeastern Brazil ( $23^{\circ}22' S$  and  $44^{\circ}48' W$ ) from 1993 to 1997 and investigated the dispersal modes and fruiting phenology of tree species. The climate is tropical-wet, with high rainfall distributed throughout the year except for a discrete dry season from May to August. Eighty eight species in coastal plain forest (2 a.s.l.) and 138 species in slope forest (100 m a.s.l.) were studied. Zoochory was the main dispersal mode (89,8% coastal plain and 84,8% slope forest). The total of zoochorous species increased from emergent and canopy to the understory layer of the forest and anemochorous species decreased. The fruit phenology was aseasonal in the coastal plain forest and seasonal in the slope forest with a peak in November. Fruiting of zoochorous species had a major role in the phenological pattern observed in the forest slope. This pattern provides a constant fruit supply for frugivorous animals. The anemochorous species had a peak of fruiting in August, at the end of the discrete dry season. These species took advantage of the higher layer position and favorable climatic conditions for the dispersal of seeds.

Key words: Fruiting phenology, frugivory, seed dispersal, Atlantic Forest

## RESUMO

Este estudo verificou as formas de dispersão e fenologia da frutificação de espécies arbóreas em duas comunidades da Mata Atlântica no sudeste do Brasil ( $23^{\circ}22' S$  e  $44^{\circ}48' W$ ) de 1993 a 1998. Foram estudadas 88 espécies na floresta da planície litorânea (2 m. s. m.) e 138 espécies na floresta de encosta (100 m. s. m.). O clima da região é tropical úmido com alta pluviosidade distribuída ao longo do ano e uma discreta estação seca de maio a agosto. A zoocoria foi o principal modo dispersão (89,8% planície e 84,8% na floresta de encosta). O total de espécies zoocóricas foi maior nos estratos inferiores da floresta. A fenologia da frutificação não apresentou sazonalidade na planície e foi sazonal na área da encosta apresentando um pico de frutificação em novembro. As espécies zoocóricas determinaram o padrão fenológico observado na encosta. Este padrão permite um constante suprimento de alimentos aos frugívoros. As espécies anemocóricas apresentaram pico de frutificação no final da estação menos úmida. Estas espécies se beneficiam da posição na estratificação e das condições de umidade favoráveis a dispersão das sementes.

Palavras-chave: Fenologia da frutificação, frugivoria, dispersão de sementes, Mata Atlântica

## INTRODUÇÃO

O estudo da fenologia tem grande importância para a compreensão da dinâmica dos ecossistemas florestais (Fournier 1976), fornecendo informações básicas para o estudo de populações e de aspectos sobre as interações das espécies nas comunidades.

As florestas tropicais exibem uma ampla variedade de padrões sazonais na fenologia vegetativa e reprodutiva (Bullock & Solis-Magallanes 1990). Estes padrões fenológicos podem ser influenciados por estímulos climáticos (Frankie *et al.* 1974, Monastério & Sarmiento 1976, Opler *et al.* 1976, Rathcke & Lacey 1985) e pela composição específica da comunidade (Heideman 1989, Wright & Calderon 1995).

A sazonalidade climática também provoca variações na presença de animais polinizadores, dispersores de sementes, herbívoros e predadores (Lieberman 1982), sendo que a atividade dos animais pode atuar como pressão seletiva para as mudanças nos eventos vegetativos e reprodutivos das plantas.

A frutificação é uma fenofase, em geral, longa que inclui: iniciação, desenvolvimento, amadurecimento e apresentação dos frutos e, para muitos autores, a dispersão dos frutos a partir da planta-mãe (Rathcke & Lacey 1985). Portanto, a dispersão de sementes representa o final do processo reprodutivo e é o ponto de partida para o entendimento dos padrões de abundância e distribuição das plantas (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991). A presença ou ausência de uma espécie em uma determinada área depende, em parte, de sua “habilidade” em chegar naquele local (Dirzo & Domíngues 1986).

A maioria das espécies apresenta modificações morfológicas nos frutos e/ou sementes, adaptadas à dispersão local de variadas maneiras: sementes aladas para dispersão pelo vento, frutos com abertura explosiva, frutos carnosos ou com sementes ariladas para

atrair animais e até frutos adaptados a flutuar, que são dispersos pela água. O conjunto de características morfológicas dos frutos e/ou sementes caracteriza as chamadas síndromes de dispersão (Van der Pijl 1982).

Nas florestas tropicais, a síndrome de dispersão de sementes mais freqüente é a zoocoria. Geralmente, entre 60 a 90% das espécies apresentam frutos adaptados à dispersão por animais (Frankie *et al.* 1974, Howe & Smallwood 1982, Gentry 1983, Morellato & Leitão-Filho 1992). Na Mata Atlântica, a zoocoria têm sido estimada em mais de 80% (Mantovani 1993, Martins *et al.* 1995).

A chegada das sementes em diferentes pontos do espaço está relacionada também com a posição na estratificação da floresta ocupada pelas diferentes espécies (Gentry 1983). Além disso, a época em que a frutificação ocorre também pode influenciar os padrões de dispersão das sementes, quer seja por condições abióticas que facilitem a dispersão (Morellato & Leitão Filho 1992), quer seja pela ausência sazonal de dispersores, quando estes são migratórios (Blake & Loiselle 1992).

Os frugívoros representam o grupo dominante de animais vertebrados nas florestas tropicais (Terborgh 1983, Gautier-Hion *et al.* 1985, Peres 1994). Na Mata Atlântica, no sudeste do Brasil, numerosas aves e mamíferos contam principalmente com frutos para sua manutenção (Galetti 1996). Portanto, é particularmente importante o conhecimento dos períodos de produção de frutos nas comunidades ricas em animais frugívoros. Estudos sobre os ritmos de frutificação têm mostrado que a produtividade de frutos é bastante variável ao longo do ano (Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989, Morellato & Leitão-Filho 1995), além de poder variar entre anos, no mesmo local (Foster 1982, Corlett 1990, Morellato *et al.* no prelo).

Neste trabalho são observadas as síndromes de dispersão e o padrão de frutificação (ocorrência de frutos maduros) em duas comunidades arbóreas em Picinguaba, Ubatuba, SP. Algumas questões relacionadas ao objetivo geral foram:

Quais são os mecanismos de dispersão adotados pelas diferentes espécies?

Existe variação temporal no período de frutificação (ocorrência de frutos maduros) das espécies nas comunidades ao longo do ano?

Como é a ocorrência das diferentes síndromes de dispersão nos estratos da vegetação?

Os padrões fenológicos encontrados diferem entre encosta e planície litorânea?

## MATERIAL E MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado na Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP (Figura 1A). O Núcleo Picinguaba ( $23^{\circ}22' S$  e  $44^{\circ}48' W$ ) possui uma área de cerca de 8000 ha, variando entre 0 e 1300 m de altitude (Sanchez 2001), onde ocorrem diversas formações florestais e não florestais (Assis 1999). Este estudo foi restrito às formações florestais da planície litorânea (2 m s. n. m.) e da encosta (100 m s. n. m.).

De acordo com o sistema de classificação do IBGE (Veloso *et al.* 1991), a vegetação da área é considerada como Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica), sendo que na planície litorânea é classificada como F. O. D. das Terras Baixas e na encosta F. O. D. Submontana.

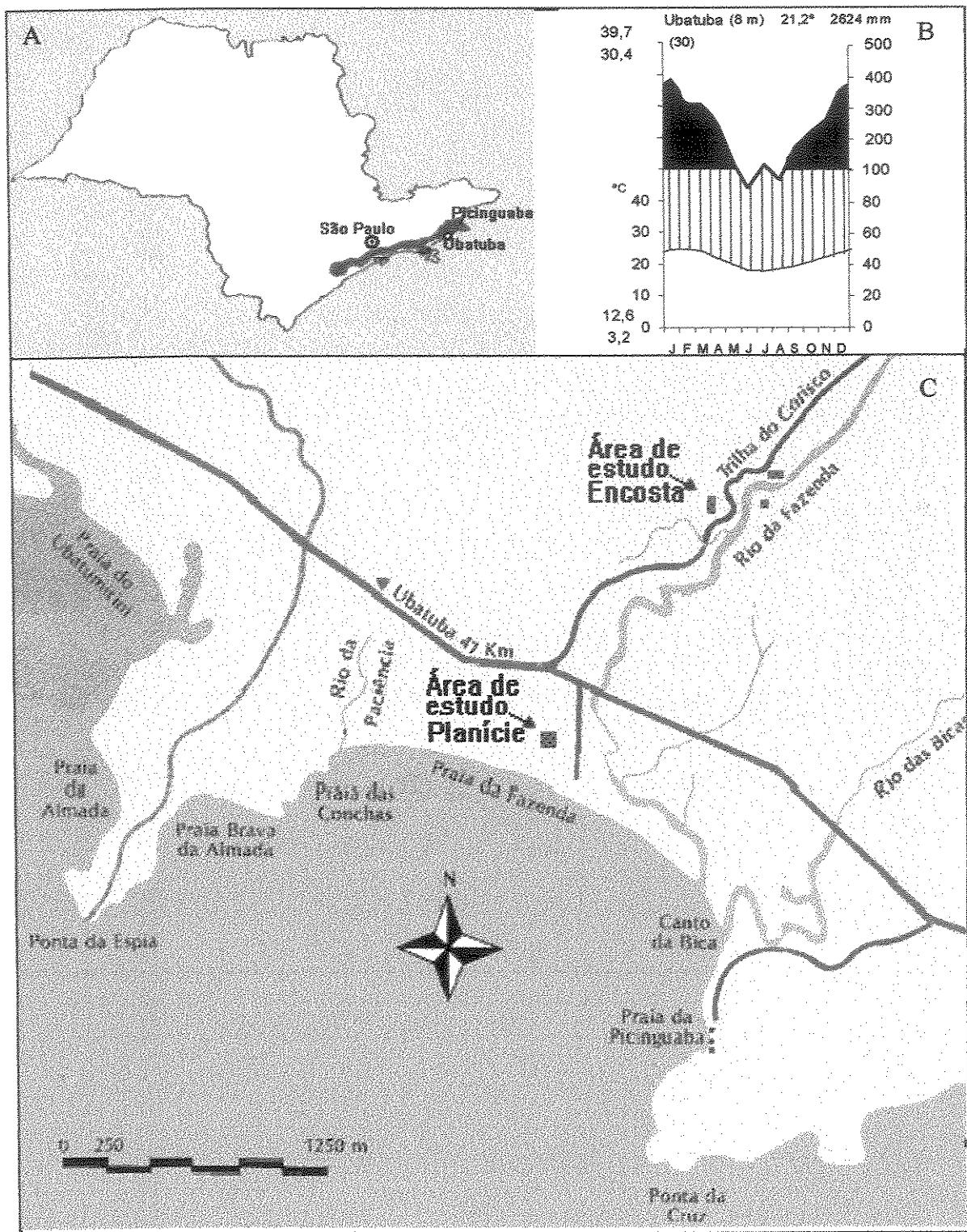


Figura 1. (A) Localização do Núcleo Picinguaba no Parque Estadual da Serra do Mar – SP. (B) Localização da área de estudo na planície e encosta do Núcleo Picinguaba. (C) Diagrama climático (Walter 1986) de Ubatuba, SP para o período de 1961 a 1990.

A planície litorânea compreende um mosaico de diferentes tipos vegetacionais, incluindo dunas, praias, mangues, florestas paludosas e formações florestais sobre cordões litorâneos, que alcançam até as encostas da Serra do Mar (Piccolo 1992). A área amostrada é coberta por vegetação natural típica de cordões regressivos quaternários (Ribeiro *et al.* 1994). O solo apresenta movimentação e exposição sazonal do lençol freático (Cesar & Monteiro 1995), ocasionando condições características de áreas de Restingas (Suguió & Tessler 1984). A fisionomia da vegetação nesta área é caracterizada por árvores de pequeno porte (10 a 15 m) e sub-bosque com alta densidade. As principais famílias são Myrtaceae, Melastomataceae, Clusiaceae e Euphorbiaceae e as principais espécies são *Pera glabrata*, *Gomidesia schaueriana*, *Euterpe edulis*, *Alchornea triplinervia* e *Jacaranda puberula*. (Cesar & Monteiro 1995, Assis 1999, Sanchez 2001),

Na área da encosta, a fisionomia da vegetação é densa, composta por um sub-bosque pouco iluminado, árvores de dossel de grande porte e emergentes. As principais famílias são Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Lauraceae e as principais espécies são *Sloanea guianensis*, *Euterpe edulis*, *Crysophyllum flexuosum* e *Coussarea nodosa* (Sanchez 1994, Sanchez *et al.* 1999).

Segundo a classificação de Koeppen (1948), o clima da região é do tipo Af, que indica clima tropical chuvoso com chuvas o ano todo e, de acordo com Silveira (1964), é quente e úmido, com temperaturas elevadas e altos índices pluviométricos. Os maiores índices pluviométricos ocorrem no verão, durante os meses de dezembro a fevereiro. No inverno, o clima é menos úmido, apresentando menor pluviosidade durante os meses de maio a agosto (Figura 1B).

Na planície litorânea, próximo à Praia da Fazenda ( $23^{\circ}21'07''$  S e  $44^{\circ}51'06''$  W), foi utilizada uma parcela quadrada de 1 ha, subdividida em parcelas  $10 \times 10$  m, instalada por Cesar & Monteiro (1995) (Área I). Embora estes autores tenham delimitado uma área de 1 ha, estudaram apenas 52 parcelas.

Na encosta, distante aproximadamente 3 km em linha reta da Área I (planície), e numa cota de altitude ao redor de 100 metros, foram utilizadas duas áreas: Área II ( $23^{\circ}19'58''$  S e  $44^{\circ}49'56''$  W) - 40 parcelas ( $10 \times 10$  m) instaladas nas margens do Rio da Fazenda por Sanchez (1994); Área III ( $23^{\circ}20'12''$  S e  $44^{\circ}50'06''$  W) - 40 parcelas ( $10 \times 10$  m) instaladas na encosta fora da influência do Rio da Fazenda por Gianotti (dados não publicados). Devido a proximidade dos locais estudados na encosta, os padrões fenológicos foram analisados em conjunto.

#### **PROCEDIMENTO NO CAMPO**

No hectare delimitado na Área I, todas as árvores ( $PAP \geq 15$  cm) foram marcadas com plaquetas de alumínio numeradas e coletados para posterior identificação.

As Áreas II e III foram inventariadas, seguindo o mesmo procedimento adotado na Área I, sendo utilizado o mesmo critério de inclusão ( $PAP \geq 15$  cm).

Foi depositado no Herbário UEC material testemunho para todas as espécies amostradas na planície e encosta.

## SÍNDROMES DE DISPERSÃO E FENOLOGIA DA FRUTIFICAÇÃO

Com base nos critérios morfológicos definidos por Van der Pijl (1982) os diásporos foram classificados em três grandes grupos: anemocóricos (dispersão por vento), zocoócicos (dispersão por animais) e autocóricos (dispersão por gravidade e/ou explosiva). A dispersão secundária não foi considerada.

Neste trabalho foi considerado como frutificação apenas o período em que os frutos apresentavam-se maduros.

A fenologia da frutificação foi monitorada de forma qualitativa em caminhadas mensais pelo Núcleo Picinguaba, e coleta de material botânico durante os estudos sobre os padrões espaciais (Capítulo 2) e dinâmica das espécies (Capítulo 3). As observações foram feitas com uso de binóculos 8 × 35 mm, sendo anotadas todas as espécies arbóreas que apresentaram frutos maduros. Indivíduos frutificando fora das áreas de amostragem, (incluindo locais do Núcleo com altitudes de até 1000 veja Sanchez 2001), também foram considerados. Frutos maduros, recém caídos, encontrados durante as caminhadas pelas trilhas de acesso às áreas de amostragem, foram incluídos para determinação dos períodos de frutificação. Para as espécies que não foram observadas frutificando durante o período do estudo (1991 a 1997), a época de frutificação foi determinada por consulta ao material botânico coletado em Picinguaba e depositado nos herbários UEC e HRCB.

Foi calculada a correlação de Spearman ( $r_s$ ) (Zar 1984) entre o número de espécies observadas frutificando em cada mês e as variáveis climáticas normais (temperatura média e pluviosidade mensais) para o período de 30 anos (1961-1990). Os dados climatológicos foram obtidos no Instituto Agronômico de Campinas (IAC) e coletados na Estação Experimental de Ubatuba a cerca de 20 Km do Núcleo Picinguaba.

Durante as caminhadas nas trilhas de acesso às áreas de amostragem e durante os trabalhos de coleta das plantas, foram feitos registros casuais de animais consumindo frutos, sendo anotada também a altura ocupada por estes animais na estratificação da floresta. Somente quando uma árvore estava repleta de frutos e atraindo numerosos visitantes, foi realizada uma observação por períodos prolongados (método árvore focal Altmann 1974). Os frutos e sementes encontrados em poleiros de alimentação de morcegos foram coletados, identificados e incluídos na síndrome de quiropteroocoria. As informações sobre a utilização dos frutos pelos animais foram confrontadas com a caracterização morfológica dos frutos.

#### **ESTRATIFICAÇÃO DAS COPAS NA FLORESTA**

Para determinar a estratificação da floresta na Área I (planície) e Áreas II e III (encosta) foram construídos histogramas de freqüência de classes de alturas das árvores com intervalos de 1 m seguindo o procedimento adotado por Martins (1991). As observações da fisionomia da vegetação no campo também foram consideradas na delimitação dos estratos.

Para determinar a distribuição vertical das copas das árvores e a composição específica de cada estrato, foram elaborados gráficos onde a distribuição das alturas medianas e respectivas alturas máximas e mínimas, para cada espécie, foram representadas por barras verticais ordenadas de forma decrescente.

Para Área I (planície) foi elaborado um gráfico de superfície, onde as alturas dos indivíduos foram agrupadas em intervalos regulares de 5 metros. Considerando cada intervalo, os pontos de maior freqüência de alturas foram unidos, formando áreas contínuas que indicaram o posicionamento espacial da estratificação da floresta, na área amostrada.

## RESULTADOS

### SÍNDROMES DE DISPERSÃO E FENOLOGIA DA FRUTIFICAÇÃO

Na Área I (planície), foram amostrados 1892 indivíduos pertencentes a 88 espécies e 35 famílias. As famílias com maior riqueza florística foram Myrtaceae e Melastomataceae com 20 e 6 espécies, respectivamente. As famílias mais abundantes foram Myrtaceae, Euphorbiaceae e Arecaceae com 57% dos indivíduos amostrados (Tabela 1).

Nas Áreas II e III (encosta), foram amostrados 1192 indivíduos, pertencentes a 138 espécies e 37 famílias (Tabela 2). As famílias com maior riqueza florística foram Myrtaceae (31 espécies), Rubiaceae (12) e Lauraceae (10). Estas famílias também foram as que apresentaram maior número de indivíduos e, junto com Arecaceae, Sapotaceae, Monimiaceae e Fabaceae, totalizaram 71% dos indivíduos marcados.

Os resultados sobre as caracterizações dos frutos, síndromes de dispersão, possíveis agentes dispersores e fenologia da frutificação para cada espécie estão apresentados na Tabela 1 (Área I) e na Tabela 2 (Áreas II e III).

A proporção de espécies em cada síndrome de dispersão foi semelhante nas duas áreas, com predomínio de espécies zoocóricas (89,8% planície, 84,8% encosta) em relação as anemocóricas (6,8% planície e 8,0% encosta) e autocóricas (2,3% planície e 3,6% encosta) (Figura 2A).

Na planície, entre as espécies classificadas como zoocóricas, 38% foram ornitocóricas, 20,4% mamalocóricas (8,7% quiropterocóricas) e 32,7% apresentaram frutos atrativos para aves e mamíferos. Na encosta, 24,6% foram ornitocóricas, 29,7% mamalocóricas (5,1% quiropterocóricas) e 19,6% apresentaram frutos atrativos para aves e mamíferos.

Tabela 1. Espécies que ocorreram na Área I (planície) com os respectivos números de indivíduos, posicionamento na estratificação, período de frutificação, tipo de fruto (c.i. = carnoso indeiscente, s.d. = seco deiscente, s.i. = seco indeiscente) e síndrome de dispersão (ZOO = zoocoria; ANEMO = anemocoria; AUTO = autocoria).

Família	Espécie	Nº IND	Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto	Cor do diásporo	Dispersão	
							Síndrome	Agente – forma
Annonaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aublet	9	1°, E	jan-fev	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO
Annonaceae	<i>Guatteria gomeziana</i> A.St.-Hil.	100	2°, 1°	nov-dez	Múltiplo	c.i.	Unidade atropúrpura pedúnculo vermelho	ZOO
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana laeta</i> Mart.	1	2°	fev	Folículo	s.d.	Amarelo, semente c/ arilo vermelha	ZOO
Aquifoliaceae	<i>Ilex cf. theezans</i> Mart.	6	2°, 1°		Drupa	c.i.	Vermelho	ZOO
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i> Reisseck	2	1°		Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO
Aquifoliaceae	<i>Ilex integerrima</i> (Vell.) Reisseck	16	2°, 1°		Drupa	c.i.		ZOO
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatum</i> Decne & Planch.	1	E		Baga	c.i.	Arroxeado	ZOO
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (March.) D. Frodin	46	1°, E	out-jan	Drupa	c.i.	Arroxeado	ZOO
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	2	2°	set-out	Drupa	c.i.	Castanho	ZOO
Arecaceae	<i>Bactris setosa</i> Mart.	2	2°		Drupa	c.i.		ZOO
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	250	2°, 1°	mar-set	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	98	1°, E	jun-jul	Cápsula	s.d.	Castanho	ANEMO
Caesalpiniaceae	<i>Sclerolobium denudatum</i> Vogel	1	E	abr-mai	Legume com criptosâmara	s.d.	Palhete	ANEMO
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziouii</i> Snethl.	2	1°	jan-dez	Infrutescência	c.i.	Arroxeado c/ aquêniros castanhos	ZOO
Cecropiaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	3	1°, E	nov-dez	Infrutescência	c.i.	Atropúrpura	ZOO
Celastraceae	<i>Maytenus litoralis</i> Car-Okano	48	2°, 1°	mai-jun	Cápsula	s.d.	Castanho, semente c/ arilo branco	ZOO
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i> Prance	2	2°, 1°		Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric.	2	2°	jan-fev	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	9	E	abr-jun	Drupa	c.i.	Verde amarelado	ZOO
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	6	1°	jan-fev	Cápsula	s.d.	Verde, semente c/ arilo vermelho	ZOO

Continua...

Tabela 1 (continuação)

Família	Espécie	Nº IND	Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor do diásporo	Dispersão	
								Síndrome	Agente – forma
Clusiaceae	<i>Garcinia Gardneriana</i> (Triana & Planch.) Zappi	28	2°, 1°	dez-mar	Baga	c.i.	Verde amareulado	ZOO	Mamífero morcego
Clusiaceae	<i>Kilmeyera petiolaris</i> Mart.	29	1°	jun-jul	Cápsula	s.d.	Palhete	ANEMO	Diásporo planador
Cyatheaceae	<i>Cyathea phalerata</i> Mart. (pteridofita)	1	3°	><		><		><	
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aublet) Benth.	9	1°, E	out-nov	Cápsula	s.d.	Valva Castanho, semente envolvida por arilo laranja	ZOO	Ave
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	1	2°		Cápsula	s.d.	Valva Castanho, semente envolvida por arilo laranja	ZOO	Ave
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	86	1°, E	jan-fev	Cápsula	s.d.	Verde a castanho semente vermelha	ZOO	Ave
Euphorbiaceae	<i>Heronima alchorneoides</i> Fr. Allem.	4	1°	fev-abr	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Euphorbiaceae	<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.	5	2°, 1°	jul	Cápsula	s.d.		AUTO	Deiscência explosiva
Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	256	1°, E	abr-jun	Cápsula	s.d.	Verde a castanho semente preta arilóide vermelho	ZOO	Ave
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	37	2°, 1°	mai-jun	Drupa	c.i.	Verde	ZOO	Mamífero morcego
Fabaceae	<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britt.	1	2°		Legume samaróide	s.i.	Palhete	ANEMO	Diásporo planador
Fabaceae	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	2	1° E	set-nov	Legume	s.d.	Semente preta e laranja	ZOO*	Ave
Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i> (Raddi) Cowan	4	2°	jul-out	Legume	s.d.	Semente preta arilo branco	ZOO	Ave e mamífero
Lacistemaceae	<i>Lacistema pubescens</i> Mart.	15	1°	dez	Cápsula	s.d.		ZOO	Ave
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J. F. Macbr.	8	2°	ago-out	Baga	c.i.	Verde – cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	28	1°, E	jul	Baga	c.i.	Atropúrpura – cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Nectandra psammophila</i> Nees	1	2°		Baga	c.i.	Atropúrpura - cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.1	1	2°		Baga	c.i.	Atropúrpura - cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero

\* mimético

Continua....

Tabela 1. Continuação

Família	Espécie	Nº IND	Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor do diásporo	Dispersão	
								Síndrome	Agente – forma
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> Juss.	6	2°		Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	
Melastomataceae	<i>Miconia cinnamomifolia</i> (Mart. ex DC.) Naudin	1	E	jan-fev	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Melastomataceae	<i>Miconia dodecandra</i> (Desr.) Cogn.	3	2°	mai-set	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Melastomataceae	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	7	2°	dez-jan	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Melastomataceae	<i>Miconia rigidiuscula</i> Cogn.	23	1°	mai-set	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Melastomataceae	<i>Miconia rubiginosa</i> DC.	1	1°		Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Melastomataceae	<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	1	2°	maio-set	Cápsula	s.d.		ANEMO	Sementes pequenas
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl.	67	2°	abr-jul	Cápsula	s.d.	Vermelho	ZOO	Ave
Mimosaceae	<i>Abarema lusoria</i> (Vell.) Barneby & Grimes	4	2°	nov-dez	Legume	s.d.	Semente preta e Branca	ZOO*	Ave
Mimosaceae	<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & Grimes	1	E	ago-nov	Legume	s.d.	Castanho	AUTO	
Mimosaceae	<i>Inga edulis</i> Mart.	2	1°,E	nov-dez	Legume	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero
Mimosaceae	<i>Inga subnuda</i> Salzm.	27	1°,E	jan	Legume	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero
Moraceae	<i>Ficus insipida</i> Willd.	1	1°		Infrutescência		Verde arroxeados aquênia castanho	ZOO	Mamífero
Sicônia									
Moraceae	<i>Sorocea jureiana</i> Romaniuc-Neto	2	2°	dez-jan	Infrutescência	c.i.	Roxa	ZOO	Ave e mamífero
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	1	2°	ago-nov	Cápsula	s.d.	Castanho, arilo vermelho	ZOO	Ave e mamífero
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.	9	2°,1°	set-dez	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave e mamífero
Myrsinaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	39	2°,1°	out-dez	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Calyptranthes concina</i> DC.	14	1°		Baga	c.i.	Amarelo a vinho	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. Ex DC.	1	2°		Baga	c.i.	Amarelo	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Klaersk.	1	2°	set-out	Baga	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Eugenias									
Myrtaceae	<i>Eugenia aff. Monosperma</i> Vell.	1	2°	jan	Baga	c.i.		ZOO	Mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	10	1°,E	dez-jan	Baga	c.i.	Amarelo a vinho	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia cf. handroana</i> D.Legrand	5	2°		Baga	c.i.	Vinho	ZOO	
Myrtaceae	<i>Eugenia neolanceolata</i> M.Sobral	1	2°		Baga	c.i.		ZOO	Mamífero morcego
Myrtaceae	<i>Eugenia riedeliana</i> O. Berg	36	2°,1°	jan-abr	Baga	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	9	1°	mar-mai	Baga	c.i.	Amarelo	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	16	1°,E		Baga	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Gomidesia schaueriana</i> O. Berg	97	1°,E	mai-jun	Baga	c.i.	Amarelo a vinho	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Marlierea obscura</i> O. Berg	3	2°	jul-ago	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave e mamífero

\* mimético

Continua....

Tabela 1. Continuação

Família	Espécie	Nº IND	Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor do diásporo	Dispersão	
								Síndrome	Agente – forma
Myrtaceae	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	32	2°	out-dez	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Myrtaceae	<i>Myrcia acuminatissima</i> (O. Berg) Kjaersk.	134	1°	jun-jul	Baga	c.i.	Vinho	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Myrcia fallax</i> (Richard) DC.	8	1°	out-nov	Baga	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Myrcia insularis</i> Gardner	1	2°		Baga	c.i.		ZOO	
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> (Lamarck) DC.	83	2°, 1°	jan-fev	Baga	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	1	2°		Baga	c.i.	Verde	ZOO	Mamífero morcego
Myrtaceae	<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	10	2°, 1°	out-jan	Baga	c.i.	Amarelado	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	6	1°, E	out	Baga	c.i.	Preto	ZOO	Ave e mamífero
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	29	2°, 1°	mar-abr	Drupa	c.i.	Vinho	ZOO	Ave
Polygonaceae	<i>Coccoloba glaziovii</i> Lind.	8	2°		Drupa	c.i.		ZOO	
Proteaceae	<i>Euplassa cantareirae</i> Sleumer	32	1°, E	ago-set	Drupa	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	3	1°		Cápsula	s.d.	Castanho claro	ANEMO	Diásporo planador
Rosaceae	<i>Prunus brasiliensis</i> (Cham & Schltd.) D. Dietrich	2	2°, 1°	jun-set	Drupa	c.i.	Vinho – atropúrpura	ZOO	
Rubiaceae	<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	8	1°, E		Baga	c.i.	Vinho	ZOO	Ave
Rubiaceae	<i>Faramea cf. latifolia</i> (Cham. & Schltd.) DC.	12	2°, 1°	Ago-set	Baga	c.i.	Roxo	ZOO	Ave
Rubiaceae	<i>Genipa infundibuliformis</i> Zappi & Semir	4	1°, E	out-dez	Baga	c.i.	Castanho ferrugíneo	ZOO	Mamífero
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i> sp.	1	1°		Cápsula	s.d.		ZOO	Ave
Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i> Cambess.	2	1°, E	nov	Cápsula	s.d.	Semente preta arilo amarelo	ZOO	Ave
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	3	1°	nov - dez	Cápsula	s.d.	Semente preta arilo branco	ZOO	Ave
Theophrastaceae	<i>Clavija lancifolia</i> Desf.	1	2°		Baga	c.i.	Vermelho	ZOO	
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i> Bert. ex Spreng	1	2°		Drupa	c.i.		ZOO	

Tabela 2. Espécies que ocorreram nas Áreas II e III (encosta) com os respectivos números de indivíduos, posicionamento na estratificação, período de frutificação, tipo de fruto (c.i. = carnoso indeiscente, s.d. = seco deiscente, s.i. = seco indeiscente) e síndrome de dispersão (ZOO = zoocoria; ANEMO = anemocoria; AUTO = autocoria).

Família	Espécie	Nº IND		Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor	Dispersão	
		Área II	III			Múltiplo	c.i.		Síndrome	Agente – forma
Annonaceae	<i>Guatteria gomeziana</i> A.St.-Hil.	3	1	2º, 1º	nov-dez	Múltiplo	c.i.	Unidade atropúrpura pedúnculo vermelho	ZOO	Ave
Annonaceae	<i>Rollinia sericea</i> (R. E. Fries) R. E. Fries	3		3º, 2º	abr-mai	Múltiplo	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatum</i> Decne & Planch.		1	1º	-	Baga	c.i.	Arroxead	ZOO	Ave
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (March.) D. Frodin	2	9	2º, 1º	nov-jan	Drupa	c.i.	Arroxead	ZOO	Ave
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	4	1	3º	set-out	Drupa	c.i.	Castanho	ZOO	Mamífero
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	96	71	3º, 2º	mai-set	Drupa	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave e mamífero
Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman	25	8	1º, E	jul-out	Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Bombacaceae	<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell. Emend. & K.Schum.) A.Robyns	4	15	1º, E	set-out	Cápsula	s.d.	Paina ferrugínea semente preta	ANEMO	Diásporo – flutuante
Bombacaceae	<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir.	3		3º	mai-jun	Baga	c.i.	Laranja	ZOO	Mamífero
Boraginaceae	<i>Cordia silvestris</i> Fresen	7		2º	ago-set	Drupa	c.i.	Vermelho	ZOO	Ave e mamífero
Boraginaceae	<i>Cordia taguahyensis</i> Vell.	8	2	3º	abr	Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	Ave e mamífero
Caesalpiniaceae	<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne		1	1º		Legume	s.d.	Semente preta arilo laranja	ZOO	Ave e mamífero
Caesalpiniaceae	<i>Sclerolobium denudatum</i> Vogel	6		2º, 1º	abr-mai	Legume com criptosâmara	s.d.	Palhete	ANEMO	Diásporo planador
Caesalpiniaceae	<i>Tachigali multijuga</i> Benth.	1	2	1º	jun-jul	Legume com criptosâmara	s.d.	Palhete	ANEMO	Diásporo planador
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziouii</i> Snethl.	2		3º	jan-dez	Infrutescênci a	c.i.	Arroxead c/ aquêniós castanhos	ZOO	Mamífero morcego
Cecropiaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	4	1	1º	nov-dez	Infrutescênci a	c.i.	Atrupúrpura	ZOO	Mamífero morcego
Cecropiaceae	<i>Pourouma guianensis</i> Aublet	3	2	1º, 2º	fev	Drupa	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i> Prance	6		3º, 2º		Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero Continua...

Tabela 2. Continuação

Família	Espécie	Nº IND		Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor	Dispersão	
		Área	II			c.i.	s.d.		Síndrome	Agente – forma
			III							
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric.	2	5	2°, 1°	jan-fev	Drupa	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Triana & Planch.) Zappi	7	7	2°, 1°	dez-mar	Baga	c.i.	Verde amarelado	ZOO	Mamífero morcego
Combretaceae	<i>Buchenavia kleinii</i> Exell	2		E		Drupa	c.i.		ZOO	Mamífero
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	1		1°	jun-ago	Cápsula	s.d.	Castanho	ANEMO	Diásporo autogiro
Cyatheaceae	<i>Alsophila sternbergii</i> (Sternb.) Conant.	23	6	3°, 2°	><		><		><	
Cyatheaceae	<i>Cyathea leucofolis</i> Domin	2		3°	><		><		><	
Cyatheaceae	<i>Cyathea phalerata</i> Mart.	3		3°	><		><		><	
Dichapetalaceae	<i>Stephanopodium estrellense</i> Baillon		1	2°	maio	Drupa	c.i.		ZOO	Mamífero
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aublet) Benth.	26	2	1°, E	out-nov	Cápsula	s.d.	Castanha, arilo laranja	ZOO	Ave e mamífero
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	3		1°	jan-fev	Cápsula	s.d.	Verde a castanho semente vermelha	ZOO	Ave
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i> (Juss.) Baillon		5	2°			?	?	?	
Euphorbiaceae	<i>Heronima alchorneoides</i> Fr. Allem.	5	4	1°, E	fev-abr	Drupa	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave
Euphorbiaceae	<i>Mabea brasiliensis</i> Müll. Arg.	4	5	2°, 1°	set-nov	Cápsula	s.d.		AUTO	
Euphorbiaceae	<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.	3	8	3°, 2°		Cápsula	s.d.		AUTO	
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	4	1	3°, 2°	mai-jun	Drupa	c.i.	Verde	ZOO	Mamífero morcego
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	3	1	3°		Legume	c.i.		ZOO	Mamífero
Fabaceae	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) H. C. Lima	1		E	jun-ago	Legume	s.i.	Palhete	ANEMO	Planador
Fabaceae	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	2		1°	set-nov	Legume	s.d.	Semente preta e laranja	ZOO*	Ave
Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	3	3	E	mai-ago	Legume	s.i.		ANEMO	Planador
Fabaceae	<i>Swartzia flaemingii</i> Raddi	1	1	2°	set	Legume	s.d.	Semente castanha arilo amarelo	ZOO	Ave e mamífero
Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i> (Raddi) Cowan	23	4	1°	jul-out	Legume	s.d.	Semente preta arilo branco	ZOO	Ave e mamífero
Fabaceae	<i>Zollernia illicifolia</i> Vog.	5	6	1°, E	dez	Drupa	c.i.	Verde	ZOO	Mamífero
Hippocrateaceae	<i>Salacia elliptica</i> G. Don	1		3°		Baga	c.i.	Verde amarelado	ZOO	Mamífero
Hippocrateaceae	<i>Salacia grandifolia</i> (Mart.) Peyr.		3	3°		Baga	c.i.	Verde amarelado	ZOO	Mamífero

Continua....

Tabela 2. Continuação.

Família	Espécie	Nº IND		Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor	Dispersão	
		Área II	III						Síndrome	Agente – forma
Hippocrateaceae	<i>Salacia mosenii</i> A.C. Smith	5	1	1°, 2°	out-nov	Baga	c.i.	Verde amarelado	ZOO	Mamífero
Icacinaceae	<i>Citronella megaphylla</i> (Miers) Howard	6	1	3°	dez	Drupa	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Aniba firmula</i> (Nees & Mart.) Mez	2		3°	nov	Baga	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez		1	E		Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Lauraceae	<i>Cryptocarya moschata</i> Nees & Mart.	4	1	E	abr-jun	Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Lauraceae	<i>Cryptocarya saligna</i> Mez	4	2	1°, E	jul-out	Drupa	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero-morcego
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J. F. Macbr.	2		2°	ago-out	Baga	c.i.	Verde – cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Licaria armeniaca</i> (Nees) Kosterm.	1		3°	set	Baga	c.i.	Artropúrpura – cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	1		3°		Baga	c.i.	Artropúrpura cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Ocotea brachybotra</i> (Meisner) Mez	1		1°		Baga	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	2	8	2°, 1°	set	Baga	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave e mamífero
Lauraceae	<i>Ocotea elegans</i> Mez	1		3°		Baga	c.i.	Artropúrpura – cúpula vermelha	ZOO	Ave e mamífero
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	1		1°	mai-ago	Pixídio	s.d.		ANEMO	Diásporo autogiro
Melastomataceae	<i>Henrietella glabra</i> (Vell.) Cogn.	1		3°	mai-jun	Baga	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave e mamífero
Melastomataceae	<i>Miconia picinguabensis</i> R. Goldenberg & A.B. Martins	1		3°	fev-mar	Baga	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave
Melastomataceae	<i>Miconia rigidiuscula</i> Cogn.	1		3°	Mai-set	Baga	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl.	2	2	3°		Cápsula	s.d.	Castanho, arilo vermelho	ZOO	Ave
Meliaceae	<i>Guarea</i> sp.	1		3°		Cápsula	s.d.	Castanho, arilo vermelho	ZOO	Ave
Meliaceae	<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.		4	3°	jan	Cápsula	s.d.	Palhete, arilo vermelho	ZOO	Ave
Memecylaceae	<i>Mouriri chamissoana</i> Cogn.	1		3°	Fev-mar	Baga	c.i.	Laranja	ZOO	Mamífero
Mimosaceae	<i>Inga capitata</i> Desv.		2	3°		Legume	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero
Mimosaceae	<i>Inga edulis</i> Mart.	1	1	3°, 2°	Nov-dez	Legume	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero

Continua...

Tabela 2. Continuação

Família	Espécie	Nº IND Área II III		Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor	Dispersão	
									Síndrome	Agente – forma
Mimosaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	1		3°, 2°	Mar	Legume	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero
Mimosaceae	<i>Inga striata</i> Benth.	3	1	1°	Nov-dez	Legume	c.i.	Castanho esverdeado	ZOO	Mamífero
Mimosaceae	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i> (Benth.) O.P.Lewis & M.P.Lima		1	E		Legume	s.d.	Castanho	ANEMO	Diásporo planador
Monimiaceae	<i>Mollinedia aff. corcovadensis</i> Perkins	1	1	3°	Dez	Múltiplo	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Monimiaceae	<i>Mollinedia gilgiana</i> Perkins	2		3°		Múltiplo	c.i.		ZOO	Ave
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	15	36	3°	Abr-mai	Múltiplo	c.i.	Atropúrpura	ZOO	Ave
Monimiaceae	<i>Mollinedia triflora</i> (Spreng.) Tul.	1		3°		Múltiplo	c.i.		ZOO	Ave
Monimiaceae	<i>Mollinedia uleana</i> Perkins	1	5	1°		Múltiplo	c.i.		ZOO	Ave
Moraceae	<i>Brosimum guianensis</i> (Aubl.) Huber		1	2°		Infrutescência	c.i.	Infrutescência	ZOO	Ave
Moraceae	<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & Bouche ex Kunth		1	1°		Infrutescência	c.i.	Amarelo avermeha	ZOO	Mamífero morcego
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) Burg.	2		3°, 2°		Infrutescência	c.i.	Vinho arroxeado aquênia castanho	ZOO	Ave e mamífero
Moraceae	<i>Sorocea jureiana</i> Romanuc-Neto	5	1	3°, 2°	Dez-jan	Infrutescência	c.i.	Ivinho roxa	ZOO	Ave e mamífero
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	5	7	1°	Ago-nov	Cápsula	s.d.	Castanho, arilo vermelho	ZOO	Ave e mamífero
Myrsinaceae	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mendaçolli & Bernacci) Pipoly	1		1°		Drupa	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave
Myrsinaceae	<i>Stylogyne laevigata</i> (Mart.) Mez	4	1	3°	Mar	Drupa	c.i.	Artropúrpura	ZOO	Ave
Myrtaceae	<i>Calycorectes australis</i> D. Legrand	3	3	3°, 2°	Jan-fev	Baga	c.i.	Laranja	ZOO	Mamífero
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. Ex DC.	4	6	1°, E	Set-out	Baga	c.i.	Vermelho	ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Calyptranthes rufa</i> O. Berg	1		3°	Dez	Baga	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Calyptranthes strigipes</i> O. Berg	2	5	2°, 1°		Baga	c.i.		ZOO	Ave e mamífero
Myrtaceae	<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiersk.	3	1	1°	Set-out	Baga	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia aff. monosperma</i> Vell.	8		2°, 1°	Jan	Baga	c.i.		ZOO	Mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	2	3	2°		Baga	c.i.		ZOO	Mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia cf. plicata</i> Nied.	6	2	3°	Jan	Baga	c.i.	Amarelo	ZOO	Mamífero
Myrtaceae	<i>Eugenia lanceolata</i> O. Berg	16	13	2°, 1°	Ago-set	Baga	c.i.	Amarelo a vermelho	ZOO	Mamíferomorcego
Myrtaceae	<i>Eugenia mosenii</i> O. Berg	11	4	2°, 1°		Baga	c.i.	Roxo	ZOO	Ave e mamífero

Continua...

Tabela 2. Continuação.

Tabela 2. Continuação

Família	Espécie	Nº IND		Estrato	Período frutificação	Tipo de Fruto		Cor	Dispersão	
		Área	II						Síndrome	Agente – forma
Rubiaceae	<i>Alibertia myrciifolia</i> K. Schum.		1	3°		Baga	c.i.	Artropúrpura	ZOO	
Rubiaceae	<i>Alseis floribunda</i> Schott	1		3°		Cápsula	s.d.		ANEMO	Sementes aladas
Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.	6	36	2°, 3°	Nov-jan	Cápsula	s.d.		AUTO	Sementes fí aladas
Rubiaceae	<i>Bathysa meridionalis</i> L. B. Sm. & Downs		1	3°	Fev-abr	Cápsula	s.d.		AUTO	Sementes fí aladas
Rubiaceae	<i>Coussarea nodosa</i> (Benth.) Müll. Arg.	39	11	3°, 2°	Ago-set	Baga	c.i.	Branco	ZOO	Mamífero
Rubiaceae	<i>Coussarea porophylla</i> (Vell.) Müll. Arg.	9	39	3°	Jul-ago	Baga	c.i.	Branco	ZOO	Mamífero
Rubiaceae	<i>Faramea cf. latifolia</i> (Cham. & Schltd.) DC.		1	3°	Ago-set	Baga	c.i.	Roxo	ZOO	Ave
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	1	12	3°	Jan-fev	Baga	c.i.	Azul a roxo	ZOO	Ave
Rubiaceae	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltd.) Wawra		1	3°		Drupa	c.i.	Amarelo e roxo	ZOO	Ave
Rubiaceae	<i>Rubiaceae</i> sp.		1	3°					?	
Rubiaceae	<i>Rudgea vellerea</i> Müell.-Arg.	7	1	3°	Mar-abr	Drupa	c.i.	Vermelho	ZOO	Ave
Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i> Klotzsch	14	8	2°, 1°	Maio-jun	Cápsula	s.d.		AUTO	Sementes fí aladas
Sapindaceae	<i>Allophylus membranifolius</i> Radlk.	1		3°	Ago-set, dez	Baga	c.i.	Vermelha	ZOO	Ave
Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i> Cambess.		1	6	1° nov	Cápsula	s.d.	Semente preta arilo amarelo	ZOO	Ave
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.		1	3°	Nov - dez	Cápsula	s.d.	Semente preta arilo branco	ZOO	Ave
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aublet		2	3°	dez	Cápsula	s.d.		ZOO	Ave
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.	37	11	3°, 2°	Nov-fev	Baga	c.i.	Vinho	ZOO	Mamífero
Sapotaceae	<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	2	5	1°		Baga	c.i.		ZOO	
Sapotaceae	<i>Micropholis compta</i> Pierre		1	2°		Baga	c.i.		ZOO	Mamífero
Sapotaceae	<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart. & Eichler) Pierre		1	E		Baga	c.i.	Castanho	ZOO	Mamífero
Sapotaceae	<i>Pouteria psammophila</i> (Mart.) Radlk.	8	1	1°, 2°	dez-fev	Baga	c.i.		ZOO	Mamífero
Sapotaceae	<i>Sapotaceae</i> sp.		1	1	3°	Baga	c.i.		ZOO	

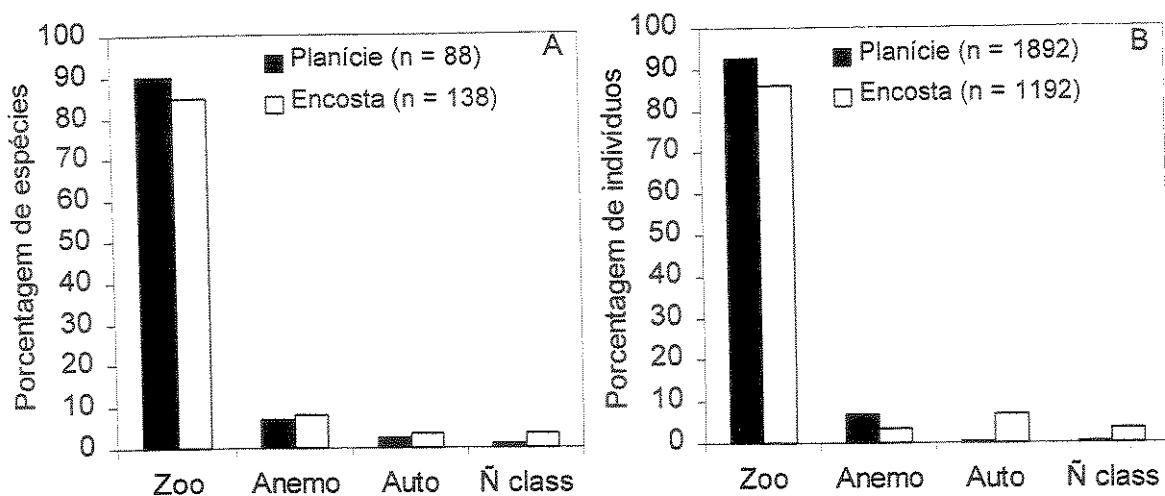


Figura 2. Proporção de espécies (A) e indivíduos (B) por síndrome de dispersão para as áreas da planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP

Na planície, em relação à zoocoria, as famílias com maior número de espécies com frutos carnosos foram Myrtaceae (20), Melastomataceae (5), Lauraceae (4), Aquifoliaceae, Arecaceae e Rubiaceae (3 espécies cada) e com frutos secos deiscentes foram Elaeocarpaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, e Sapindaceae (2 espécies cada). As principais famílias com diásporos anemocóricos foram Bignoniaceae, Caesalpiniaceae, Clusiaceae, Melastomataceae e Proteaceae (1 espécie cada). Apenas duas famílias apresentaram frutos autocóricos: Euphorbiaceae e Mimosaceae (1 espécie cada).

Na encosta, em relação à zoocoria, as famílias com maior número de espécies com frutos carnosos foram Myrtaceae (31), Lauraceae (10), Rubiaceae (7), Sapotaceae (6) e Monimiaceae (5) e com frutos secos deiscentes foram Fabaceae, Meliaceae e Sapindaceae (3 espécies cada). Com diásporos anemocóricos foram Caesalpiniaceae e Fabaceae (2 espécies cada) e com frutos autocóricos Euphorbiaceae (2) e Rubiaceae (3).

Com relação à proporção de indivíduos, houve predomínio de zoocoria tanto na planície (92,6%) como na encosta (86%) (Figura 2B). Na planície, houve maior proporção de indivíduos anemocóricos (7%) do que na encosta (3,5%) representados principalmente

por *Jacaranda puberula* e *Kielmeyera petiolaris*. Por outro lado, na encosta, houve maior proporção de indivíduos autocóricos (7,1%) do que na planície (0,3%) (Figura 2B) representados principalmente por *Bathysa mendoncae* e *Rustia formosa*.

Das 88 espécies amostradas na planície e 138 espécies encontradas na encosta, foram obtidas informações sobre o período de frutificação (frutos maduros) para 61 espécies na Área I (Tabela 1) e 87 espécies na encosta (Tabela 2).

O padrão de frutificação total foi diferente entre as duas áreas amostradas em Picinguaba (Figura 3). Na Área I (planície), o número de espécies frutificando manteve-se aproximadamente constante ao longo do ano, e somente no mês de maio ocorreu um pequeno aumento na frutificação. Nas Áreas II e III (encosta), as maiores proporções de espécies frutificando ocorreram no final da estação com menor precipitação pluviométrica (agosto) e nos meses de setembro a novembro durante o período superúmido.

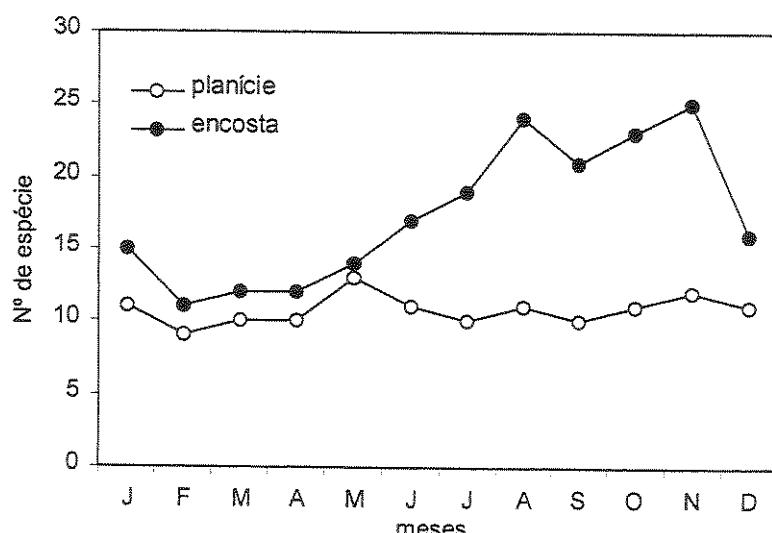


Figura 3. Padrão de frutificação (frutos maduros) das espécies arbóreas para as quais foram obtidas informações fenológicas (61 espécies na planície litorânea e 87 espécies na encosta) em Picinguaba, Ubatuba, SP, durante o período estudado.

Ao longo do ano, nas duas comunidades estudadas, o ritmo de frutificação de espécies anemocóricas e zoocóricas foi diferente (Figura 4). As espécies anemocóricas apresentaram pico de frutificação nos meses de menor pluviosidade (mai-ago) e não apresentaram frutos maduros nos meses mais chuvosos (nov-fev Figura 1B). As espécies zoocóricas frutificaram continuamente durante todo ano. Ao contrário do apresentado pelas espécies anemocóricas, nos meses mais úmidos, ocorreu um aumento no número de espécies zoocóricas com frutos maduros, principalmente nas áreas da encosta.

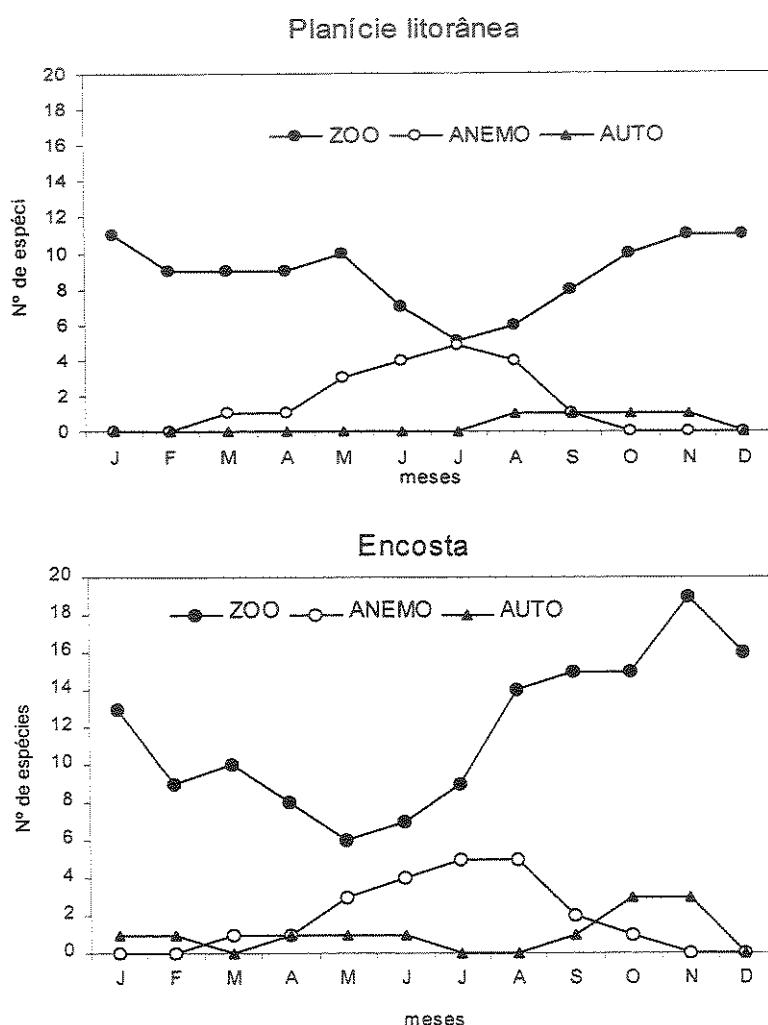


Figura 4. Número de espécies arbóreas em frutificação (frutos maduros), de acordo com suas síndromes de dispersão nas áreas amostradas na planície ( $n=61$ ) e encosta ( $n=87$ ) em Picinguaba, Ubatuba, SP, durante o período estudado.

O padrão de frutificação das espécies anemocóricas apresentou uma correlação negativa significativa com a pluviosidade tanto na planície ( $r_s = -0,89 - p < 0,01$ ) como na encosta ( $r_s = -0,87 p < 0,01$ ). O mesmo foi observado para correlação com a temperatura na planície ( $r_s = -0,91 p < 0,01$ ) e na encosta ( $r_s = -0,85 p < 0,01$ ). O padrão de frutificação das espécies zoocóricas apresentou fraca correlação com a pluviosidade na planície ( $r_s = 0,41 - p = 0,09$ ) e na encosta ( $r_s = 0,38 - p = 0,10$ ). Em relação à temperatura média a correlação foi positiva e significativa na planície ( $r_s = 0,64 p = 0,006$ ) e não significativa na encosta ( $r_s = 0,23 p = 0,23$ ).

As espécies autocóricas, na planície e na encosta, não frutificaram em número suficiente para se identificar qualquer padrão (Figura 4).

#### **ESTRATIFICAÇÃO DA VEGETAÇÃO: COMPOSIÇÃO E SÍNDROMES DE DISPERSÃO**

Para a Área I, o número de estratos foi estabelecido de acordo com a Figura 5, na qual é possível visualizar duas curvas de distribuição de freqüência de classes de altura. A primeira curva, de 2,5 m a 12,5 m, definiu a altura média do 2º estrato ao redor de 8,5 m. A segunda, de 12,5 m a 17,5 m definiu a altura média do 1º estrato ao redor de 15,5 m. Árvores acima de 17,5 m foram consideradas emergentes. Nos limites entre as duas curvas de distribuições, ocorreu um aumento no número de indivíduos devido a sobreposição dos indivíduos mais altos do 2º estrato com os mais baixos do 1º, e deste com as árvores emergentes.

Na estratificação da floresta na Área I, espécies com a altura mediana superior a 17,5 m foram consideradas emergentes (E). Espécies compreendidas entre 12,5 e 17,5 m foram consideradas do 1º estrato e as menores do 2º estrato (Figura 6A). Espécies que ocorreram predominantemente em um determinado estrato, mas que apresentaram

indivíduos no estrato imediatamente superior foram consideradas presentes nos dois estratos (Tabela 1).

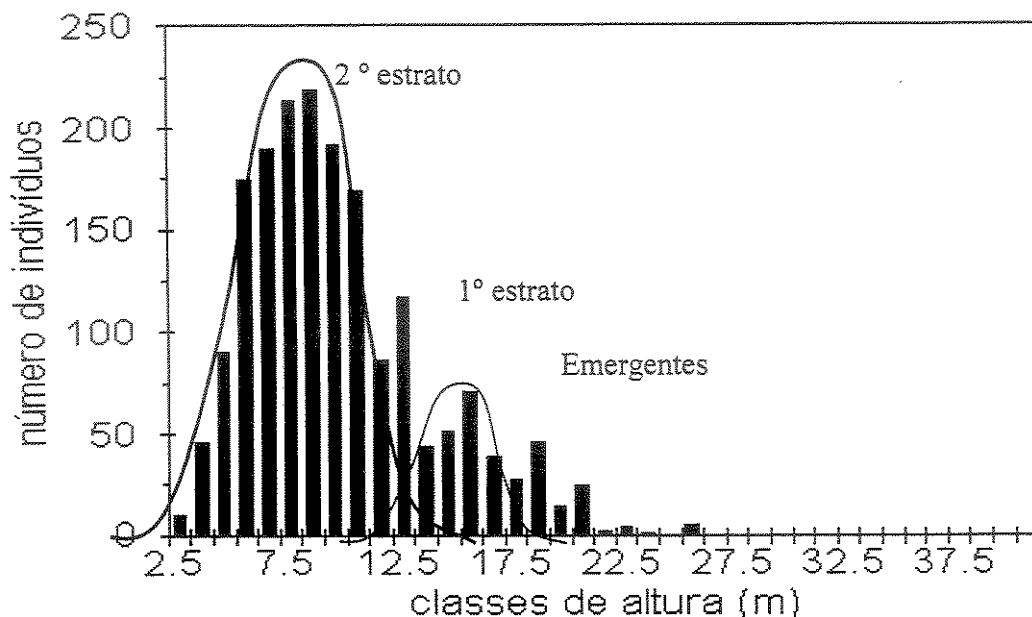


Figura 5. Distribuição de freqüências em classes de altura das árvores amostradas na Área I (planície) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Na Área I, cerca de 5% dos indivíduos amostrados foram considerados emergentes e foram representados por 23 espécies (26,1%) (Tabela 1). Entre estes indivíduos, destacaram-se as espécies *Oreopanax capitatum*, *Sclerolobium denudatum*, *Calophyllum brasiliense*, *Miconia cinnamomifolia* e *Balizia pedicellaris*, a quais ocorreram exclusivamente acima do 1º estrato. Além destas espécies, destacaram-se *Alchornea triplinervia*, *Pera glabrata*, *Gomidesia schaueriana* e *Nectandra oppositifolia*, as quais apresentaram muitos indivíduos entre as árvores emergentes.

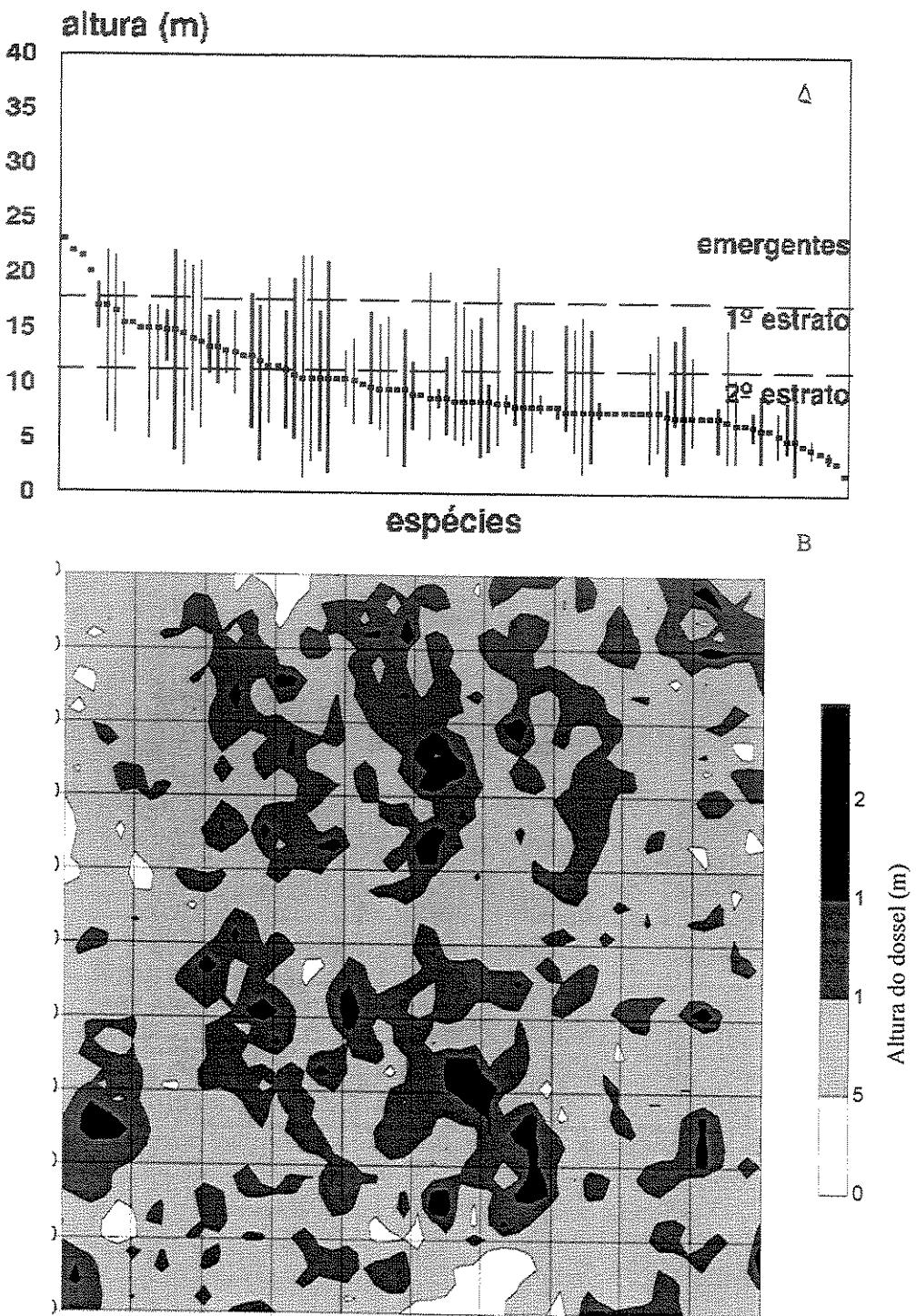


Figura 6. (A) Distribuição das espécies em cada estrato da vegetação amostrada na Área I (planície). Cada barra representa a altura mediana de cada espécie e respectiva altura máxima e mínima. (B) Disposição espacial da estratificação na Área I (planície) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

O 1º estrato foi descontínuo e pouco denso com as copas sobrepondo-se em diferentes níveis (Figura 6B). Este estrato foi representado por 27% dos indivíduos e 59% das espécies. Além das espécies emergentes citadas acima, muitas espécies da família Myrtaceae como *Calyptranthes concina*, *Eugenia speciosa*, *Myrcia acuminatissima* e *Myrcia fallax* ocorreram predominantemente neste estrato (Tabela 1). Aproximadamente 68% das árvores pertenceram à classe de altura entre 5,5 e 10,5 m formando o 2º estrato, muito denso e contínuo. As espécies *Guatteria gomeziana*, *Euterpe edulis*, *Guarea macrophylla* e *Myrcia acuminatissima* foram as espécies com maior número de indivíduos presentes neste estrato. Aproximadamente 9% dos indivíduos amostrados (175 árvores) ocorreram com menos de 5 m de altura, estando representados principalmente pelas espécies *Guarea macrophylla* e jovens de *Euterpe edulis* e *Guatteria gomeziana*.

Nas Áreas II e III (encosta), a vegetação apresentou uma estrutura vertical com maiores alturas em relação à área da planície litorânea, com árvores atingindo até 40 m de altura (Figura 7).

Na Figura 7 é possível visualizar duas curvas de distribuição de freqüência em classes de alturas. A primeira atinge cerca de 12,5 m com a moda em 7,5 m, que foi considerada a altura média do 3º estrato. A segunda curva, que definiu o 2º estrato, de 12,5 a 17,5 m, apresentou moda ao redor de 15 m. Não foi possível definir os limites do 1º estrato com base na Figura 7, contudo, no campo, foi possível observar a ocorrência deste estrato, que apresentou-se pouco denso e com altura entre 17 e 25 m. Árvores com mais de 25 m foram consideradas emergentes.

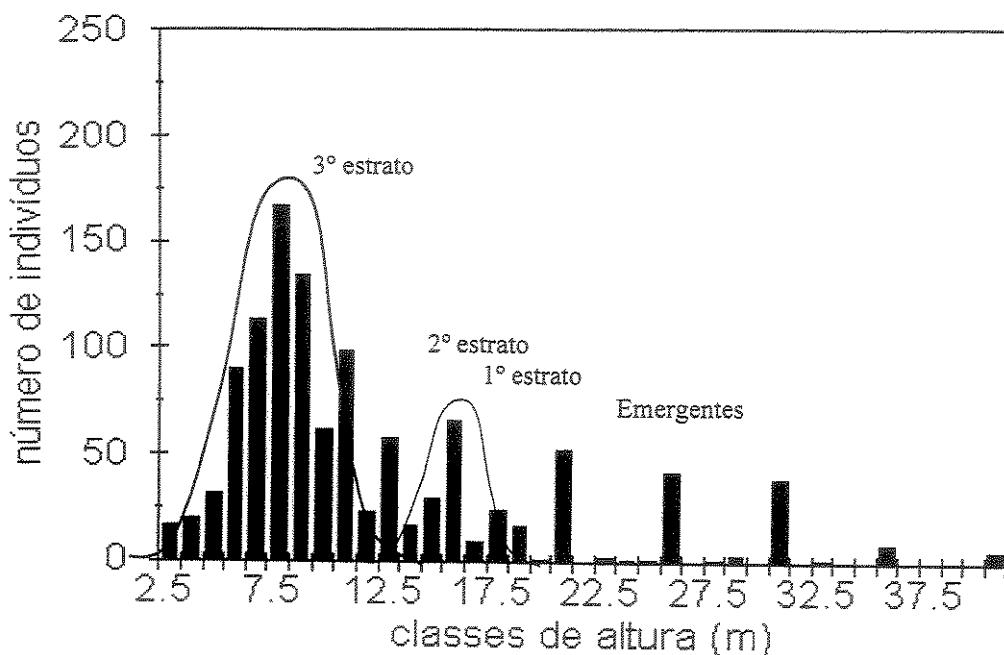


Figura 7. Distribuição de freqüências em classes de alturas das árvores amostradas nas Áreas II e III (encosta) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Na encosta, as alturas medianas dos indivíduos de cada espécie indicaram a composição de cada estrato (Figura 8). Cerca de 3,9% dos indivíduos foram considerados emergentes e foram representados por 17 espécies (12,3%) (Tabela 2). Destacaram-se exclusivamente como árvores emergentes *Buchenavia kleimii*, *Lonchocarpus cultratus*, *Pterocarpus rohrii*, *Cryptocarya moschata*, *Pseudopiptadenia warmingii*, *Roupala brasiliensis* e *Micropholis crassipedicellata*. Além destas espécies, destacaram-se *Syagrus pseudococos*, *Eriotheca pentaphylla* e *Sloanea guianensis*, que apresentaram muitos indivíduos entre as emergentes (Tabela 2).

O 1º estrato foi pouco denso, descontínuo e representado por cerca de 8% dos indivíduos e 37,7% das espécies (Tabela 2). Além de indivíduos menores das espécies emergentes, destacaram-se: *Virola bicuhyba*, *Mollinedia uleana*, *Ecclinusa ramiflora*, *Schefflera angustissima* e *Alchornea triplinervia*.

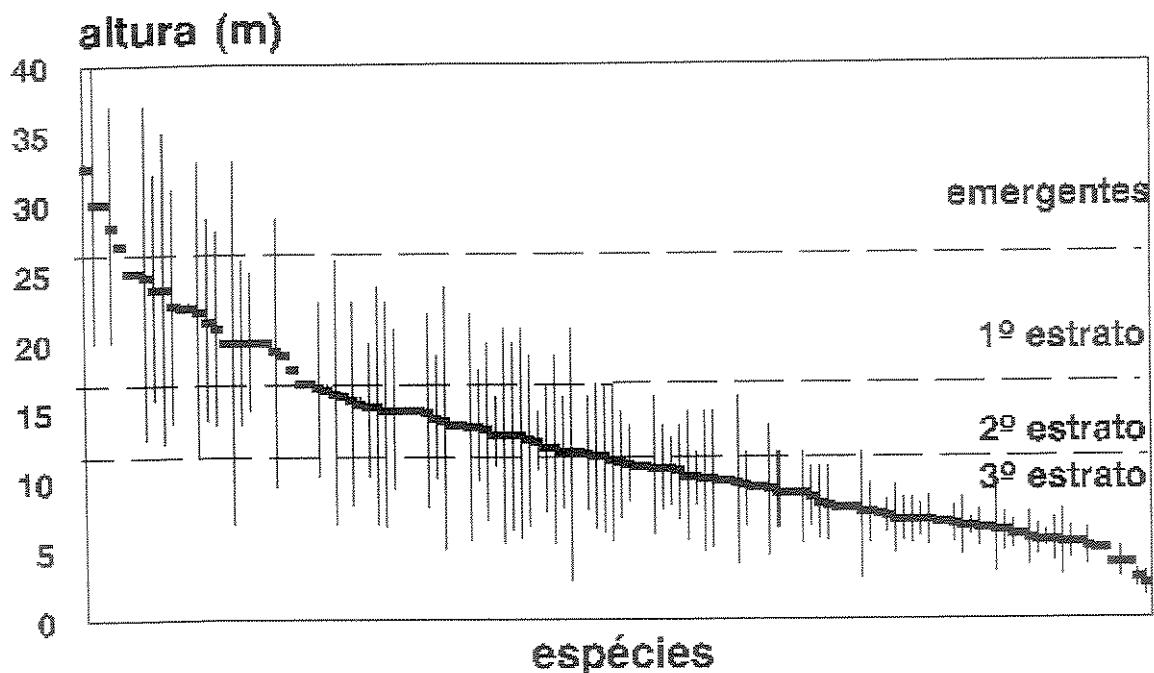


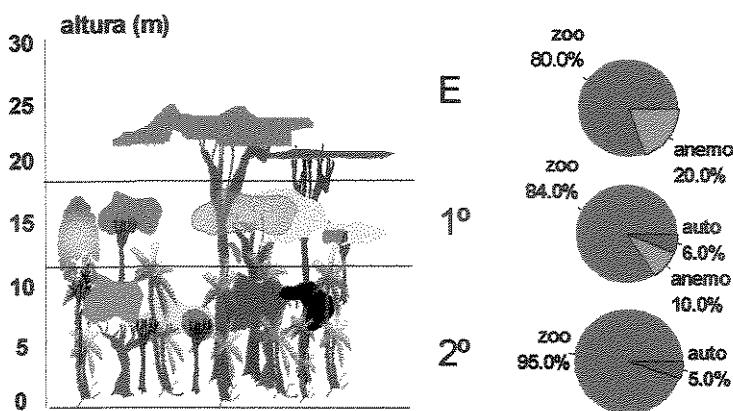
Figura 8. Distribuição das espécies em cada estrato da vegetação amostrada na Áreas II e III (encosta) em Picinguaba, Ubatuba, SP. Cada barra representa a altura mediana de cada espécie e respectiva altura máxima e mínima.

O 2º estrato apresentou-se mais denso que o 1º e foi representado por 18,7% dos indivíduos, e 43 espécies (31,3%). Neste estrato, destacaram-se *Marlierea obscura*, *Chrysophyllum flexuosum*, *Rustia formosa*, *Eugenia lanceolata* e *Swartzia simplex*, além dos indivíduos jovens das espécies citadas para o 1º estrato.

Finalmente, o 3º estrato apresentou-se muito denso e contínuo e foi representado por 69,4% dos indivíduos e 80% das espécies. Ocorreram exclusivamente neste estrato 53 espécies (38,6%), entre as quais destacaram-se pela abundância *Mollinedia schottiana* e *Coussarea porophylla*. Além destas duas espécies, também foram abundantes as espécies *Euterpe edulis*, *Coussarea nodosa*, *Chrysophyllum flexuosum* e *Bathysa mendoncae* cujos indivíduos maiores podem atingir o 2º estrato.

Na Área I (planície) e nas Áreas II e III (encosta), a zoocoria foi a síndrome predominante em todos os estratos verticais da vegetação, mas as maiores proporções de espécies zoocóricas ocorreram nos estratos inferiores das duas áreas (Figura 9).

A



B

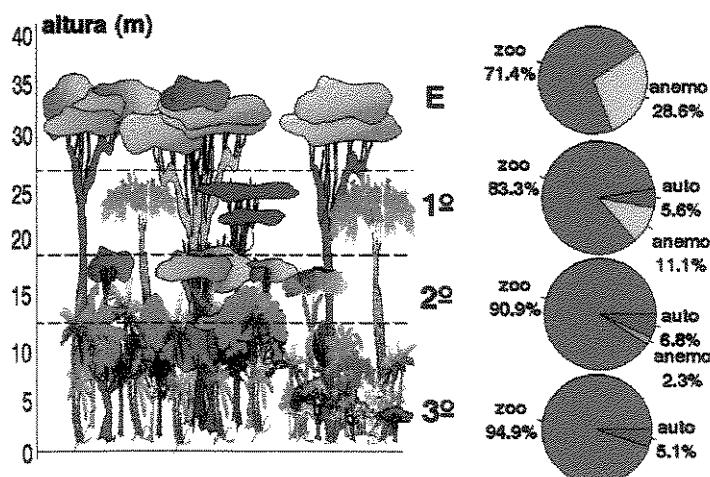


Figura 9. Proporção das síndromes de dispersão de sementes nos diferentes estratos da vegetação amostrada na Área I (planície) (A) e nas Áreas II e III (encosta) (B) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

A maior proporção de espécies anemocóricas ocorreu entre as emergentes (Figura 9) e houve uma diminuição progressiva desta ocorrência em direção aos estratos inferiores da vegetação, tanto na planície (Figura 9A) quanto na encosta (Figura 9B). No estrato inferior das duas áreas, não ocorreram espécies anemocóricas.

Na planície e na encosta, não foram encontradas espécies autocóricas entre as árvores emergentes (Figuras 9). Nas duas áreas, a autocoria ocorreu em todos os estratos da vegetação com proporções semelhantes (entre 5 e 7%).

## FRUGIVORIA

Foram registradas 31 espécies animais consumindo frutos de 25 espécies arbóreas (Tabela 3), sendo a maioria aves (90%) e apenas 3 espécies de mamíferos (10%). Não foram observados primatas na área estudo.

As aves que apresentaram maior variedade de frutos na dieta pertenceram a Ordem Passeriforme: *Lipaugus lanioides* (Cotingidae) utilizou frutos de sete espécies, *Myiodynastes macullatus* (Tyranidae), *Procnias nudicollis* (Cotingidae) e *Orthogonyx chloricterus* (Emberezidae) utilizaram frutos de seis espécies, *Turdus rufiventris* (Muscicapidae) cinco espécies e *Tityra cayana* (Tyrannidae) frutos de quatro espécies. Além dos passeriformes destacaram-se os papagaios *Pyrrhura frontalis* (Psitacidae) que consumiu frutos de cinco espécies e *Brotogeris tirica* (Psitacidae) que utilizou quatro espécies. O surucuá *Trogon viridis* (Trogonidae) utilizou cinco espécies e o tucano *Ramphastos dicolorus* (Ramphastidae) frutos de quatro espécies. A maioria dos frutos consumidos pelos papagaios, surucuás e tucanos concentraram-se, na Área I (planície), no 1º estrato (12,5 a 17,5 m) e nas Áreas II e III (encosta), no 2º e 1º estratos (12,5 a 25 m) da vegetação. Isto só não ocorreu para as espécies *Euterpe edulis* e *Myrsine coriacaea* que

foram mais abundantes no 2º (planície < 11 m) e 3º (encosta < 11 m) estratos. Entre os passeriformes, a maioria consumiu frutos de espécies presentes no 2º estrato (planície) e nos 2º e 3º estratos (encosta < 17 m), mas algumas destas aves (*Lipaugus lanioides* e *Tityra cayana*) também foram observadas consumindo frutos de árvores do 1º estrato e até emergentes como, por exemplo, *Virola bicuyba*.

Entre os mamíferos, o morcego *Artibeus lituratus* foi o frugívoro que consumiu maior número de espécies de plantas (8), destacando-se, pelo número de sementes encontradas nos poleiros de alimentação, *Eugenia lanceolata* e *Andira fraxinifolia*.

As espécies de plantas consumidas por maior número de frugívoros foram *Cecropia glaziouii* (14 espécies - 13 aves e 1 mamífero), *Euterpe edulis* (12 espécies de aves), *Myrsine coriacea* (10 aves) *Virola bicuyba* (9 aves) *Tapirira guianensis* e *Myrcia acuminatissima* (8 aves).

Tabela 3 Listas de animais frugívoros potenciais dispersores de sementes das espécies encontradas em Picinguaba, Ubatuba, SP. As aves estão indicadas por (A) e os mamíferos por (M).

Espécie	Animais registrados consumindo frutos
Anacardiaceae	
<i>Tapirira guianensis</i>	(A) <i>Ramphastos dicolorus</i> , <i>Brotogeris tirica</i> , <i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Carpornis cucullatus</i> , <i>Tityra inquisitor</i> , <i>Lipaugs lanioides</i> , <i>Pyroderus scutatus</i> , <i>Cissops leveriana</i>
Arecaceae	
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	(M) <i>Sciurus ingrami</i> e <i>Dasyprocta</i> sp
<i>Euterpe edulis</i>	(A) <i>Brotogeris tirica</i> , <i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Trogon viridis</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i> , <i>Selenidera maculirostris</i> , <i>Tityra cayana</i> , <i>Lipaugs lanioides</i> , <i>Myiodynastes macullatus</i> , <i>Procnias nudicollis</i> <i>Orthogonyx chloricterus</i> , <i>Turdus rufiventris</i> <i>Baillonius bailloni</i>
<i>Syagrus pseudococos</i>	(M) <i>Artibeus lituratus</i>
Cecropiaceae	
<i>Cecropia glaziouii</i>	(A) <i>Brotogeris tirica</i> , <i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Trogon viridis</i> , <i>Melanerpes flavifrons</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i> , <i>Selenidera maculirostris</i> , <i>Tityra cayana</i> , <i>Lipaugs lanioides</i> , <i>Chiroxiphia caudata</i> , <i>Myiodynastes macullatus</i> , <i>Tachyphonus coronatus</i> , <i>Orthogonyx chloricterus</i> , <i>Tangara cyanocephala</i> , <i>Thraupis cyanoptera</i> (M) <i>Artibeus lituratus</i>
Clusiaceae	
<i>Callophyllum brasiliense</i>	(M) <i>Artibeus lituratus</i>
<i>Clusia criuva</i>	(A) <i>Piranga flava</i> , <i>Ramphocelus bresilius</i>
<i>Garcinia Gardneriana</i>	(M) <i>Dasyprocta</i> sp., <i>Artibeus lituratus</i>
Euphorbiaceae	
<i>Alchornea triplinervia</i>	(A) <i>Thraupis cyanoptera</i> , <i>Orthogonyx chloricterus</i>
<i>Hieronima alchorneoides</i>	(A) <i>Myiodynastes macullatus</i> , <i>Lipaugs lanioides</i>
Fabaceae	
<i>Andira fraxinifolia</i>	(M) <i>Artibeus lituratus</i>
<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	(A) <i>Trogon viridis</i>
Lauraceae	
<i>Cryptocaria saligna</i>	(M) <i>Artibeus lituratus</i>
Monimiaceae	
<i>Mollinedia schottiana</i>	(A) <i>Trogon viridis</i> , <i>Lipaugs lanioides</i>
Myristicaceae	
<i>Virola bicuhyba</i>	(A) <i>Brotogeris tirica</i> , <i>Trogon viridis</i> , <i>Baillonius bailonii</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i> , <i>Selenidera</i> , <i>Procnias nudicollis</i> , <i>Lipaugs lanioides</i> , <i>Tityra cayana</i> , <i>Thraupis cyanoptera</i>
Myrsinaceae	
<i>Myrsine coriacea</i>	(A) <i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Pitangus sulphuratus</i> , <i>Myiodynastes macullatus</i> , <i>Turdus rufiventris</i> , <i>Vireo olivaceus</i> , <i>Dacnis cayana</i> , <i>Tangara seledon</i> , <i>Euphonia pectoralis</i> , <i>Hemithraupis ruficapilla</i> , <i>Orthogonyx chloricterus</i>
<i>Myrsine umbellata</i>	(A) <i>Myiodynastes macullatus</i> , <i>Tangara seledon</i> , <i>Euphonia pectoralis</i> , <i>Orthogonyx chloricterus</i> , <i>Turdus rufiventris</i>
Myrtaceae	
<i>Eugenia brasiliensis</i>	(A) <i>Procnias nudicollis</i>
<i>Eugenia lanceolata</i>	(M) <i>Artibeus lituratus</i>
<i>Eugenia riedeliana</i>	(A) <i>Procnias nudicollis</i>
<i>Gomidesia schaweriana</i>	(A) <i>Procnias nudicollis</i>
<i>Marlierea obscura</i>	(M) <i>Artibeus lituratus</i>
<i>Myrcia acuminatissima</i>	(A) <i>Procnias nudicollis</i> , <i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Pitangus sulphuratus</i> , <i>Myiodynastes macullatus</i> , <i>Turdus rufiventris</i> , <i>Euphonia pectoralis</i> , <i>Hemithraupis ruficapilla</i> , <i>Orthogonyx chloricterus</i>
<i>Psidium cattleianum</i>	(A) <i>Trogon viridis</i>
Sapindaceae	
<i>Cupania oblongifolia</i>	(A) <i>Tityra cayana</i> , <i>Lipaugs lanioides</i> , <i>Turdus rufiventris</i>

## DISCUSSÃO

### SÍNDROMES DE DISPERSÃO DE SEMENTES E FENOLOGIA DA FRUTIFICAÇÃO

Em Picinguaba, as proporções de espécies em cada síndrome de dispersão, com predomínio de zoocoria sobre anemocoria e autocoria, foram similares às encontradas em outros estudos em florestas tropicais. Geralmente as florestas tropicais apresentam maior proporção de espécies zoocóricas do que espécies com outras síndromes de dispersão (Frankie *et al.* 1974, Gentry 1983, Morellato & Leitão-Filho 1992). Na Mata Atlântica, vários estudos têm demonstrado que a zoocoria é a síndrome predominante. Mantovani (1993), estudando uma floresta de encosta na Juréia-SP, encontrou predomínio de espécies zoocóricas. Galetti (1996), em seu estudo no Parque Estadual de Intervales-Saibadela-SP, encontrou 87,3% de espécies zoocóricas e Marques & Oliveira (2000) encontraram mais de 90% de zoocoria numa floresta de planície na Ilha do Mel-PR. Martins *et.al* (1995), fazendo uma revisão sobre dispersão na Mata Atlântica através de material depositado em herbários, concluíram que a proporção de espécies dispersas por animais é superior a 85% nesta formação florestal. Segundo Gentry (1983), a proporção de espécies dispersas por animais parece estar relacionada com o grau de umidade e sazonalidade das florestas sendo que em florestas mais úmidas, a zoocoria pode ocorrer em mais de 90%.

Os resultados deste estudo mostraram que, apesar das diferenças na composição florística entre as áreas da planície e encosta verificadas por Sanchez (2001), as principais famílias que oferecem frutos como recursos para os animais são as mesmas nas duas áreas: Myrtaceae, Rubiaceae e Lauraceae. A importância destas três famílias na dieta de frugívoros da Mata Atlântica, foi registrada por Galetti (1996) no Parque Estadual de Intervales – Saibadela-SP. Em seu estudo, este autor destacou Myrtaceae sendo consumida

por uma grande variedade de aves e mamíferos, Rubiaceae, com frutos de altos teores de açúcar, como importantes para pássaros frugívoros e Lauraceae, com frutos ricos em lipídeos, como atraentes para dispersores mais especializados (*sensu* Howe 1993).

Os resultados sobre o padrão de frutificação total mostraram que na planície não ocorreu sazonalidade, enquanto a encosta apresentou um aumento de espécies com frutos durante a estação chuvosa. Padrões não sazonais, como observado na planície, sugerem que fatores climáticos não são limitantes para produção de frutos (Morellato *et al.* no prelo). No entanto, na encosta, o tempo de frutificação e maturação pode ter sofrido pressão seletiva para coincidir com condições favoráveis para germinação, a qual tende a ser ótima, segundo Garwood (1983), no início da estação chuvosa. Além disso, o calor e a umidade da estação chuvosa são mais favoráveis para o amadurecimento dos frutos do que a estação menos úmida e fria, particularmente para frutos suculentos com alto conteúdo de açúcar e água (White 1994).

As proporções de espécies anemocóricas encontradas em Picinguaba ( $\geq 7\%$ ) foram similares aos valores observados para Mata Atlântica (Mantovani 1993, Martins *et al.* 1995) e podem ser consideradas baixas quando comparadas com os valores (20 a 26%) encontrados nas florestas estacionais em climas sazonais do interior paulista (Mathes 1980, Morellato & Leitão-Filho 1992) e cerrados (30 a 37%) (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983, Mantovani & Martins 1988). As variações nas proporções de espécies anemocóricas nas comunidades têm sido relacionadas com diferentes regimes de precipitação e intensidade da estação seca (Gentry 1983).

Apesar da pequena diferença no número de espécies anemocóricas entre planície e encosta, a maior abundância de indivíduos com frutos anemocóricos na planície (Figura 2)

pode estar refletindo a influência de fatores ambientais favoráveis a este tipo de dispersão nesta área. Por exemplo, na Ilha do Cardoso, no litoral sul do estado de São Paulo, Varjabedian (1994) registrou menor precipitação anual na planície (1700 mm) do que na encosta (120 m.s.m, 2600 mm). Em Picinguaba, as áreas estudadas apresentam uma variação altitudinal similar e, provavelmente, diferenças na precipitação, o que pode representar um fator importante na ocorrência de espécies anemocóricas.

Os resultados sobre a frutificação das espécies anemocóricas também foram relacionados com a pluviosidade. A maturação dos frutos anemocóricos durante os meses de junho a agosto (Figura 4) deve ser condicionada, ou pelo menos favorecida, pela menor precipitação. Neste período, a menor umidade relativa do ar favorece a deiscência dos frutos, diminuição da massa das sementes pelo dessecamento e os ventos, comuns nesta época do ano, favorecem a dispersão destas espécies, como sugerido por Janzen (1967) em seu estudo na Costa Rica. Muitos autores têm relacionado o período de frutificação de espécies anemocóricas à diminuição da umidade, durante a estação de menor pluviosidade (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Mathes 1980, Morellato *et al.* 1989, Morellato & Leitão-Filho 1990, 1996).

A produção contínua de frutos zoocóricos durante todo o ano é frequentemente associada a manutenção de populações de frugívoros residentes em determinada área (Snow 1965), o que pode favorecer a dispersão de sementes das plantas utilizadas por estes animais. Por outro lado, Foster (1982) sugeriu que o aumento da frutificação observado na Ilha de Barro Colorado, durante a estação mais chuvosa, estaria relacionado ao período reprodutivo de aves frugívoras ou a chegada de aves migratórias.

Durante os meses de abril a agosto, quando o número de espécies zoocóricas frutificando diminuiu, algumas espécies, que possuem muitos indivíduos na área, estavam

em plena frutificação, entre as quais *Euterpe edulis* (encosta e planície) e *Myrcia acuminatissima* (planície), além de *Cecropia glaziouii* (com poucos indivíduos nas áreas amostradas, mas muito abundante no Núcleo de Picinguaba). O período de frutificação dessas espécies, sua abundância na comunidade e o grande número de animais registrados consumindo seus frutos (veja Tabela 3) sugerem que, em períodos de menor produtividade de frutos, estas espécies possam servir como prováveis recursos chaves (*sensu* Terborgh 1986) para a comunidade de frugívoros em Picinguaba. Vários autores encontraram que, em determinados períodos, algumas plantas podem representar recursos estratégicos para diferentes animais. Leighton & Leighton (1983), trabalhando numa floresta em Borneo, identificaram três espécies que produziram grande quantidade de frutos como possíveis recursos-chave para várias espécies de calaus e provavelmente para outros frugívoros. Terborgh (1986) sugeriu que figos e palmeiras são recursos importantes para comunidade de frugívoros em Cocha Cashu, no Peru. Em Picinguaba, estudos de longo prazo sobre a frugivoria e fenologia da comunidade, e para estas espécies, poderão confirmar a importância de *E. edulis*, *M. acuminatissima* e *Cecropia glaziouii* como recursos-chave para os frugívoros.

#### **ESTRATIFICAÇÃO: SÍNDROMES DE DISPERSÃO, DISTRIBUIÇÃO DOS RECURSOS ALIMENTARES E FRUGIVORIA.**

Na planície e encosta em Picinguaba, ocorreu maior número de espécies anemocóricas entre as árvores emergentes e no 1º estrato do que nos estratos inferiores da vegetação, assim como foi observado para outras florestas do interior do estado de São Paulo (Galetti 1992, Morellato & Leitão-Filho 1992). A ocorrência de espécies

anemocóricas nos estratos superiores da vegetação, pode ser relacionado ao posicionamento vertical adequado para que os diásporos sejam dispersos a longas distâncias (Gentry 1983). O tamanho da planta e a posição de seus frutos afetam a qualidade da dispersão, sendo que a posição elevada na estratificação da floresta favorece a dispersão pelo vento (Howe & Smallwood 1982).

A dominância da zoocoria sobre as outras síndromes de dispersão, nas duas comunidades, se repetiu em todos os estratos da vegetação. Nas florestas tropicais, frutos são recursos importantes para muitas espécies de pássaros e outros animais (Terborgh 1983, Karr *et al.* 1990). Segundo Foster (1982), a concentração de espécies zoocóricas nos estratos inferiores da floresta, pode estar relacionada a área de vida de animais dispersores que encontrariam nestes locais, maior proteção contra predação. Além disso, a distribuição destes recursos na estratificação pode influenciar o uso diferencial do habitat pelos diferentes animais, o que pode contribuir para a dispersão e o aumento do sucesso reprodutivo de plantas adultas (Loiselle & Blake 1993).

As aves não Passeriformes foram observadas alimentando-se de diásporos nos estratos mais elevados da vegetação, enquanto os Passeriformes apresentaram preferência pelos estratos inferiores, onde ocorrem várias espécies, principalmente de Rubiaceae e Melastomataceae, que produzem pequenas bagas e drupas atrativas para as aves menores. *Lipaugus lanioides*, a ave que apresentou maior variedade de frutos em sua dieta, foi considerada por Laps (1996) o melhor dispersor de *Euterpe edulis* na Mata Atlântica, no sul do estado de São Paulo. Collar *et al.* 1992 sugerem que esta espécie de ave pode apresentar dependência dos frutos de *Euterpe edulis* e que a exploração desta palmeira pode ter impacto negativo sobre as populações deste frugívoro.

Embora as proporções de espécies com síndromes ornitocórica e mamalocórica terem sido semelhantes em Picinguaba, foram registradas mais aves se alimentando de frutos em função das observações terem sido diurnas. No entanto, mamíferos de hábitos diurnos, como primatas, nunca foram registrados na área de estudo desde 1990 (obs. pes.). A ausência destes animais pode, a longo prazo, afetar os padrões de dispersão de sementes de muitas espécies. Os grandes deslocamentos de macacos frugívoros, comumente observados nas florestas (Chiarello 1993, Galetti & Pedroni 1994, Peres 1994) podem contribuir com a dispersão de sementes a maiores distâncias como apontado por (Renner 1987).

Apesar dos registros sobre a utilização de frutos por morcegos terem sido restritos aos poleiros de alimentação, os resultados sugerem que este grupo de animais deve exercer um papel importante na dispersão de sementes em Picinguaba. Morcegos são conhecidos como importantes dispersores de sementes nos Neotrópicos (Fleming 1988). O morcego *Artibeus lituratus*, que utilizou frutos de 8 espécies de plantas na área de estudo, também é considerado um importante dispersor de sementes em outras florestas do Brasil (Sazima *et al.* 1994) e parece forragear em todos os estratos da vegetação, já que incluiu na sua dieta frutos de espécies que ocupam todos os estratos verticais da floresta

**LITERATURA CITADA**

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- ASSIS, M. A. 1999. *Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, SP.
- BLAKE, J.G. & LOISELLE, B.A. 1992. Fruits in the diets of neotropical migrant birds in Costa Rica. *Biotropica* 24(2a): 200-210.
- BULLOCK, S. H. & SOLÍS-MAGALLANES, J. A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22(1): 22-35.
- CÉSAR, O & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta sobre a restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), município de Ubatuba, SP. *Naturalia* 20: 89-105.
- CHIARELLO, A. 1993. Home range of the brown howler monkey, *Alouatta fusca*, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Folia Primatologica* 60: 173-175.
- COLLAR, N. J., GONZAGA, L. P., KRABBE, N., MADROÑO-NIETO, A., NARANJO, L. G., PARKER, T. A., and WEGE, D. C (1992) **Threatened birds of the Americas. The ICBP/IUCN Red Data Book**. Cambridge: International Council for Bird Preservation.
- CORLLET, R. T. 1990. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. *Journal of Tropical Ecology* 6: 55-63.
- DIRZO, R. & DOMÍNGUES, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and seed dispersal. Pp 237-249. In: ESTRADA, A. & FLEMING, T.H (eds). **Frugivores and seed dispersal**. Dr W. Junk. Publishers, Dordrecht.
- FLEMING, T. H. 1988. **The short tailed fruit bat: a study in plant animal interactions**. University of Chicago Press, Chicago.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 151-172. In: LEIGH, E.G.Jr.; RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds). **The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and long-term changes**. Smithsonian Institution Press, Whashington.

- FOURNIER, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de pre-montano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26(1): 54-59.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-913.
- GALETTI, M. & PEDRONI, F. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:27-39.
- GALETTI, M. 1992. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil. Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- GALETTI, M. 1996. Fruits and frugivores in a brazilian atlantic forest. PhD thesis, University of Cambridge.
- GARWOOD, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J. M., EMMONS, L. H., FEER, F., HECKESWEILER, P., MOUNGAZI, A., QURIS & SOURD, C. 1985. Coadaptation entre rythmes de frutification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité. *Revue de Ecologie (Terre et Vie)* 40:405-434.
- GENTRY, A.H. 1983. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. *Sonderbänd des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7: 303-314.
- GIANOTTI, E. (dados não publicados) *Comparação florística e fitossociológica entre áreas com diferentes estágios sucessionais da Mata Atlântica*. Tese de Doutorado junto ao programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Estadual de Campinas em fase de redação.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER- GOTTSBERGER, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbänd des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7: 315-352.
- HEIDEMAN, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77(4): 1059-1079.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 201-228.

- HOWE, H. F. 1993. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108: 149-162.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G., SÁNCHEZ-GARFIAS, B. & GONZÁLEZ-GARCIA, L. 1991. Fenología de lianas y arboles anemocoros en una Selva Calido-Humeda de México. *Biotropica* 23:2442-254.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- KARR, J. R., ROBINSON, S., BLAKE, J. G., & BIERREGAARD, R. O. 1990. Birds of four neotropical forests. Pp. 237-269. In: GENTRY, A. H. (ed.) *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven..
- KOEPPEN, W. 1948. *Climatología*. México: Fondo de Cultura Económica.
- LAPS, R. R. 1996. Frugivoria e dispersão de sementes de palmito (Euterpe edulis, Martius, Arecaceae) na Mata Atlântica, sul do estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- LEIGHTON, M. & LEIGHTON, D. R. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pp. 181-196. In: SUTTON, S. L., WHITMORE, T. C., & CHADWICK, A. C.(eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LIEBERMAN, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791-806.
- LOISELLE, B. A. & BLAKE, J. B. 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a Neotropical lowland wet forest. *Vegetatio* 107/108:177-190.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, estado de São Paulo. *Revista brasileira de Botânica* 11:101-112.
- MANTOVANI, W. 1993. *Estrutura e dinâmica da floresta atlântica na Juréia, Iguape - SP*. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- MARQUES, M. C. M. & OLIVEIRA, P. 2000. Dispersão de diásporos na planície litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá-PR. In: Resumos do 51º Congresso Nacional de Botânica,, Brasília, DF. p. 186.
- MARTINS, F. R. 1991. Estrutura de uma floresta mesófila. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- MARTINS, S. E., POMPÉIA, S.L. & ROSSI, L. 1995. Síndromes de dispersão de espécies arbóreas da Mata Atlântica de encosta no Estado de São Paulo. In: Resumos do XVLI Congresso Nacional de Botânica, Ribeirão Preto, SP. p 167.
- MATHES, L. A. F. 1980. Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plants species in the tropical savanna and the semideciduous forest of the venezuelan llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50:163-173.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H .F. 1992. Padrões frutificação e dispersão de sementes na Serra do Japi. Pp 112-140. In MORELLATO, L.P.C. (Org.) *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1995. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern brazilian forest. *Biotropica* 28:180-191.
- MORELLATO, L. P. C.; RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. & JOLY, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 85-98.

- MORELLATO, L. P. C., TALORA, D. C., TAKAHASI, A. BENCKE, C. C., ROMERA, E. C. & ZIPPARRO, V. B. (no prelo) Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica*.
- OPLER, P. A., FRANKIE, G. W., & BAKER, H. 1976. Rainfall as factor in the release, timing and sincronization of antesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3(3): 231-236.
- PERES, C. 1994. Composition, density and fruiting phenoogy of arborescent palms in na Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica* 26(3): 285-294.
- PICCOLO, P. R. 1992. Ensaio metodológico sobre ocupação humana e as transformações no mosaico ambiental na Fazenda de Picinguaba - SP (Parque Estadual da Serra do Mar), nos periodos de 1962 e 1990. Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- RATHCKE, B. & LACEY. E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- RENNER, S. 1987. Seed dispersal. *Progress in Botany* 49: 413-432.
- RIBEIRO, J. E. L. S., GARCIA, J. P. M. MONTEIRO, R. 1994. Distribuição das espécies de orquídeas na planicie litôranea (Restinga ) da Praia da Fazenda, Municipio de Ubatuba, SP. *Arquivos Biologia Tecnologia* 37(3): 515-26.
- SANCHEZ, M. 1994. *Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba-SP)* Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- SANCHEZ, M. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, SP.
- SANCHEZ, M.; PEDRONI, F.; LEITÃO-FILHO, H.F. & CESAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22 (1): 31-42.
- SAZIMA, I., FISCHER, W. A., SAZIMA, M. & FISCHER, E. 1994. The fruit bat *Artibeus lituratus* as a forest and city dweller. *Ciência e Cultura* 46(3): 164-168.

- SILVEIRA, J. D. 1964. Morfologia do litoral. Pp 253-305. In: AZEVEDO, A. (ed.). **Brasil terra e o homem**. Editora Nacional, Rio de Janeiro.
- SNOW, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos** 15: 274-281.
- 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. (orgs.), **Restingas: origem, estrutura, processos**. CEUFF, Niterói.
- TERBORGH, J. 1983. **Five New World primates: a study in comparative ecology**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Pp. 330-344. In: SOULÉ, M. E. (ed.) **Conservation Biology**. Sinauer, Massachussets.
- Van der PIJL, L. 1982. **Principles of seed dispersal in higher plants**. 3<sup>a</sup> ed. Springer-Verlag, Berlin.
- VARJABEDIAN, R. 1994. **Aspectos comparativos da ciclagem de nutrientes minerais em Mata Atlântica de encosta e em Mata de Restinga, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, SP**. Dissertação (Mestrado). Universidade de São Paulo, SP.
- VELOSO, H. P., RANGEL FILHO, A. L. R., LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, Rio de Janeiro.
- WALTER, H. 1986. **Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global**. EPU, São Paulo.
- WHITE, L. J. T. 1994. *Sacoglottis gabonensis* fruiting and the seasonal movements of elephants in the Lopé Reserve, Gabon. **Journal of Tropical Ecology** 10: 121-125.
- WRIGHT, S. J. & CALDERON, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. **Journal of Ecology** 83(6): 937-948.
- ZAR, J.H. 1984. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall International Editions, New Jersey.

## Capítulo 2

Padrões espaciais de espécies arbóreas da Mata Atlântica  
em Picinguaba, Ubatuba, SP

**ABSTRACT**

Knowledge of the spatial patterns of plants permits understanding of the processes that could determine the community structure and dynamics. In the Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP, the spatial pattern of tree species was studied in an attempt to infer underlying processes controlling the structure. Two plots of 0.4 ha on the slope (100 a.s.l.) and one plot of one ha on the coastal plain (2 a.s.l.), subdivided in quadrats of  $10 \times 10$  m, were used to sample all trees with DBH  $\geq 5$  cm. Trees were marked, mapped and identified. For each quadrat, soil samples were collected, gaps recorded and flooding areas mapped. Fruits of all species were analyzed and distinguished in dispersal syndromes. The Morisita and dispersion ( $S^2/\bar{X}$ ) indices were used to evaluate species distribution for all species with 10 or more individuals in square plots ranging from one  $m^2$  to  $2500 m^2$ . Seed dispersal syndrome was not related to spatial distribution of tree species. For all quadrat sizes analyzed on the coastal plain 86% of tree species presented a clumped distribution ( $ID > 1$ ). On the slope, 61% of species were randomly distributed. Cluster analyses (presence-absence of species, Jaccard Index and UPGMA) indicated two groups of quadrats at different portions at the coastal plain. The principal component analysis (PCA) indicated the relevant factors determining the environmental heterogeneity on the coastal plain: the occurrence of flooding areas and canopy height. The form, size and location of the groups was presumed to result from species preferences in relation to the flooding regime and differences in the canopy height. On the slope, the distribution patterns were not related to the environmental factors analyzed.

Key Words: Tree spatial pattern, Index of dispersion, flooding, Mata Atlântica

## RESUMO

O conhecimento dos padrões espaciais das espécies pode contribuir para a compreensão dos fatores que determinam a estrutura e afetam a dinâmica da comunidade. No Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP, foram investigados os padrões espaciais de espécies arbóreas tentando-se inferir quais são os fatores que condicionam os padrões observados. Foram utilizadas duas áreas de 0,4 ha na encosta (100 m.s.m.) e uma área de 1 ha na planície litorânea (2 m.s.m.). As áreas de amostragem foram subdivididas em parcelas de 10 × 10 m. Todas as árvores com DAP ≥ 5 cm foram marcadas, mapeadas e identificadas. Para cada parcela foi feita a caracterização ambiental através da coleta de amostras compostas da camada superficial do solo, registro da presença de clareiras e ocorrência de afloramentos do lençol freático. Todas as espécies amostradas tiveram seus frutos analisados para determinação da forma de dispersão das sementes. Para a análise da distribuição espacial foram consideradas apenas as espécies com 10 ou mais indivíduos em cada área. Foram aplicados o Índice de Dispersão ( $S^2/\bar{X}$ ) e Índice de Dispersão de Morisita usando parcelas quadradas de tamanhos variáveis entre 1 m<sup>2</sup> e 2500 m<sup>2</sup>. Não foram encontradas relações entre os padrões espaciais e a forma de dispersão das espécies. Considerando todos os tamanhos de parcelas analisados, na planície litorânea, 86% das espécies apresentaram distribuição espacial agrupada ( $ID > 1$ ), enquanto na encosta, 61% das espécies apresentaram padrões espaciais aleatórios. Na planície litorânea, análises de agrupamento, utilizando matriz de presença-ausência de espécies, índice de Jaccard e método de agrupamento UPGMA, indicaram a presença de dois agrupamentos distintos de parcelas. A análise de componentes principais (PCA), para os dados ambientais, indicou que a ocorrência de afloramentos de lençol freático e altura do dossel

são os principais fatores determinando a heterogeneidade ambiental na planície litorânea. A forma, tamanho e localização dos agrupamentos parecem ser condicionados pela preferência que as espécies apresentam em relação aos afloramentos de lençol freático e diferenças na luminosidade. Na encosta, não foram encontradas relações entre os padrões espaciais e os fatores ambientais analisados.

Palavras chave: Padrão espacial de árvores, Indice de Dispersão, Inundação, Mata Atlântica

## INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são notáveis por sua riqueza de espécies arbóreas, estando entre os ecossistemas que apresentam os mais altos índices de diversidade no mundo (Gentry 1990). Há muito tempo este fato tem chamado a atenção de naturalistas (ver por exemplo, Wallace 1878) e um dos principais objetivos dos estudos de ecologia de florestas tropicais é explicar como tantas espécies arbóreas podem coexistir numa dada localidade (Newbery *et al.* 1986).

Várias idéias e hipóteses foram sugeridas para explicar a origem e manutenção desta elevada diversidade. Janzen (1970) e Connell (1971) propuseram que inimigos naturais provocariam aumento no espaçamento dos indivíduos adultos das populações, devido ao intenso ataque sobre a progênie nas proximidades dos indivíduos parentais. Estas idéias ficaram conhecidas como “Hipótese de escape” *sensu* Howe & Smallwood (1982). Hubbell (1979, 1980) criticou o modelo de “Janzen & Connell” porque o maior espaçamento entre adultos só poderia ocorrer se a mortalidade da progênie nas proximidades dos adultos fosse 100%, o que ficou conhecido como “efeito da distância mínima” (Hubbell 1980). Os padrões de fertilidade dos solos também foram consideradas geradores de alta diversidade nos trópicos (Tilman, 1982 e Tilman & Pacala, 1993). Como consequência da alta diversidade que caracteriza as florestas tropicais, a maioria das espécies apresentam baixa densidade e indivíduos coespecíficos segregados espacialmente (Lieberman & Lieberman 1994).

A constatação de que os indivíduos adultos coespecíficos apresentam-se separados por grandes distâncias, gerou um crescente interesse pelos padrões espaciais, principalmente em florestas tropicais (Janzen 1970, Greig-Smith 1979, Hubbell 1979, 1980,

Forman & Hahn 1980, Pernadasa & Gunatilleke 1981, Clark & Clark 1984, Thorington *et al.* 1982, Newbery *et al.* 1986, Hamill & Wright 1986, Stener *et al.* 1986, Legendre & Fortin 1989). A busca por compreender como tantas espécies partilham espaços limitados assumiu grande importância durante a década de 90 (San José *et al.* 1991, Houle 1992, Levin 1992, Rossi *et al.* 1992, Legendre 1993, Tilman 1994, Meirelles & Luiz 1995, Real & McElhany 1996, Bellechumeur *et al.* 1997, Boose *et al.* 1998, Gignoux *et al.* 1998, Barot *et al.* 1999, Commes *et al.* 1999, Clark *et al.* 1999, Forget *et al.* 1999, Hay *et al.* 2000), sendo que Kareiva (1994) afirmou que o espaço é a “fronteira final para a teoria ecológica”. A maioria destes estudos analisa como os padrões espaciais podem ser detectados ou quais processos ecológicos e interações geram diferentes tipos de padrões espaciais.

Segundo Ludwig & Reynolds (1988) o padrão espacial de plantas e animais é uma das primeiras observações que se faz nos estudos das comunidades, representando uma das propriedades mais fundamentais das comunidades ecológicas.

Numa comunidade, os indivíduos de uma espécie podem estar distribuídos na área ao acaso, em intervalos regulares ou formando manchas. No primeiro caso o padrão espacial é aleatório, no segundo regular e no terceiro agregado (Crawley 1986). Estudos sobre a distribuição espacial de espécies arbóreas tropicais indicam que o padrão agregado é mais comum do que o aleatório, e que padrões regulares são raramente encontrados (He *et al.* 1997).

As análises dos padrões espaciais das espécies podem ser usadas para inferir sobre os fatores responsáveis pela produção destes padrões (Legendre & Fortin 1989). Apesar deste tipo de análise receber algumas críticas (Levin 1992), alguns autores apoiam o uso intensivo das análises de padrões espaciais como uma ferramenta útil para acessar o efeito das interações entre os vários fatores geradores dos padrões espaciais (Barot *et al.* 1999,

Commes *et al.* 1999), como heterogeneidade de solos (Scarano *et al.* 1997), mortalidade dependente da distância e mortalidade dependente da densidade (Penfold & Lamb 1999), além da dispersão de sementes (Houle 1992)

A maioria das espécies apresenta modificações morfológicas nos frutos e sementes, adaptadas à dispersão local de variadas maneiras: sementes aladas para dispersão pelo vento, frutos com abertura explosiva, frutos carnosos ou com sementes ariladas para atrair animais e até frutos adaptados à flutuação, que são dispersos pela água (Van der Pijl 1982).

A dispersão de sementes representa o ponto de partida para o entendimento dos padrões de abundância e distribuição das plantas, pois a presença ou ausência de uma espécie em uma determinada área pode ser dependente da sua “habilidade” em chegar naquele local (Dirzo & Domíngues 1986). Segundo Wilson (1993), espécies com diásporos adaptados à dispersão pelo vento tendem a alcançar distâncias inferiores do que as espécies com diáporos adaptados à dispersão por animais vertebrados.

O objetivo geral deste trabalho foi examinar os padrões espaciais das espécies arbóreas que ocorrem na planície litorânea e na encosta do Parque Estadual da Serra do Mar, em Picinguaba e tentar inferir quais são os fatores associados aos padrões observados. As principais perguntas relacionadas ao objetivo geral foram: As síndromes de dispersão estão refletidas nos padrões espaciais observados? Considerando uma mesma espécie o padrão espacial é o mesmo nas três áreas estudadas ou fatores locais podem condicionar padrões espaciais diferentes? O padrão espacial predominante em Picinguaba é o agregado, assim como é encontrado para a maioria das florestas tropicais? Como os padrões espaciais observados variam em função da escala de amostragem? Quais são os fatores bióticos e abióticos que condicionam os padrões observados? Estas questões foram abordadas examinando populações das 45 espécies mais abundantes amostradas neste estudo.

## MATERIAL E MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, (44°48'W, 23°22'S). O Núcleo Picinguaba é a única unidade do Parque que tem os limites estendendo-se até a orla marítima (Melo-Neto 1992). Esta situação particular permite a presença de numerosas formações vegetais que ocorrem ao longo do litoral brasileiro. De acordo com a classificação Koeppen (1948), o clima da região de Ubatuba é do tipo Af que indica clima tropical chuvoso com chuvas o ano todo. A precipitação média anual, no período entre 1961 e 1990, foi de 2624 mm, havendo um período com menor pluviosidade entre Maio e Agosto (418 mm). O mês de janeiro foi o mais chuvoso (376 mm) e junho o menos chuvoso (87,9 mm) (Sanchez *et al.* 1999).

### PLANÍCIE LITORÂNEA

A planície litorânea compreende um mosaico de diferentes tipos de vegetação incluindo formações não florestais (formações herbáceas ante dunas, arbustivas de dunas, campos brejosos e manguezais) e florestais (florestas sobre dunas, florestas coluvionares, florestas aluvionares, caixetais e florestas sobre cordões litorâneos) (Piccolo 1992, Assis 1999). A área utilizada neste estudo é coberta por vegetação natural típica de cordões regressivos quaternários, com pouca ou nenhuma alteração antrópica (Ribeiro *et al.* 1994). O relevo é bastante plano, mas ligeiramente irregular devido a pequenos desníveis microtopográficos (sempre inferiores a 40 cm) característicos dos cordões litorâneos. Não é possível perceber, visualmente, diferenças na inclinação do terreno entre as parcelas estudadas. Os cordões litorâneos condicionam a formação de porções de solo mais seco

entre os canais inundados sazonalmente pela exposição do lençol freático, durante a estação mais chuvosa (Cesar & Monteiro 1995), ocasionando características típicas de áreas de Restingas (Suguió & Tessler 1984).

Nesta área da planície litorânea, a floresta apresenta pequeno porte, com árvores finas e alta densidade de indivíduos, sendo rara a ocorrência árvores com raízes tabulares e lianas lenhosas (Sanchez 2001).

#### ENCOSTA

As áreas de transição entre planície e encosta encontram-se bastante alteradas, tendo havido, em muitos locais, corte raso para agricultura (Garcia 1992). Onde a inclinação topográfica aumenta, no início da encosta, a floresta permanece praticamente intacta, não havendo vestígios de perturbações antrópicas recentes (Sanchez 2001). Distante aproximadamente 3 km em linha reta da área estudada na planície litorânea, e numa cota de altitude ao redor de 100 m, foram estudadas duas áreas distintas na encosta do Morro do Corisco: uma localizada nas margens do Rio da Fazenda e outra fora da influência deste rio.

O relevo na encosta é bastante variável. Ao longo das margens do Rio da Fazenda, foram observadas as maiores variações topográficas deste estudo. As áreas adjacentes ao rio apresentam relevo mais ou menos plano acompanhando seu leito. A declividade do terreno aumenta em direção à encosta devido ao barranco formado pela calha do rio. Fora da influência do rio, as parcelas foram alocadas ao longo de dois pequenos platôs unidos por um talude de inclinação variando entre 15 e 30 graus. Nestes locais da encosta, a vegetação possui grande porte, as árvores são altas com presença de raízes tabulares e lianas lenhosas (Sanchez 2001). Estas características têm sido consideradas típicas de florestas maduras (Hartshorn 1980).

## MÉTODOS

### DEFINIÇÃO DAS UNIDADES AMOSTRAIS E COLETA DE DADOS

Na planície litorânea, à 500 m da linha de maré mais alta na Praia da Fazenda, foram utilizadas 52 parcelas de  $10 \times 10$  m utilizadas no levantamento fitossociológico realizado por Cesar & Monteiro (1995). Este levantamento foi ampliado conforme esquema da Figura 1 a fim de obter-se uma área de amostragem contínua de 1 ha para proceder a análise dos padrões espaciais. Esta área será tratada daqui em diante como Área I. ( $23^{\circ}21'07''$  S e  $44^{\circ}51'06''$  W)

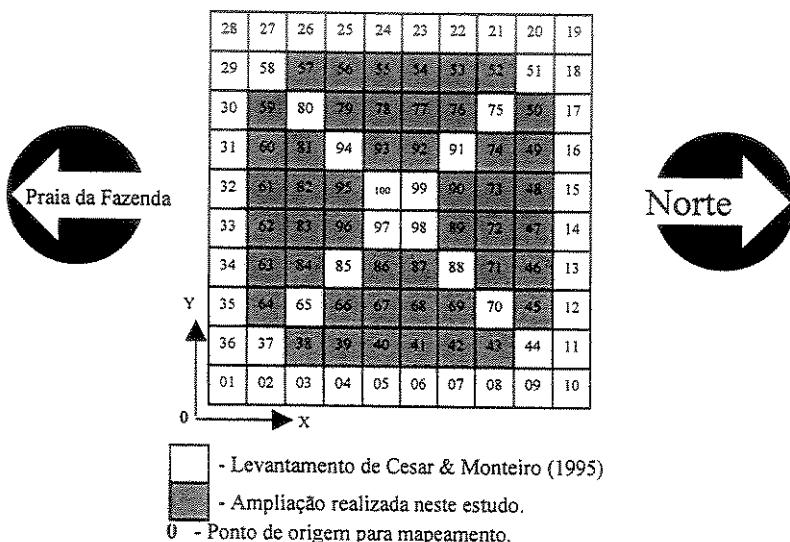


Figura 1. Esquema das parcelas amostradas na Área I (planície) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Nas parcelas ampliadas, todos os indivíduos presentes com PAP (perímetro à altura do peito)  $\geq 15$  cm foram plaqueados, medidos (diâmetro e altura), coletados e identificados. As parcelas amostradas inicialmente por Cesar & Monteiro (1995) foram reinventariadas e, para todos os indivíduos marcados, foram conferidas as identificações e feitas novas medições de PAP e altura. Os indivíduos mortos ou não encontrados foram excluídos e os indivíduos recrutados (aqueles que atingiram PAP  $\geq 15$  cm) foram plaqueados, medidos, mapeados, coletados e identificados.

Na área sob influência do Rio da Fazenda (tratada no texto como Área II - 23°19'58" S e 44°49'56" W), foram utilizadas 40 parcelas de 10 × 10 m alocadas por Sanchez (1994) (Figura 2). Na área fora da influência do rio (tratada como Área III - 23°20'12" S e 44°50'06" W), foram utilizadas 40 parcelas, de igual tamanho, estudadas por Gianotti (dados não publicados) (Figura 2). Nas duas áreas da encosta, foram adotados os mesmos critérios para o inventário realizado na Área I.

Todas as espécies amostradas tiveram seus frutos analisados, caracterizados morfológicamente e classificados segundo sua síndrome de dispersão (Van der Pijl 1982) (veja Capítulo 1).

#### CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL DAS UNIDADES AMOSTRAIS

No centro de cada parcela estudada foram retiradas amostras compostas da camada superficial (até 25 cm de profundidade) do solo, utilizando um trado de caneca de 1 litro. As amostras de solo foram analisadas pelo Departamento de Ciência do Solo da Universidade Federal de Lavras, sendo determinadas as seguintes características: pH em água, bases trocáveis ( $P$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ), alumínio trocável ( $Al^{3+}$ ), acidez titulável ( $H^+ + Al^{3+}$ ), soma das bases (S), matéria orgânica (MO) e frações granulométricas (areia, silte e argila). Os procedimentos de laboratório seguiram os protocolos da EMBRAPA (1979).

Além das características edáficas, em cada parcela foram consideradas as alturas médianas e máximas do dossel e a densidade de indivíduos. Na Área I, também foram registradas a presença ou ausência de clareiras e, durante o período de chuva, foi realizado um mapeamento das áreas que apresentavam afloramentos do lençol freático. A partir deste mapeamento foi possível determinar a área total alagada em cada parcela amostrada na Área I.

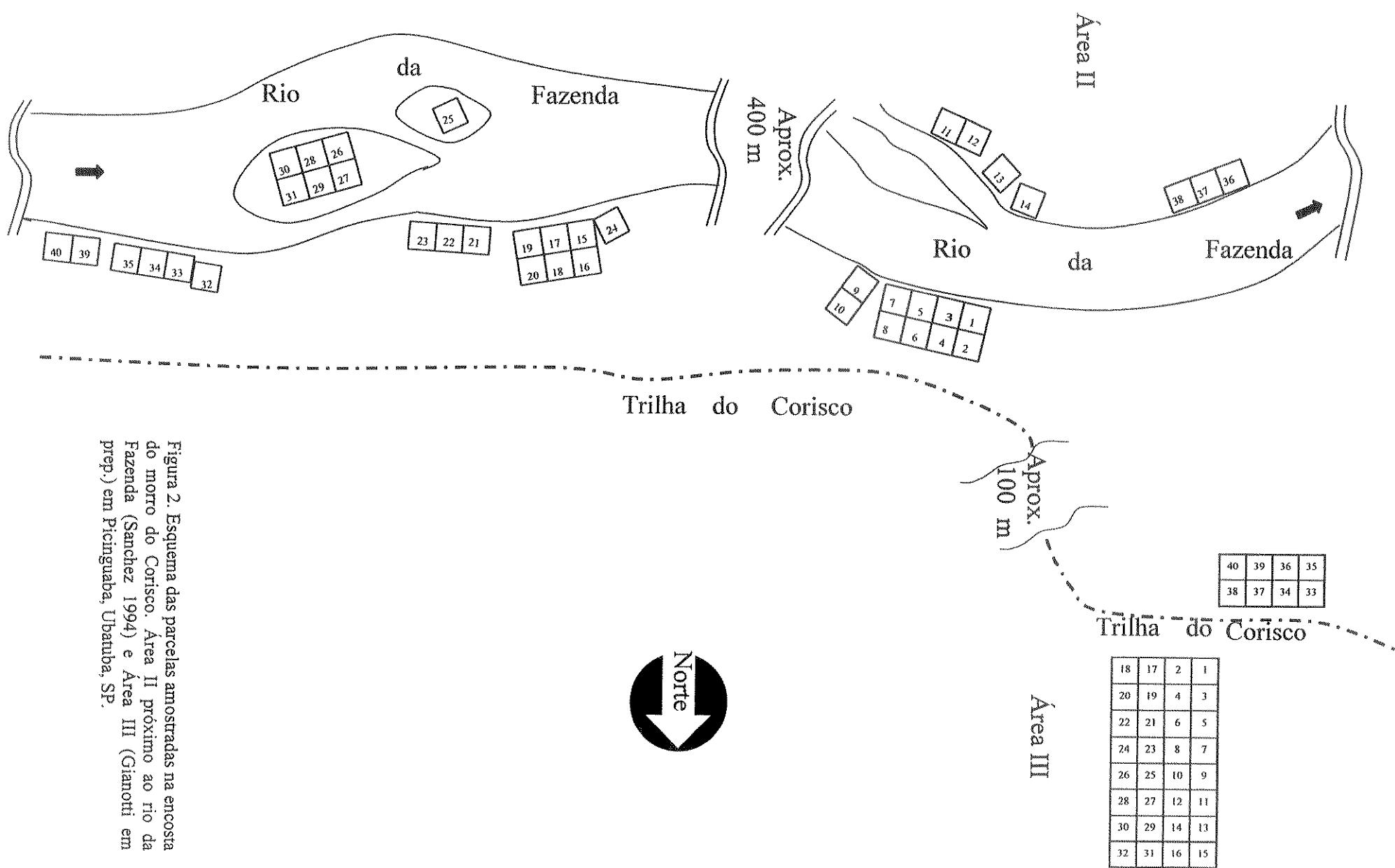


Figura 2. Esquema das parcelas amostradas na encosta do morro do Corisco. Área II próximo ao rio da Fazenda (Sanchez 1994) e Área III (Gianotti em prep.) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

## DETERMINAÇÃO DOS PADRÕES ESPACIAIS

Todos os indivíduos amostrados nas Áreas I, II e III foram mapeados, tomando-se as distâncias dos mesmos em relação às duas faces perpendiculares das parcelas. Essas medidas foram consideradas coordenadas X,Y de um eixo cartesiano, com a origem posicionada no vértice de cada parcela.

Dentre os diferentes métodos existentes para determinação de padrões espaciais, a amostragem por parcelas é conveniente, porque permite um melhor registro de informações sobre a vegetação e sobre o meio ambiente, para cada unidade amostral.

Seguindo as recomendações de Greig-Smith (1983), para espécies amostradas com 10 ou mais indivíduos, foram calculados os Índices de Dispersão (ID) que, segundo Hurlbert (1990), é um dos mais recomendados para análise de padrão espacial, apresentando uma determinação satisfatória da aleatoriedade e agregação, desde que coincida com outro índice, sendo o Índice de Morisita (IM) um dos mais indicados. Este método para determinação dos padrões espaciais foi escolhido por permitir uma análise padronizada e simplificada, independente das Áreas II e III (encosta) não serem contínuas (Figura 2).

O ID corresponde à razão entre a variância ( $S^2$ ) e a média ( $\bar{X}$ ) do número de indivíduos presentes em cada parcela (unidade amostral), sendo calculado da seguinte maneira:

$$ID = \frac{S^2}{\bar{X}} \quad (1)$$

O padrão espacial é considerado aleatório quando ID é igual a 1, regular quando é menor que 1 e agregado se for maior que 1. Para testar se ID difere significativamente de 1, foi usado o “teste t” seguindo as recomendações de Brower & Zar (1977):

$$t = \frac{\left| \frac{S^2}{X} - 1 \right|}{\sqrt{\frac{2}{(n-1)}}} \quad (2)$$

Segundo Brower & Zar (1977), o ID pode ser afetado pelo tamanho da população e pelo tamanho da parcela. Por outro lado, o Índice de Morisita (IM) não apresenta esta característica (isto é, não é afetado pela remoção aleatória de membros da população). Dessa forma, o IM foi calculado de acordo com as recomendações de Morisita (1959), da seguinte maneira:

$$IM = n \frac{\sum_{i=1}^n X_i^2 - N}{N(N-1)} \quad (3)$$

onde:

$n$  = número total de parcelas amostradas

$X_i$  = número de indivíduos na  $i$ -ésima parcela

$N$  = número total de indivíduos amostrados

Neste índice, quando uma distribuição é aleatória,  $IM = 1,0$ ; se a distribuição for perfeitamente uniforme  $IM = 0$ ; e se apresentar máxima agregação (todos indivíduos na mesma parcela)  $IM = n$  (número de unidades amostrais).

Para verificar o desvio do IM em relação a aleatoriedade, foi utilizado o teste estatístico Qui-quadrado para Índice de Morisita, seguindo as recomendações de Brower & Zar (1977):

$$\chi^2 = \left( \frac{n \sum_{i=1}^n x_i^2}{N} \right) - N \quad (4)$$

O tamanho amostral tem um efeito crítico na nossa percepção dos fenômenos ecológicos (Bellechumeur *et al.* 1997). Para populações agrupadas, o tamanho da unidade amostral capaz de determinar este padrão, é influenciado diretamente pelo tamanho do grupo de indivíduos (Crawley 1986). Existem muitas maneiras de se estudar as variações no padrão de agregação (Greig-Smith 1983). Na amostragem por parcelas, recomenda-se o uso de unidades amostrais de tamanhos crescentes e para cada tamanho calcula-se o IM (Hurlbert 1990). Com base no mapeamento realizado, os dados originais foram reorganizados, computando-se a densidade de árvores em parcelas de vários tamanhos. Os tamanhos de parcelas foram escolhidos de forma a incluir toda a área amostral original e, consequentemente, todos os indivíduos amostrados inicialmente. Na área da planície litorânea, foram considerados os seguintes tamanhos de parcelas: 1 m<sup>2</sup>, 4 m<sup>2</sup>, 8 m<sup>2</sup>, 16 m<sup>2</sup>, 25 m<sup>2</sup>, 50 m<sup>2</sup>, 100 m<sup>2</sup>, 400 m<sup>2</sup> e 2500 m<sup>2</sup>. Na encosta, devido a distribuição descontínua das parcelas amostradas (Figura 2), os dados foram reorganizados nos mesmos tamanhos de parcelas da planície, exceto 8 m<sup>2</sup>, 16 m<sup>2</sup> e 2500 m<sup>2</sup>, na Área II e 2500 m<sup>2</sup>, na Área III.

Para a planície litorânea foram feitas análises de agrupamento a partir de uma matriz de presença ou ausência das espécies, amostradas com mais de 10 indivíduos, empregando o coeficiente de similaridade de Jaccard e o método de agrupamento por médias não ponderadas (UPGMA), utilizando o programa FITOPAC (Shepherd 1995). Também foram feitas análises de componentes principais para as características ambientais observadas nas parcelas utilizando, o programa CANOCO (Ter Braak 1988).

## RESULTADOS

### CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL DAS UNIDADES AMOSTRAIS

#### ÁREA I - PLANÍCIE LITORÂNEA

As análises das amostras de solos mostraram que as parcelas são bastante homogêneas para a maioria dos parâmetros químicos e granulométricos analisados. Os parâmetros edáficos mais variáveis foram os teores de K<sup>+</sup> e P (Tabela 1).

Outras características como a densidade de indivíduos e altura do dossel foram mais variáveis entre as parcelas do que a maioria das propriedades de solos analisadas (Tabela 1). As proporções de áreas secas e com afloramento de lençol freático também foram bastante variáveis. No hectare estudado, houve um predomínio de parcelas com maior área alagável no lado sul e parcelas mais secas no lado norte (Figura 3).

Na análise de componentes principais (PCA), o primeiro eixo explicou 84% da variação total dos parâmetros ambientais analisados (Figura 4). Este eixo foi associado principalmente aos afloramentos do lençol freático e altura máxima do dossel. No primeiro eixo do diagrama de ordenação ocorreu uma clara separação entre parcelas secas, à esquerda do diagrama, e parcelas com inundação, à direita do diagrama. As parcelas secas apresentaram-se relativamente bem agrupadas e associadas a maiores alturas do dossel. Por outro lado, as parcelas alagáveis apresentaram-se nas áreas com clareiras e menor altura do dossel. As informações do segundo eixo não são tão claras e fornecem pouca explicação sobre a distribuição das parcelas no diagrama de ordenação (Figura 4).

Tabela 1. Características ambientais das parcelas amostradas nas áreas da planície litorânea e encosta em Picinguaba Ubatuba, SP

	Características dos solos										Altura dossel (m)	Nº Ind	Área (%)		
	Químicas						Físicas								
	PH	P	K	Ca	Mg	Al	S	MO	Areia	Silte	Argila	Méd	Máx		
			ppm	Meq/100cc				%	%	%	%				
Área I															
média	4.38	3.93	27.42	0.49	0.19	1.31	0.76	4.52	89.44	7.18	3.32	9.67	17.24	19.85	31.96
mediana	4.40	3.00	25.00	0.40	0.20	1.30	0.70	4.30	90.00	7.00	3.00	9.73	17.00	20.00	20.00
d. padrão	0.20	2.09	7.81	0.14	0.04	0.26	0.17	1.20	2.38	2.50	1.25	1.26	2.67	5.16	31.76
máximo	4.90	12.00	47.00	1.00	0.40	2.10	1.50	9.20	94.00	16.00	6.00	13.17	23.00	31.00	90.00
mínimo	3.60	2.00	14.00	0.30	0.10	0.70	0.50	2.60	82.00	2.00	1.00	6.63	9.50	9.00	0.00
Área II															
média	4.37	4.33	44.93	0.51	0.19	1.66	0.81	5.18	72.80	14.03	13.18	11.68	26.85	13.65	-
mediana	4.30	2.00	43.00	0.45	0.20	1.65	0.75	5.30	76.00	13.00	11.00	11.18	27.50	13.50	-
d. padrão	0.21	5.36	11.72	0.17	0.12	0.36	0.28	1.94	11.82	4.85	8.24	2.15	7.11	3.53	-
máximo	5.00	28.00	83.00	0.90	0.60	2.40	1.50	11.2	90.00	26.00	34.00	16.46	40.00	24.00	-
mínimo	4.10	1.00	28.00	0.30	0.10	0.70	0.50	1.40	40.00	4.00	3.00	7.05	13.00	6.00	-
Área III															
média	4.09	3.13	40.68	0.49	0.18	2.32	0.78	5.08	50.68	16.80	32.33	11.07	21.43	11.13	-
mediana	4.10	3.00	39.00	0.50	0.20	2.30	0.80	4.85	50.00	17.00	32.00	11.35	20.00	11.00	-
d. padrão	0.17	0.91	9.32	0.12	0.04	0.42	0.16	0.82	7.43	3.76	4.55	2.23	6.51	3.39	-
máximo	4.90	6.00	75.00	0.80	0.20	3.30	1.10	7.30	66.00	25.00	42.00	14.88	38.00	20.00	-
mínimo	3.80	2.00	27.00	0.30	0.10	1.50	0.50	3.80	38.00	10.00	23.00	6.50	9.00	5.00	-

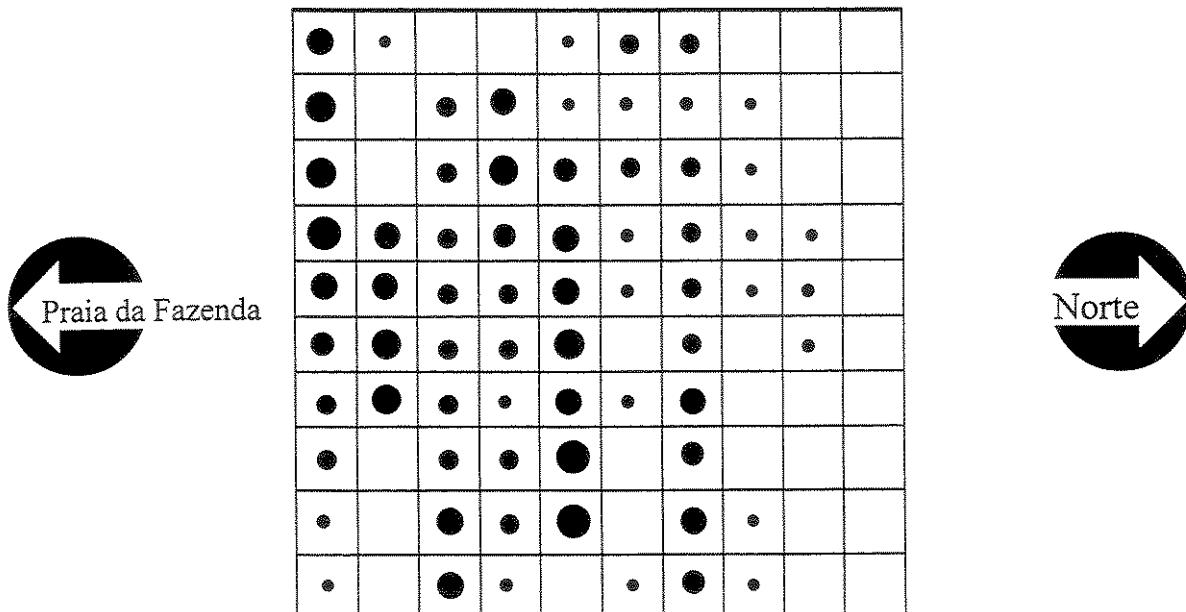


Figura 3. Esquema de afloramento do lençol freático durante os meses mais chuvosos na planície litorânea, Picinguaba, Ubatuba, SP. ● indicam parcelas com afloramentos. O tamanho do círculo em cada parcela equivale a área total inundada podendo variar entre 10 e 90 %.

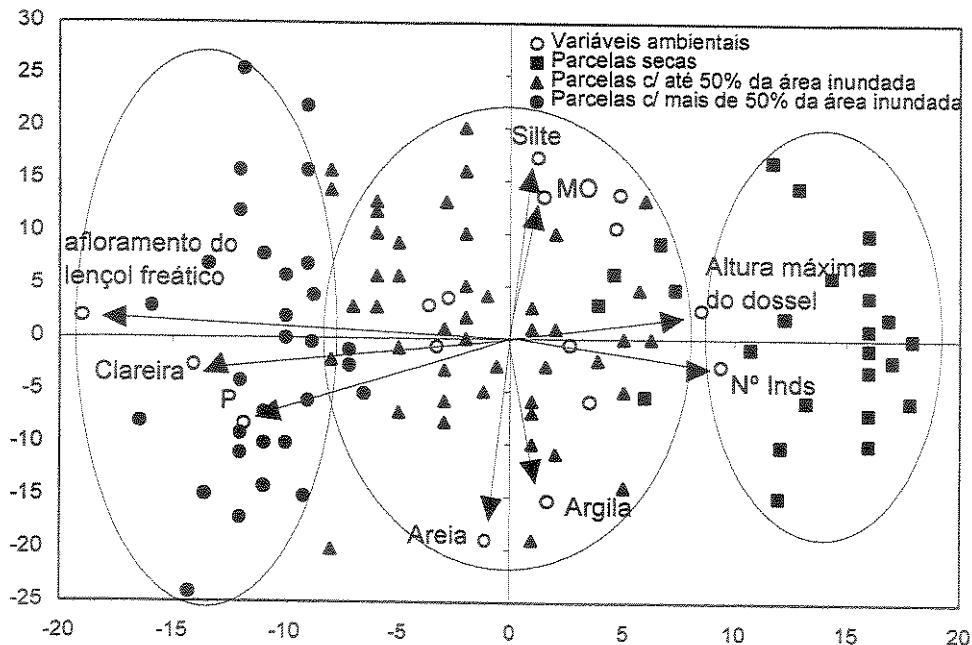


Figura 4. Gráfico de ordenação obtido por PCA das variáveis ambientais (propriedades fisico-químicas do solo, afloramento do lençol freático) e parâmetros fisionômicos e estruturais (altura máxima do dossel; nº de indivíduos por parcela) encontradas nas parcelas amostradas na planície em Picinguaba

## ÁREAS II E III – ENCOSTA

Nas Áreas II e III da encosta, as alturas máximas do dossel e características texturais dos solos (areia, silte e argila) além da densidade de indivíduos foram os fatores analisados que mais variaram (Tabela 1). Na Área II, os teores de  $K^+$  e P apresentaram grande variação.

Na análise de componentes principais para Área II, os fatores ambientais que apresentaram maior correlação com o primeiro eixo foram o pH e P. O segundo eixo foi associado principalmente com a Soma das Bases e  $Ca^{2+}$ . A porcentagem de variação nos dados foi pequena, sendo 32% para o primeiro eixo e 22% para o segundo. Na Área III, os fatores ambientais associados ao primeiro eixo foram a Soma das Bases,  $Ca^{2+}$  e P e a porcentagem de variação foi 25%. O segundo eixo foi associado principalmente com as características texturais do solo (areia, silte e argila), correspondendo a 23% da variação nos dados. Os fatores ambientais analisados não permitiram detectar variações do meio físico que pudessem ser relacionadas a distribuição espacial das espécies estudadas.

## PADRÕES ESPACIAIS E FORMAS DE DISPERSÃO

### ÁREA I - PLANÍCIE LITORÂNEA

Das 88 espécies encontradas na Área I, apenas 29 (32,9%) foram amostradas com 10 ou mais indivíduos (veja Tabela 1 - Capítulo 1). Entre as espécies mais abundantes, 27 foram zoocóricas, 2 anemocóricas e nenhuma autocórica (Tabela 2).

Mapas com a distribuição espacial dos indivíduos de cada uma dessas 29 espécies podem ser observados no Apêndice 2-1.

Em parcelas de 100 m<sup>2</sup>, o padrão espacial de todas as árvores amostradas na Área I, foi agrupado ID = 1,32 ( $t = 2,3 - P = 0,03$ ) e IM = 1,017 ( $\chi^2 = 130,8 - p = 0,02$ ).

Em todos os tamanhos de parcelas, para os quais os dados foram reorganizados, nenhuma das 29 espécies apresentou distribuição espacial uniforme (ID e IM < 1).

As duas espécies anemocóricas, *Kielmeyera petiolaris* e *Jacaranda puberula*, apresentaram padrões espaciais agrupado e aleatório, respectivamente. *K. petiolaris* (Figura 5A) não apresentou padrão agregado somente para unidades amostrais de 1 m<sup>2</sup>, enquanto *J. puberula* (Figura 5B) apresentou distribuição aleatória em todas os tamanhos de parcelas consideradas (Tabela 2).

Três espécies zoocóricas também apresentaram padrão aleatório em todos os tamanhos de parcelas analisados: *Andira fraxinifolia* (Figura 6A), *Eugenia brasiliensis* (Figura 6B) e *Faramea cf. latifolia* (veja Apêndice 2.1). Juntas, estas três espécies mais *Jacaranda puberula*, representaram 13,7% das espécies para as quais os padrões espaciais foram investigados na planície (29 espécies). As demais espécies, todas zoocóricas, apresentaram padrão espacial agrupado em pelo menos um tamanho de parcela analisado (Tabela 2).

Tabela 2. Índices de Dispersão (ID) e Morisita (IM) obtidos para populações arbóreas amostradas na planície litorânea (Área I) em Picinguaba, Ubatuba, SP. Os números grifados representam valores significativamente diferentes de 1 ( $p \leq 0,05$ ) indicando em todos os casos padrão espacial agregado. As famílias estão indicadas pelas 4 primeiras letras dos seus nomes.

Família	Espécie	Sín-drome dispersão	Tamanho da parcela (m <sup>2</sup> )																	
			1		4		8		16		25		50		100		400		2500	
			ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM		
Myrt	<i>Eugenia riedeliana</i>	Zoo	1,052	<b>15,873</b>	1,042	3,968	1,194	7,937	1,445	8,929	1,525	6,984	1,773	5,397	3,059	<b>6,825</b>	5,444	<b>4,048</b>	13,556	<b>2,076</b>
Myrt	<i>Myrcia multiflora</i>	Zoo	<b>1,040</b>	<b>5,877</b>	<b>1,088</b>	<b>3,673</b>	1,103	<b>2,571</b>	1,206	<b>2,571</b>	1,398	<b>2,939</b>	2,162	<b>3,820</b>	2,435	<b>2,733</b>	5,666	<b>2,366</b>	25,394	<b>1,892</b>
Anno	<i>Guatteria gomeziana</i>	Zoo	1,010	2,020	<b>1,102</b>	<b>3,608</b>	<b>1,061</b>	<b>1,768</b>	1,182	2,146	1,313	2,263	<b>1,467</b>	<b>1,939</b>	1,960	<b>1,960</b>	5,125	<b>2,000</b>	27,227	<b>1,795</b>
Aral	<i>Schefflera angustissima</i>	Zoo	0,995	0,000	1,074	<b>5,285</b>	1,095	3,623	1,146	3,019	1,410	<b>4,638</b>	1,735	<b>4,251</b>	1,731	<b>2,609</b>	2,522	<b>1,812</b>	3,159	<b>1,144</b>
Clus	<i>Kilmeyera petiolaris</i>	Anemo	0,997	0,000	<b>1,058</b>	<b>6,158</b>	1,185	<b>9,236</b>	<b>1,162</b>	<b>4,618</b>	1,345	<b>5,911</b>	<b>1,483</b>	<b>4,433</b>	1,414	2,463	1,629	<b>1,539</b>	4,816	<b>1,409</b>
Arec	<i>Euterpe edulis</i>	Zoo	1,015	1,606	0,980	0,803	1,113	1,566	1,274	1,687	1,539	1,863	1,887	1,709	2,558	1,619	6,175	<b>1,499</b>	14,875	<b>1,167</b>
Myrt	<i>Marlierea tomentosa</i>	Zoo	0,997	0,000	1,050	<b>5,040</b>	1,163	7,560	1,451	10,081	1,298	<b>4,839</b>	1,786	<b>6,048</b>	1,823	<b>3,629</b>	3,484	<b>2,923</b>	8,583	<b>1,734</b>
Myrt	<i>Myrcia acuminatissima</i>	Zoo	1,017	2,244	0,977	0,570	1,103	1,964	1,131	1,613	1,280	1,840	1,502	1,751	1,903	1,672	3,403	1,434	18,338	<b>1,391</b>
Clus	<i>Garcinia gardneriana</i>	Zoo	0,997	0,000	0,989	0,000	1,264	13,228	1,672	16,534	1,792	12,698	2,659	13,228	3,974	11,905	6,348	<b>5,754</b>	2,095	<b>1,122</b>
Myrs	<i>Myrsine umbellata</i>	Zoo	0,996	0,000	0,985	0,000	1,021	1,687	0,990	0,843	1,162	2,699	1,376	2,969	1,393	2,024	1,874	<b>1,552</b>	4,402	<b>1,269</b>
Myrt	<i>Gomidesia schaueriana</i>	Zoo	0,990	0,000	1,005	1,120	1,006	1,074	1,073	1,477	1,152	1,632	1,222	1,460	1,405	1,418	1,661	<b>1,165</b>	3,942	<b>1,092</b>
Euph	<i>Pera glabrata</i>	Zoo	0,990	0,618	0,985	0,849	1,001	1,004	1,033	1,081	1,079	1,124	1,182	1,143	1,754	1,294	4,134	1,296	16,694	<b>1,185</b>
Meli	<i>Guarea macrophylla</i>	Zoo	0,993	0,000	0,974	0,000	1,069	<b>2,331</b>	1,078	1,748	1,111	1,678	1,191	<b>1,585</b>	1,537	<b>1,818</b>	1,953	<b>1,352</b>	3,010	<b>1,093</b>
Euph	<i>Alchornea triplinervia</i>	Zoo	0,991	0,000	0,989	0,684	0,955	0,342	1,027	1,197	1,067	1,313	1,110	1,259	1,152	1,176	1,770	<b>1,218</b>	6,899	<b>1,208</b>
Aqui	<i>Ilex integerrima</i>	Zoo	0,998	0,000	0,994	0,000	0,988	0,000	0,976	0,000	0,962	0,000	0,925	0,000	1,101	1,667	1,156	1,250	4,667	<b>1,733</b>
Myrt	<i>Calyptanthes concina</i>	Zoo	0,999	0,000	0,995	0,000	0,990	0,000	0,979	0,000	0,967	0,000	1,078	2,198	1,013	1,099	1,500	1,923	4,286	<b>1,758</b>
Bign	<i>Jacaranda puberula</i>	Anemo	1,011	2,104	1,003	1,074	1,024	1,315	1,049	1,315	1,023	1,094	0,964	0,926	1,092	1,094	1,508	1,126	0,558	0,986
Faba	<i>Andira fraxinifolia</i>	Zoo	0,996	0,000	1,040	3,754	1,025	1,877	1,105	<b>2,815</b>	1,127	<b>2,402</b>	1,036	1,201	1,073	1,201	1,583	<b>1,389</b>	1,108	1,009
Myrt	<i>Eugenia brasiliensis</i>	Zoo	0,999	0,000	0,996	0,000	0,993	0,000	0,986	0,000	0,977	0,000	0,955	0,000	1,111	2,222	0,625	0,000	0,667	0,889
Rubi	<i>Faramea cf. latifolia</i>	Zoo	0,999	0,000	0,996	0,000	0,991	0,000	0,982	0,000	0,972	0,000	0,945	0,000	1,057	1,515	1,063	1,136	0,667	0,909
Prot	<i>Euplassa cantareirae</i>	Zoo	<b>1,059</b>	<b>20,161</b>	1,050	<b>5,040</b>	1,225	<b>10,081</b>	1,389	<b>8,821</b>	1,110	2,419	<b>1,535</b>	<b>4,435</b>	<b>1,634</b>	<b>3,024</b>	2,508	<b>2,167</b>	7,417	<b>1,621</b>
Cela	<i>Maytenus litoralis</i>	Zoo	<b>1,037</b>	<b>8,865</b>	1,024	2,313	1,004	1,108	1,092	2,216	<b>1,175</b>	<b>2,482</b>	1,350	<b>2,482</b>	1,493	2,039	2,991	2,017	8,944	<b>1,507</b>
Laur	<i>Nectandra oppositifolia</i>	Zoo	0,997	0,000	<b>1,061</b>	<b>6,614</b>	1,050	3,307	1,100	<b>3,307</b>	1,076	2,116	<b>1,223</b>	<b>2,646</b>	<b>1,665</b>	<b>3,439</b>	2,479	<b>2,315</b>	8,095	<b>1,788</b>
Myrt	<i>Eugenia umbelliflora</i>	Zoo	0,998	0,000	0,994	0,000	0,988	0,000	0,976	0,000	<b>1,213</b>	<b>6,667</b>	1,050	1,667	1,101	1,667	1,938	<b>2,500</b>	5,500	1,900
Mimo	<i>Inga subnuda</i>	Zoo	0,997	0,000	0,990	0,000	<b>1,127</b>	7,123	1,107	<b>3,561</b>	1,232	<b>4,558</b>	1,390	<b>3,989</b>	<b>1,486</b>	<b>2,849</b>	2,463	<b>2,350</b>	1,815	<b>1,094</b>
Mela	<i>Miconia rigidiuscula</i>	Zoo	0,998	0,000	0,991	0,000	0,982	0,000	1,052	2,470	1,294	<b>6,324</b>	<b>1,239</b>	<b>3,162</b>	<b>1,480</b>	<b>3,162</b>	2,710	<b>2,866</b>	2,478	1,202
Myrt	<i>Psidium cattleianum</i>	Zoo	0,999	0,000	0,996	0,000	0,993	0,000	0,986	0,000	<b>1,579</b>	<b>26,667</b>	1,558	<b>13,333</b>	<b>1,515</b>	<b>6,667</b>	1,250	1,667	0,667	0,889
Laci	<i>Lacistema pubescens</i>	Zoo	0,999	0,000	0,994	0,000	0,989	0,000	1,111	<b>5,952</b>	0,965	0,000	<b>1,198</b>	<b>3,810</b>	1,128	1,905	1,806	<b>2,381</b>	2,733	<b>1,371</b>
Nyct	<i>Guapira opposita</i>	Zoo	0,997	0,000	0,989	0,000	0,978	0,000	1,093	3,079	0,999	0,985	1,067	1,478	1,274	1,970	3,282	<b>2,956</b>	0,954	0,995

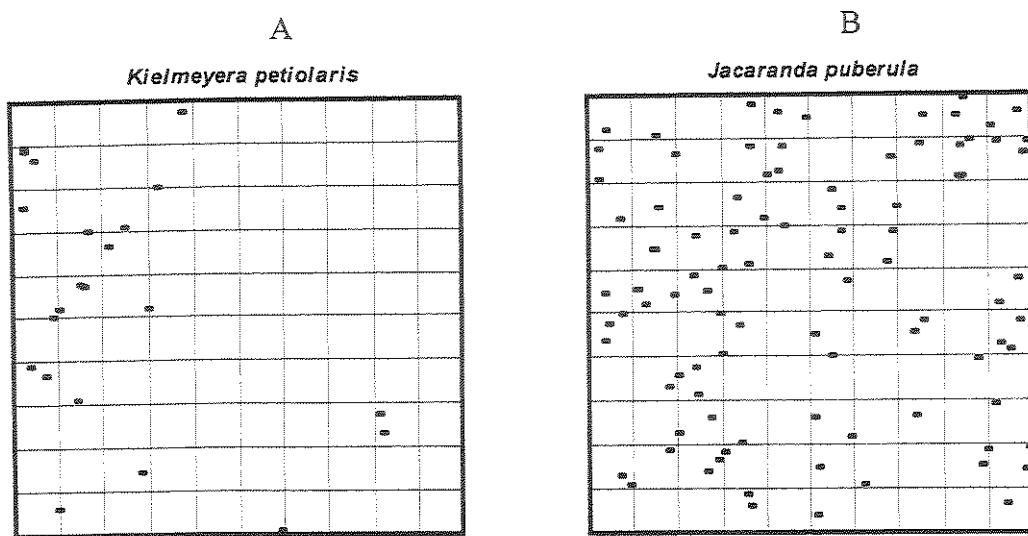


Figura 5. Padrão espacial dos indivíduos das duas espécies anemocóricas amostradas na planície litorânea de Picinguaba, Ubatuba, SP. (A) Distribuição agregada no lado sul da área de amostragem em *Kielmeyera petiolaris*. (B) Distribuição aleatória em *Jacaranda puberula*. Escala : 1 parcela = 10 × 10 m

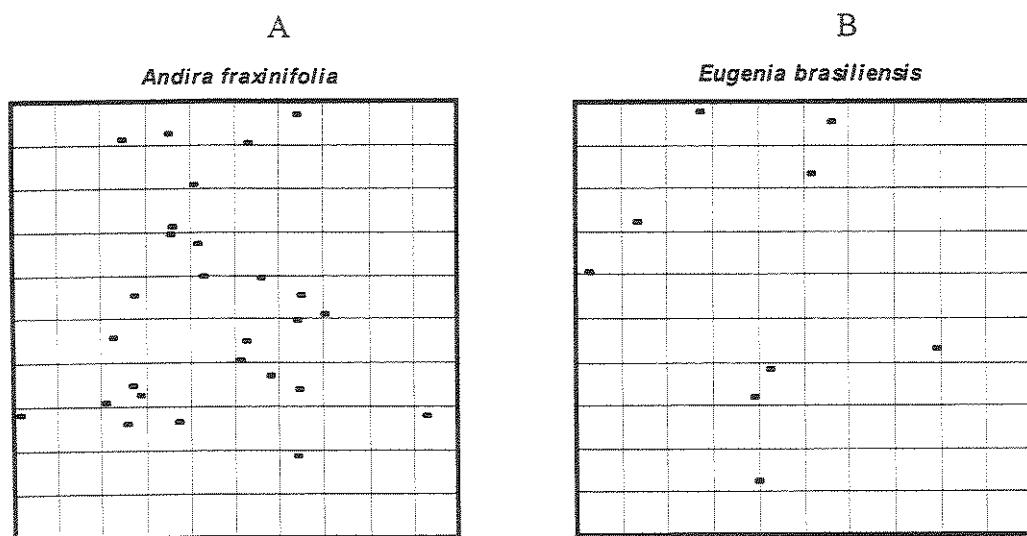


Figura 6. Padrão espacial aleatório apresentado por duas espécies zoocóricas na planície litorânea de Picinguaba, Ubatuba, SP. (A) *Andira fraxinifolia*. (B) *Eugenia brasiliensis*. Escala : 1 parcela = 10 × 10 m

As espécies *Eugenia riedeliana* e *Myrcia multiflora* apresentaram padrão agrupado em todos os tamanhos de parcela estudados (Tabela 2), sendo que *E. riedeliana* concentrou-se no centro da área estudada e *M. multiflora* ocorreu concentrada no lado sul da área de estudo (Figura 7).

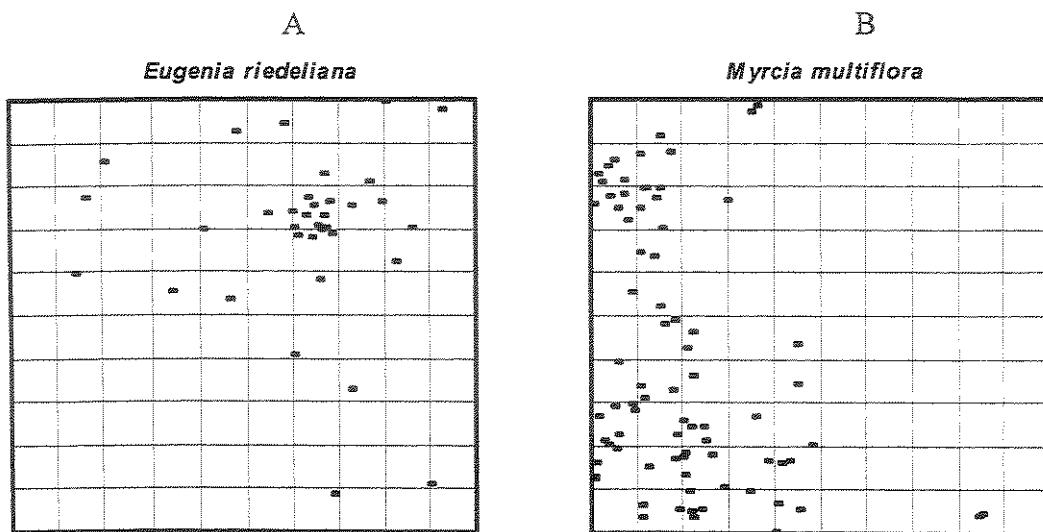


Figura 7. Espécies zoocóricas que apresentaram padrão espacial agregado em todos os tamanhos de parcelas considerados. (A) *Eugenia riedeliana*, fortemente agrupada próximo ao centro da área amostral. (B) *Myrcia multiflora* agrupada mais para o lado sul da área de amostragem. Escala : 1 parcela =  $10 \times 10$  m

*Guatteria gomeziana* e *Schefflera angustissima* apresentaram padrão agrupado em todos os tamanhos de parcela maiores que  $1\text{ m}^2$  e suas populações apresentaram-se separadas respectivamente ao norte e ao sul da área amostrada na planície (Figura 8). Além de *Guatteria gomeziana*, outras espécies como *Euplassa cantareirae* e *Nectandra oppositifolia* (veja Apêndice 2-1) ocorreram concentradas no lado norte da área amostrada na planície litorânea. Do lado sul, além de *Schefflera angustissima*, concentraram-se várias espécies como *Calyptrothecia concina* e *Myrsine umbellata* (veja Apêndice 2-1).

Para as espécies *Euterpe edulis*, *Marlierea tomentosa*, *Myrcia acuminatissima* e *Garcinia gardneriana* o padrão agregado foi observado em todas as parcelas maiores que  $4\text{ m}^2$  (Tabela 2).

Os agrupamentos de indivíduos das diferentes espécies foram detectados principalmente em parcelas maiores. Em parcelas de  $100\text{ m}^2$ , 65% das espécies (18 zoocóricas e 1 anemocórica) apresentaram distribuição espacial agrupada e, para parcelas de  $400$  e  $2500\text{ m}^2$ , mais de 70% das espécies estudadas apresentaram distribuição agrupada.

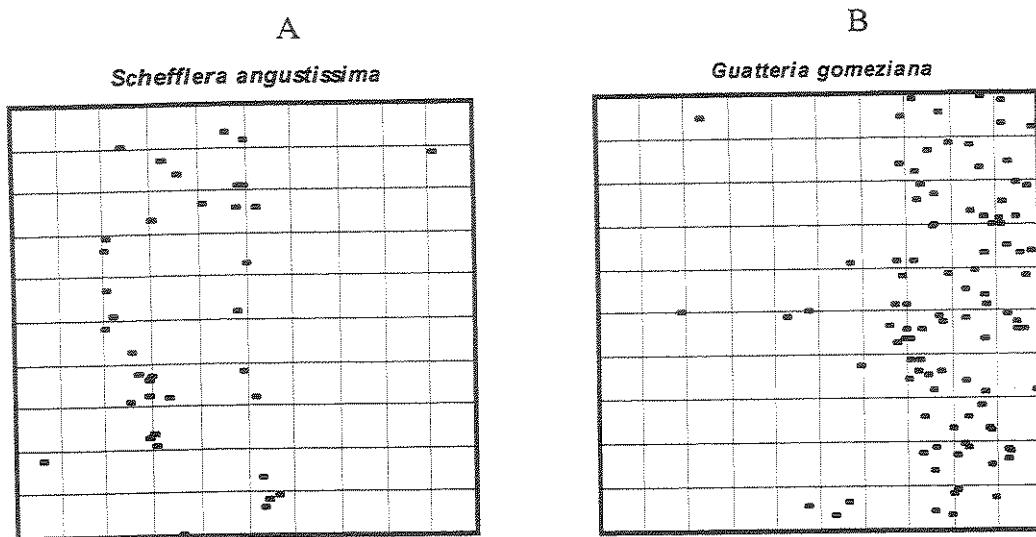


Figura 8. Distribuição espacial agrupada em lados opostos da área amostrada na planície litorânea em Picinguaba, Ubatuba, SP. (A) *Schefflera angustissima* no lado sul. (B) *Guatteria gomeziana* no lado norte. Escala : 1 parcela =  $10 \times 10$  m

Para a maioria das espécies (55%), uma vez detectado o padrão agregado num determinado tamanho de parcela, em todos os tamanhos de parcelas maiores o padrão espacial não se alterou. Por outro lado, nove espécies (31%) mudaram de padrão agrupado para aleatório e/ou de aleatório para agrupado, conforme o tamanho de parcela utilizado. *Euplassa cantareirae*, por exemplo, apresentou padrão aleatório em parcelas de 4 e  $25\text{ m}^2$  e distribuição agrupada, para os outros tamanhos de parcela analisados (Tabela 2).

Na análise de agrupamento realizada na Área I, houve a formação de dois grandes grupos no nível de fusão 0,2 (Figura 9). No lado direito do dendrograma, ficaram posicionadas parcelas que apresentaram maior encharcamento (mais que 50% da área) e no lado esquerdo as parcelas secas. As parcelas que apresentaram menos de 50% da área alagada ocorreram misturadas nos dois grupos (Figura 9).

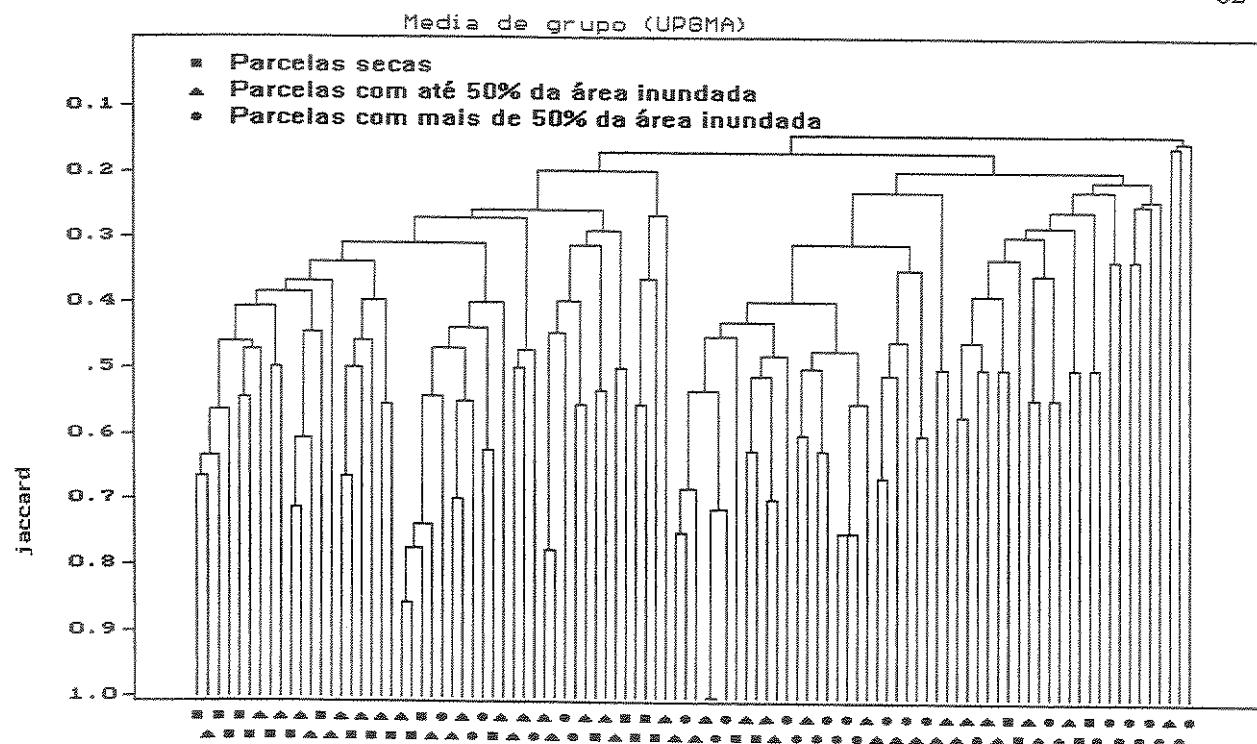


Figura 9. Dendrograma de similaridade florística entre parcelas amostradas na planície litorânea de Picinguaba construído por UPGMA usando índice de Jaccard.

## Área II - Encosta

Das 113 espécies arbóreas amostradas na Área II, somente 12 foram amostradas com mais de 10 indivíduos (veja Tabela 2 – Capítulo 1). Todas foram zoocóricas, exceto *Alsophylla sternebergii* (Cyatheaceae - Pterydophyta) que apresenta esporos dispersos pelo vento (Tabela 3). A única espécie em comum com a planície litorânea foi *Euterpe edulis*.

A distribuição espacial de cada uma das 12 espécies mais abundantes na Área II está disponível no Apêndice 2-2. Nenhuma das espécies apresentou padrão espacial regular (ID e IM < 1). Para oito espécies (66,6%), foi encontrado padrão espacial aleatório em qualquer tamanho de parcela analisado (Tabela 3).

Apenas quatro espécies apresentaram padrão espacial agrupado. *Euterpe edulis* (Figura 10A) apresentou distribuição agrupada apenas em parcelas de 100 m<sup>2</sup>. *Swartzia simplex* e *Coussarea nodosa* (Figura 10B) apresentaram padrão agrupado em diferentes tamanhos de parcelas. Apenas *Alsophylla sternebergii* apresentou padrão agrupado em todos os tamanhos de parcelas estudados (Tabela 3).

Tabela 3. Índices de Dispersão (ID) e Morisita (IM) obtidos para populações arbóreas amostradas na encosta (Área II) em Picinguaba, Ubatuba, SP. Os números grifados representam valores significativamente diferentes de 1 ( $p \leq 0,05$ ) indicando padrão espacial agregado. As famílias estão indicadas pelas 4 primeiras letras dos seus nomes.

Família	Espécie	Sín-drome dispersão	Tamanho da parcela (m <sup>2</sup> )															
			1		4		8		16		25		50		100		400	
			ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM
Arec	<i>Euterpe edulis</i>	Zoo	1,010	1,359	0,984	0,849					1,115	1,169	1,249	1,182	1,712	1,257		
Arec	<i>Syagrus pseudococos</i>	Zoo	0,994	0,000	1,056	3,333					1,010	1,067	1,020	1,067	0,959	0,933		
Cyat	<i>Alscophylla sternbergii</i>	N	1,429	79,051	1,848	39,526					3,399	18,340	4,332	12,964	7,482	12,490		
Elae	<i>Sloanea guianensis</i>	Zoo	0,994	0,000	0,975	0,000					0,920	0,492	0,995	0,985	1,069	1,108		
Faba	<i>Swartzia simplex</i>	Zoo	1,081	15,810	1,065	3,953					1,299	3,162	1,338	2,213	1,506	1,897		
Mon	<i>Mollinedia schottiana</i>	Zoo	0,996	0,000	0,986	0,000					0,912	0,000	0,823	0,000	1,051	1,143		
Myrt	<i>Eugenia lanceolata</i>	Zoo	0,996	0,000	0,985	0,000					1,031	1,333	1,063	1,333	1,385	2,000		
Myrt	<i>Eugenia mosenii</i>	Zoo	0,997	0,000	0,990	0,000					0,937	0,000	1,242	2,909	1,117	1,455		
Myrt	<i>Marlierea obscura</i>	Zoo	0,996	0,000	0,986	0,000					1,180	3,048	1,228	2,286	1,325	1,905		
Rubi	<i>Coussarea nodosa</i>	Zoo	0,990	0,000	1,167	5,398					1,277	2,159	1,454	1,943	1,446	1,457		
Rubi	<i>Rustia formosa</i>	Zoo	0,997	0,000	0,987	0,000					1,062	1,758	0,980	0,879	0,960	0,879		
Sapo	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	Zoo	0,991	0,000	1,026	3,505					0,937	0,721	0,927	0,841	0,909	0,901		

Tabela 4. Índices de Dispersão (ID) e Morisita (IM) obtidos para populações arbóreas amostradas na encosta (Área III) em Picinguaba, Ubatuba, SP. Os números grifados representam valores significativamente diferentes de 1 ( $p \leq 0,05$ ) indicando padrão espacial agregado. As famílias estão indicadas pelas 4 primeiras letras dos seus nomes.

Família	Espécie	Sín-drome dispersão	Tamanho da parcela (m <sup>2</sup> )															
			1		4		8		16		25		50		100		400	
			ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM	ID	IM
Arec	<i>Euterpe edulis</i>	Zoo	1,053	3,613	1,090	2,108	1,131	1,807	1,164	1,506	1,301	1,590	1,432	1,421	1,900	1,433	2,379	1,153
Bomb	<i>Eriotheca pentaphylla</i>	Anemo	0,996	0,000	0,986	0,000	0,972	0,000	1,078	2,381	1,314	4,571	1,363	3,048	1,462	2,286	1,667	1,429
Moni	<i>Mollinedia schottiana</i>	Zoo	1,113	15,152	1,150	5,682	1,118	2,841	1,419	4,261	1,165	1,818	0,963	0,909	0,925	0,909	0,677	0,909
Myrt	<i>Eugenia lanceolata</i>	Zoo	0,997	0,000	0,988	0,000	0,976	0,000	0,952	0,000	1,079	2,051	1,004	1,026	1,323	2,051	1,205	1,154
Myrt	<i>Eugenia tinguyensis</i>	Zoo	0,996	0,000	0,986	0,000	0,972	0,000	0,944	0,000	0,912	0,000	0,823	0,000	0,915	0,762	0,926	0,952
Myrt	<i>Marlierea obscura</i>	Zoo	0,996	0,000	0,983	0,000	0,966	0,000	1,043	1,634	1,005	1,046	1,010	1,046	0,792	0,523	0,716	0,850
Nyct	<i>Guapira opposita</i>	Zoo	0,995	0,000	1,193	11,696	1,175	5,848	1,139	2,924	1,099	1,871	1,305	2,339	1,402	1,871	0,520	0,760
Rubi	<i>Bathysa mendoncae</i>	Zoo	0,991	0,000	0,966	0,000	0,989	0,840	1,036	1,261	1,074	1,345	1,264	1,613	1,125	1,143	1,222	1,059
Rubi	<i>Coussarea nodosa</i>	Zoo	0,997	0,000	1,172	18,182	1,162	9,091	1,142	4,545	1,303	5,818	1,242	2,909	1,303	2,182	1,909	1,818
Rubi	<i>Coussarea porophylla</i>	Zoo	0,990	0,000	1,013	1,350	1,078	2,024	1,105	1,687	1,122	1,511	1,350	1,727	2,024	2,051	2,077	1,255
Rubi	<i>Faramea occidentalis</i>	Zoo	0,997	0,000	0,989	0,000	0,978	0,000	0,956	0,000	0,931	0,000	1,030	1,212	1,231	1,818	1,630	1,515
Sapo	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	Zoo	0,997	0,000	0,990	0,000	0,980	0,000	1,142	4,545	1,120	2,909	1,242	2,909	1,117	1,455	1,303	1,273

### Área III - Encosta

Das 98 espécies amostradas nesta área (Veja Tabela 1 - Capítulo 1), apenas 12 espécies foram amostradas com mais de 10 indivíduos, sendo 11 zoocóricas e uma anemocórica (Tabela 4). Apenas duas espécies (*Euterpe edulis* e *Guapira opposita*) foram amostradas em comum com a Área I - planície e seis espécies foram comuns com a Área II.

O mapeamento dos indivíduos pertencentes a cada uma das 12 espécies estudadas na Área III pode ser observado no Apêndice 2-3. Nesta área, também não foram encontradas espécies com padrão espacial regular.

A única espécie anemocórica estudada, *Eriotheca pentaphylla*, apresentou um padrão agregado em parcelas de 25, 50 e 100 m<sup>2</sup>, sendo que, nas demais escalas analisadas, o padrão encontrado foi o aleatório.

Seis espécies apresentaram padrão aleatório em qualquer tamanho de parcela analisado (Tabela 4), sendo incluídas neste grupo *Eugenia lanceolata*, *Marlierea obscura* (Figura 11A) e *Chrysophyllum flexuosum* (Figura 11B), que também apresentaram padrão aleatório na Área II.

Na Área III, entre as espécies que apresentaram padrão espacial agrupado, três também foram amostradas na Área II. *Coussarea nodosa* (Figura 12A) apresentou padrão agrupado nas mesmas escalas da Área II. *Mollinedia schottiana* apresentou padrão aleatório apenas em parcelas maiores que 25 m<sup>2</sup>, sendo que, na Área II, o padrão foi aleatório em todos os tamanhos de parcela analisados. Finalmente, *Euterpe edulis* (Figura 12B) mostrou um padrão agregado em todas as escalas consideradas (Tabela 4).

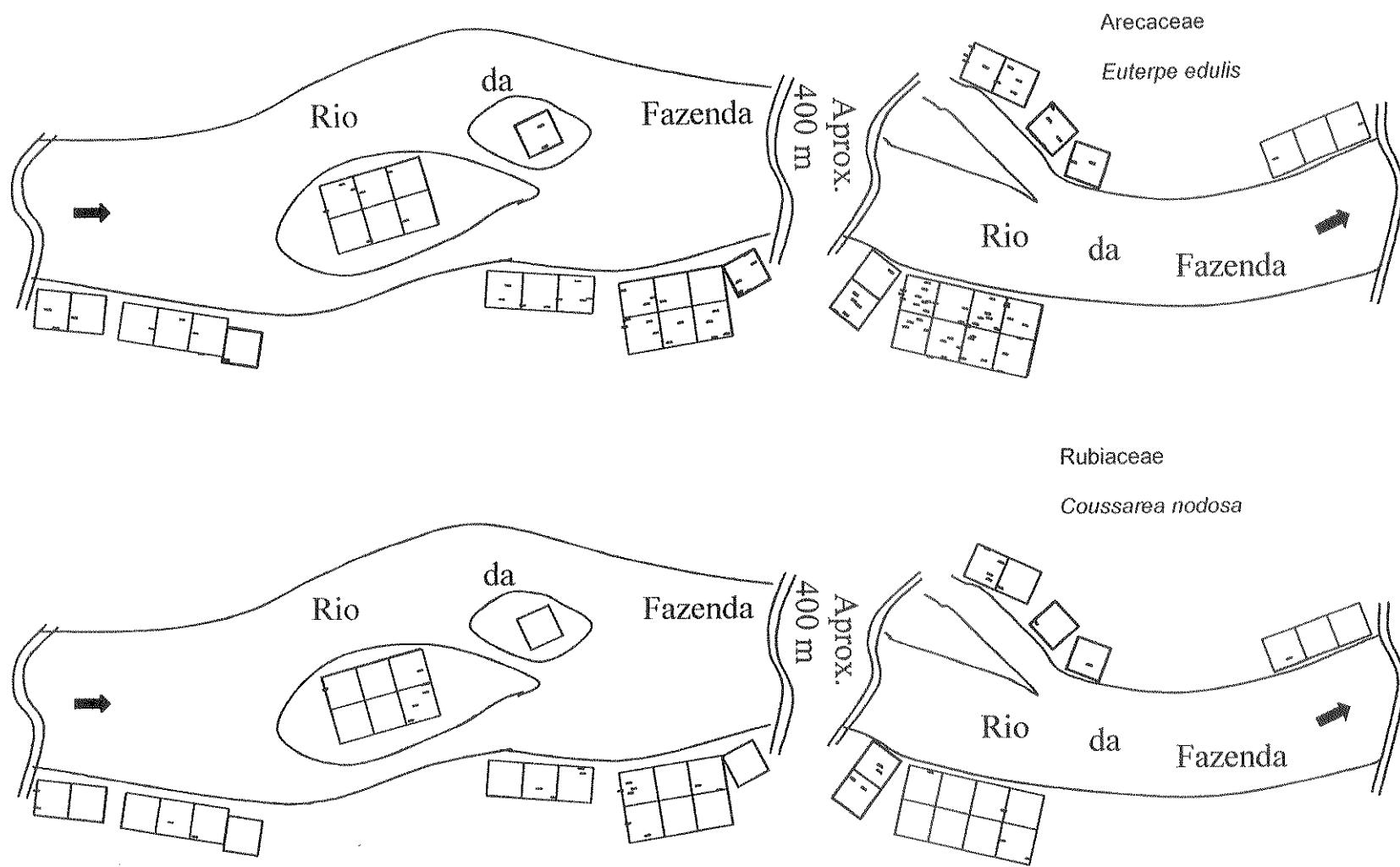
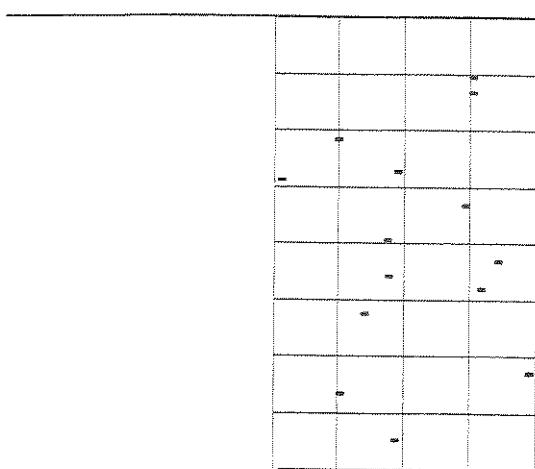
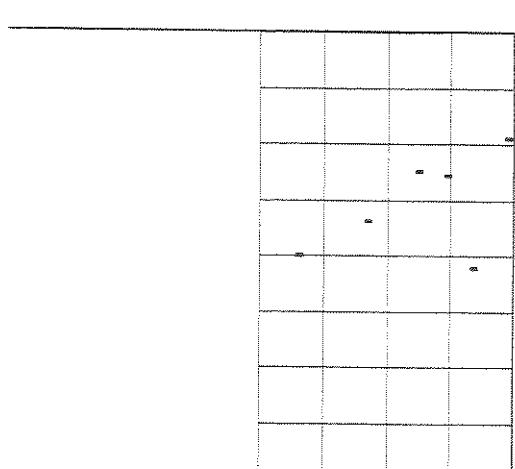


Figura 10. Padrão espacial agrupado para as espécies *Euterpe edulis* (A) e *Coussarea nodosa* (B) amostradas na Área II da encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP.  
Escala : 1 parcela = 10 × 10 m

*Marlierea obscura**Chrysophyllum flexuosum*

Trilha do Corisco



Trilha do Corisco

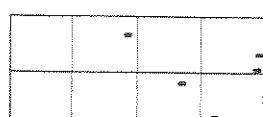
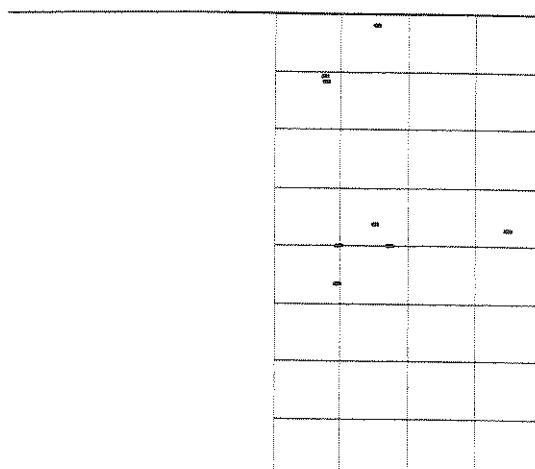
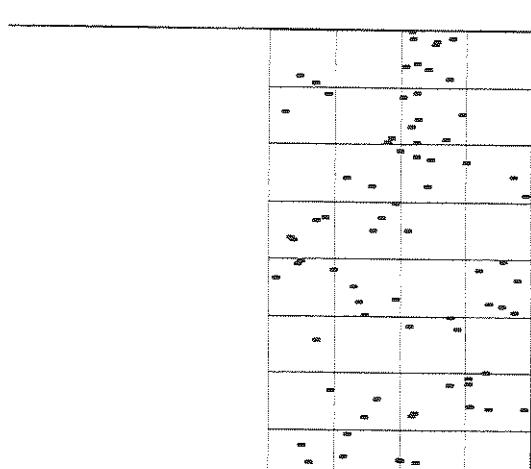


Figura 11. Distribuição aleatória para as espécies *Marlierea obscura* (A) e *Chrysophyllum flexuosum* (B) amostradas na Área III da encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP. Escala : 1 parcela = 10 × 10 m

*Coussarea nodosa**Euterpe edulis*

Trilha do Corisco



Trilha do Corisco

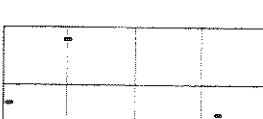


Figura 12. Distribuição espacial agrupada para as espécies *Coussarea nodosa* (a) e *Euterpe edulis* (b) da na Área III de amostragem na encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP. Escala : 1 parcela = 10 × 10 m

## DISCUSSÃO

### PADRÕES ESPACIAIS E SÍNDROMES DE DISPERSÃO

Em Picinguaba, os padrões espaciais de indivíduos adultos não refletiram o modo de dispersão. Espécies anemocóricas e zoocóricas não apresentaram nenhuma regularidade nos padrões espaciais observados que permitisse correlacioná-los aos modos de dispersão. Espécies como *Jacaranda puberula* e *Kielmeyera petiolaris*, ambas anemocóricas, apresentam padrões completamente distintos na planície litorânea. Além disso, espécies zoocóricas como *Guatteria gomeziana* e *Schefflera angustissima* apresentaram padrão de agregação em escalas similares às observadas para *K. petiolaris* (Tabela 2). Mesmo para espécies com frutos zoocóricos similares, como *Eugenia riedeliana* e *Eugenia brasiliensis*, para as quais foi observado o mesmo animal consumindo frutos e provavelmente dispersando suas sementes (veja Capítulo 1), os padrões espaciais observados foram completamente diferentes (Tabela 2).

Outra evidência de que os padrões espaciais em Picinguaba pouco refletem o modo de dispersão é o fato de que algumas espécies, que ocorreram em mais de uma área, apresentaram distribuições espaciais locais diferentes. *Euterpe edulis* apresentou padrões diferentes nas três áreas estudadas, em função da escala analisada. *Guapira opposita* mostrou-se agregada na Área I somente em parcelas grandes ( $400\text{ m}^2$ ) e na Área III em parcelas menores ( $4\text{ e }8\text{ m}^2$ ).

Embora a dispersão de sementes a partir da planta-mãe possa ter grande importância para sobrevivência da prole (Janzen 1970, Connell 1971) e, portanto, influenciar os padrões espaciais dos adultos (Hamill & Wright 1986, Stener *et al.* 1986, Houle 1992), os dados obtidos neste estudo mostram que não há nenhuma evidência de

que as formas de dispersão possam estar relacionadas aos padrões espaciais das espécies arbóreas em Picinguaba, pelo menos nas escalas aqui investigadas. Platt & Hermann (1986) também não encontraram relações entre as síndromes de dispersão e os padrões espaciais de espécies arbóreas numa floresta subtropical na Flórida. Forget *et al.* (1999), trabalhando numa floresta tropical da Guiana, não encontraram relações entre o modo de dispersão e os padrões espaciais de *Carapa procera* (Meliaceae) e *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), espécies arbóreas que possuem roedores como dispersores.

Alguns autores afirmam que as síndromes de dispersão podem ser relacionadas com a estrutura e fisionomia da vegetação (Hartshorn 1980, Howe & Smallwood 1982). Entretanto, a única característica fisionômica da comunidade arbórea em Picinguaba, que pode ser relacionada às síndromes de dispersão, foi a estratificação vertical da floresta (veja Capítulo 1). Howe & Smallwood (1982) sugerem a ocorrência de maior proporção de espécies anemocóricas nos estratos superiores da floresta e zoocóricas nos estratos inferiores. Este padrão foi observado em Picinguaba (Capítulo 1).

Em Picinguaba, sementes e plântulas de várias espécies (por exemplo, *Guatteria gomeziana*, e *Jacaranda puberula* na planície litorânea) podem ser encontradas por toda a área de estudo, independente da síndrome de dispersão (dados não apresentados). Para muitas destas espécies, o padrão espacial dos indivíduos adultos pode não corresponder à distribuição inicial das sementes, devido a fatores pós-dispersão e estabelecimento das plântulas.

Segundo Hill (1973), a distribuição espacial das espécies vegetais num dado local pode ser determinada por três grupos de fatores: a forma de crescimento dos indivíduos e o padrão de dispersão de suas sementes; a competição inter e intra-

específica durante o estabelecimento e diferenças ambientais da comunidade, sendo incluídas aqui variações no estádio sucessional que condicionam disponibilidade de luz, umidade e temperatura. Além destes fatores, as interações com inimigos naturais (predadores, patógenos e parasitas) também são importantes na determinação dos padrões espaciais de espécies arbóreas tropicais (Janzen 1970, Connell 1971, Augspurger 1984a).

#### PADRÕES ESPACIAIS, ESCALAS DE OBSERVAÇÃO E FATORES ASSOCIADOS

Em Picinguaba, a análise exploratória da distribuição espacial em diferentes escalas revelou uma complexa sobreposição de padrões, variando de agregado a aleatório. O padrão espacial dominante na planície foi o agregado, e na encosta foi o aleatório, sendo que não foram encontradas espécies com padrão regular.

Para florestas tropicais, Janzen (1970) e Connell (1971) hipotetizaram que o elevado número de predadores específicos poderia causar alta mortalidade de sementes e plântulas próximas a árvore mãe e que este efeito diminuiria à distâncias maiores. Este padrão de predação poderia gerar uma distribuição regular, com espaçamento entre árvores maior do que a distância de forrageamento dos predadores (Forman & Hahn 1980). Vários trabalhos mostraram que predadores ou patógenos específicos diminuem sua ação com o aumento da distância da planta mãe (Janzen 1971, Clark & Clark 1984, Pedroni 1995, Cintra 1997, Harms *et al.* 2000, Packer, & Clay, 2000). Entretanto, estes trabalhos não demonstram que o padrão regular seja influenciado por este mecanismo. Além destas possibilidades, uma interação repulsiva entre plântulas e adultos parentais poderia resultar em maior espaçamento de árvores coespecíficas, dirigindo o padrão espacial para a regularidade (Janzen 1970, Condit *et al.* 1992, Forget 1994, Forget *et al.*

1999).

Segundo Alencar (1984), as florestas tropicais são caracterizadas por apresentarem muitas espécies, baixa freqüência de cada espécie e distribuição regular de adultos. Muitos autores sugerem a distribuição espacial regular como sendo gerada por auto desbaste (Yoda *et al.* 1963, Forget *et al.* 1999). Estudos mostrando que competição entre árvores pode modificar o padrão agregado, tornando-o regular, foram feitos em florestas temperadas (Gavrikov & Stoyan 1995).

Os dados existentes na literatura indicam que o padrão de distribuição regular não é tão comum quanto o agregado e o aleatório. Poore (1968), considerando indivíduos com DAP > 90 cm, encontrou, em uma área de 26 ha na Malásia, que das espécies arbóreas mais abundantes, metade apresentou padrão aleatório e a outra metade mostrou padrão agrupado. Lang *et al.* (1971), estudando 130 espécies (DAP>2,5 cm), em 1,5 ha em Barro Colorado, Panamá, encontraram, entre as espécies pouco abundantes, três espécies com padrão agregado e duas com padrão aleatório. Das sete espécies mais comuns, seis apresentaram padrão agregado e uma aleatório. Em 13,4 ha de floresta em Barro Colorado, Hubbell (1979) encontrou 44 espécies com padrão agrupado e 17 espécies aleatória. Nakagima & Monteiro (1989) encontraram padrões espaciais agregados e aleatórios para duas espécies de *Styrax*, em duas áreas de cerrado no interior de São Paulo. Meirelles & Luiz (1995) estudaram 18 espécies no cerrado de Brasília, encontrando duas com padrão aleatório e 16 espécies com padrão agrupado. Oliveira-Filho *et al.* (1996), estudando quatro espécies num fragmento florestal em Lavras, MG, encontraram predomínio de espécies agrupadas. He *et al.* (1997), estudando 745 espécies numa floresta tropical da Malásia, encontraram 80,4% de espécies com padrão agregado, 19,5% com padrão aleatório e apenas uma com padrão

regular. Fazendo uma compilação de padrões espaciais em florestas tropicais e temperadas, Armesto *et al.* (1986) encontraram que a proporção de espécies com distribuição agrupada varia entre 75% a 100%. Estes estudos e os resultados encontrados em Picinguaba, demonstram que, nos ambientes tropicais, as espécies arbóreas apresentam padrões agrupados ou aleatórios mais do que seria esperado pela hipótese de espaçamento devido a ação de predadores ou patógenos específicos.

Em Picinguaba, a análise dos padrões espaciais em diferentes escalas mostrou que as espécies, tanto na planície quanto na encosta, apresentaram grupos de tamanhos diferentes e que os padrões espaciais internos destes grupos foram bastante variáveis. Vários autores consideram que o tamanho do grupo está intimamente relacionado às causas que condicionam sua formação (Legendre & Fourtin 1989). Em Picinguaba, a formação de agrupamentos não pode ser atribuída a uma única causa, sendo que numerosos fatores ecológicos devem estar envolvidos. Somente na Área I (planície litorânea), o agrupamento de espécies de grupos taxonômicos distintos, em escalas similares, parece indicar a existência de um mecanismo comum de geração deste padrão. Algumas espécies parecem responder a fatores ambientais específicos, relacionados às áreas de afloramento do lençol freático e/ou maior disponibilidade de luz. As espécies *Guatteria gomeziana* (Figura 8B), *Euplassa cantareirae*, *Maytenus litoralis* e *Nectandra oppositifolia* (veja Apêndice 2-1) concentraram-se ao norte da área de amostragem, onde não ocorreu afloramento de lençol freático e a altura do dossel foi maior. Por outro lado, *Schefflera angustissima* (Figura 8A), *Miconia rigidiuscula* (veja Apêndice 2-1) e *Kielmeyera petiolaris* (Figura 5A) ocorreram do lado sul, onde foram registrados os maiores afloramentos de lençol freático e menores alturas do dossel. A formação de dois agrupamentos distintos na análise de aglomerado pode ser considerada como mais um

indicativo de que estas espécies responderam a fatores ecológicos comuns.

Os padrões de distribuição dos indivíduos dentro dos agrupamentos variaram de aleatório com tendência a regularidade à aleatório com tendência a maior agregação, com a proximidade do centro do agrupamento. Espécies como *Schefflera angustissima* na Área I, *Coussarea nodosa* na Área II e *Erytheca pentaphylla* na Área III, parecem se ajustar ao primeiro padrão (aleatório tendendo à regularidade), onde os indivíduos dentro do grupo apresentaram uma fraca tendência à repulsão, o que pode indicar a utilização de recursos limitados ou a ação de predadores ou patógenos específicos como previsto pelo modelo de “Janzen & Connell”. Espécies como *Garcinia Gardneriana* e *Eugenia riedeliana* na Área I, *Swartzia simplex* na Área II, *Euterpe edulis* e *Mollinedia schotiana* na Área III enquadram-se no segundo caso (aleatório com tendência a agregação). Estas espécies apresentaram valores elevados de Índice de Morisita diminuindo até próximo de 1, à medida que se analisa o padrão espacial em parcelas de tamanhos maiores. Este padrão é indicativo de uma distribuição espacial que possui pontos de origem com alta densidade populacional, circundados por agrupamentos mais difusos, onde a densidade diminui à medida que se afasta do centro do agrupamento (Hubbell 1980). Padrões desse tipo são condizentes com um alto acúmulo de sementes sob a copa dos adultos e recrutamento nas proximidades da árvore parental independente da ação de predadores e patógenos, contrariando o padrão previsto pelo modelo de “Janzen & Connell”.

Em Picinguaba, na planície litorânea, os mapas de distribuição sugerem que, para muitas espécies, os padrões de agrupamento podem estar relacionados às variações do nível do lençol freático. Durante o verão (período mais chuvoso), os pontos mais baixos da planície podem apresentar água parada por vários dias seguidos. Variações

microtopográficas, da ordem de centímetros, em qualquer ponto, podem determinar diferentes períodos de submersão de sementes e plântulas. Algumas espécies, como *Guatteria gomeziana* (Figura 8B) e *Nectandra oppositifolia* (Apêndice 2-1) nitidamente estão ausentes em locais onde a drenagem é menor. A presença dos meandros sazonais em meio aos desniveis microtopográficos dos cordões litorâneos podem tornar a área inadequada para o crescimento de muitas espécies. A relação das espécies com estes desniveis microtopográficos pode ser interpretada como um efeito da duração da submersão. A formação de agrupamentos de diferentes espécies em áreas distintas, pode ser reflexo do estresse hídrico influenciando cada espécie de forma diferenciada. O mecanismo que determina esta correlação pode ser condicionado por uma aeração diferencial do solo (Siebel & Blom 1998), lixiviamento de nutrientes, acúmulo de partículas menores nas depressões, maior facilidade para obter água após a chuva nos períodos mais secos ou a combinação destes fatores (Greig-Smith 1979).

Mott & McComb (1974) descreveram diferenças evidentes na cobertura de ervas anuais em depressões e pequenas elevações no solo (com amplitude de 6 cm) na vegetação árida do Oeste da Austrália. Eles explicaram estas diferenças em termos da redistribuição das sementes pelo vento entre os pontos mais elevados e afloramentos de lençol freático, profundidade das raízes e alta concentração de nitrogênio nos montes. Este representa um clássico exemplo de controle ambiental na distribuição de determinada espécie.

Morton (1974), trabalhando numa duna fixada por gramíneas, encontrou que pequenos desniveis microtopográficos afetavam a quantidade de água disponível nos solos, provocando diferenças na composição de colóides húmicos, o que determinava variações na produtividade das plantas.

Em Picinguaba, na planície litorânea, é possível que mecanismo similar esteja ocorrendo. Pequenas diferenças microtopográficas devem influenciar, principalmente durante os períodos de alagamento, a disponibilidade de nutrientes necessários ao desenvolvimento dos indivíduos jovens, bem como os períodos de anoxia. Estas características ambientais determinariam os locais adequados para estabelecimento e sobrevivência das diferentes espécies. A segregação espacial das espécies, em função das variações microtopográficas, observadas na planície litorânea, é uma clara indicação da diferenciação dos nichos ocupados por elas. Vários autores observaram que solos bem drenados ou com drenagem pobre influenciam os padrões espaciais em florestas tropicais (Baillie *et al.* 1987, Ter Steege *et al.* 1993, Sabatier *et al.* 1997, Forget *et al.* 1999), determinando os mecanismos de diferenciação de nichos (He *et al.* 1997).

Além destes fatores, os processos de inundação observados na planície litorânea, também podem estar associados à formação de clareiras. O número de árvores mortas na metade sul (alagável) da área na planície foi significativamente maior que no lado norte (área mais seca) ( $\chi^2 = 9,76$ ;  $p = 0,02$ ) (Figura 13). Além disso, houve maior número de árvores mortas caídas ( $\chi^2 = 13,38$ ;  $p < 0,01$ ). É possível que os solos, durante os períodos de inundação, fiquem mais instáveis, favorecendo a queda de árvores nos pontos de maior alagamento. As alturas máximas foram inversamente correlacionadas com a áreas de inundação (Figura 14). Embora a correlação não seja muito forte ( $r = 0,351$ ) foi significativa ( $p < 0,01$ ) indicando que no lado mais alagável as árvores tendem a ser menores o que permite maior penetração de luz nos estratos inferiores.

Espécies com elevados requerimentos de luz podem se beneficiar quando dispersas para locais de maior luminosidade (Augspurger 1984b). Segundo Newbery *et*

*al.* (1986), a principal causa para formação de agrupamentos de espécies arbóreas, em pequenas escalas, é o recrutamento de muitos indivíduos em clareiras. Os processos de regeneração da fase de clareira têm sido freqüentemente associados à formação de agrupamentos (Poore 1968, Grubb 1977, Putz & Milton 1983, Armesto *et al.* 1986, Newbery *et al.* 1986, Brokaw 1986, Denslow 1987, San Jose *et al.* 1991).

Em Picinguaba, é possível que espécies como *Schefflera angustissima* e *Miconia rigidiuscula*, espécies consideradas pioneiras (Sanchez *et al.* 1999), possam se beneficiar do maior penetração de luz no lado sul da área amostrada na planície litorânea, em função da menor altura do dossel e da formação de clareiras com maior freqüência. A presença de *S. angustissima* ( $r = 0,47$   $p < 0,01$ ) e *M. rigidiuscula* ( $r = 0,35$   $p = 0,032$ ) foi correlacionada significativamente com parcelas que apresentaram menor altura do dossel e portanto maior luminosidade. Além disso, também é possível que estas espécies apresentem maior tolerância aos períodos de alagamento observados nestes locais.

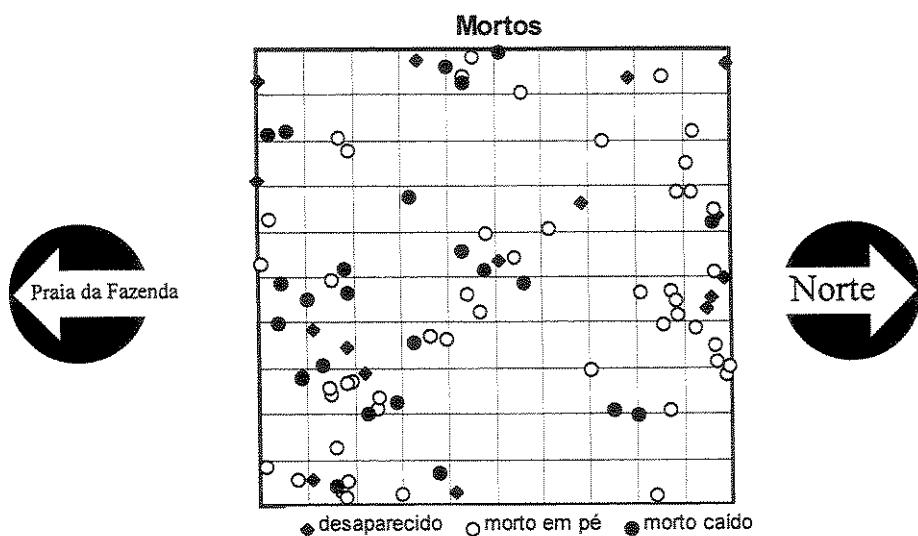


Figura 13. Distribuição espacial dos indivíduos mortos durante o período de cinco anos na planície litorânea de Picinguaba, Ubatuba, SP. Notar maior número de mortos caídos no lado sul da área amostral. Escala: 1 parcela = 10 × 10 m.

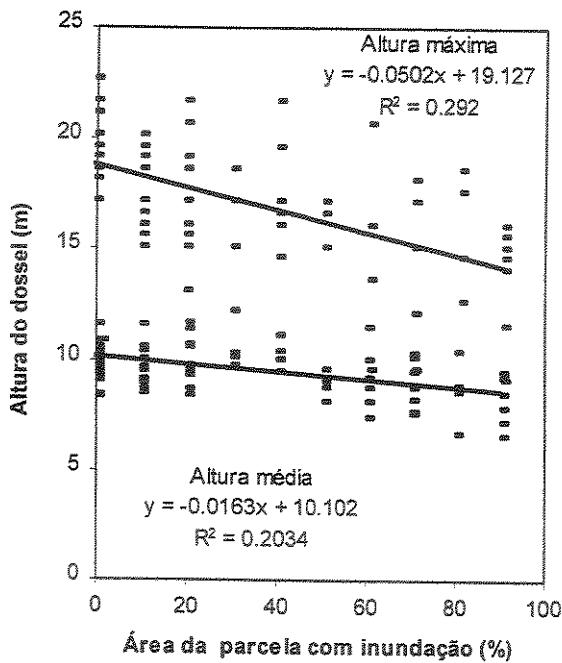


Figura 14. Relação altura do dossel e área de afloramento do lençol freático na planície litorânea em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Nas Áreas II e III da encosta, a maioria das espécies apresentou padrão espacial aleatório. O predomínio de padrões espaciais aleatórios tem sido explicado como resultado de distúrbios catastróficos como tempestades e furacões (Armesto *et al.* 1986, San Jose *et al.* 1991). Em Picinguaba, a área da encosta parece estar mais sujeita a ocorrência de tempestades de vento, que podem causar a derrubada de muitas árvores (veja Capítulo 3). Além disso, a Área II, pode estar sujeita a distúrbios freqüentes provocados pelo fluxo de água do rio durante períodos de alta pluviosidade. Estes fatores, em conjunto, poderiam favorecer a predominância de padrões aleatórios na encosta.

Nesta área, somente para *Alsophylla sternebergii* foi possível estabelecer uma causa para formação de agrupamentos, já que esta espécie pode apresentar

perfilhamento. Para as demais espécies que apresentaram padrão agregado, não foi possível inferir prováveis causas geradoras desse padrão. Os parâmetros ambientais analisados não evidenciaram diferenças no meio físico que permitissem compreender os fatores envolvidos na formação dos agrupamentos.

Embora as espécies arbóreas florestais pareçam mostrar preferências por nichos mais especializados, definidos por fatores topográficos e edáficos (Austin *et al.* 1972, Newbery & Proctor 1984), a distribuição final das espécies pode ser condicionada por eventos estocásticos, locais como a queda de árvores (Newbery *et al.* 1986). Assim, além das diferenças no substrato de fixação (microtopografia afetando a disponibilidade de nutrientes, água e oxigênio), a disponibilidade de luz e a freqüência de distúrbios catastróficos, também podem influenciar a formação dos padrões espaciais observados em Picinguaba.

Na planície litorânea é razoável esperar que o padrão espacial das espécies esteja sendo influenciado principalmente pela distribuição, no espaço e no tempo, de sítios favoráveis à germinação e ao desenvolvimento dos indivíduos jovens, bem como pelos diferentes graus de tolerância aos alagamentos sazonais que as espécies apresentam. Nenhuma dessas possíveis causas é mutuamente exclusiva, podendo ocorrer em maior ou menor intensidade dependendo da espécie considerada.

Mais do que respostas às perguntas iniciais, este estudo levantou novas questões e abriu novas perspectivas para investigações relacionadas à eco-fisiologia de germinação e estabelecimento de várias espécies.

**LITERATURA CITADA**

- ALENCAR, J. C. 1984. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazônia Central. 3. Distribuição espacial da regeneração natural pré-existente. *Acta Amazonica* 14: 255-279.
- ARMESTO, J. J.; MITCHELL, J. D. & VILLAGRAN, C. 1986. A comparison of spacial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 18: 1-11.
- ASSIS, M. A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP.** Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- AUGSPURGER, C. K. 1984a. Light requirements of neotropical tree seedlings a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- AUGSPURGER, C. K. 1984b. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- AUSTIN, M. P.; ASTHON, P. S & GREIG-SMITH, P. 1972. The application of quantitative methods to vegetation survey. III. A reexamination of rain forest data from Brunei. *Journal of Ecology* 60: 305-324.
- BAILLIE, I. C.; ASTHON, P. S.; COURT, M. M.; ANDERSON, J. A. R.; FITZPATRICK, E. A. & TINSLEY, J. 1987. Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on tertiary sediments in Central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 201-220
- BAROT, S.; GIGNOUX, J. & MENAUT, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- BELLECHUMEUR, C.; LEGENDRE, P. & MARCOTTE, D. 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Plant Ecology* 130: 89-98.
- BOOSE, E. R.; BOOSE, E. F. & LESBBLE, A. L. 1998. A practical method for mapping trees using distance measurements. *Ecology* 79: 819-827.

- BROKAW, N. V. 1986. Seed dispersal, gap colonization, and the case of *Cecropia insignis* Pp. 237-249. In: ESTRADA, A. & FLEMING, T. H (eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk. Publishers, Dordrecht.
- BROWER, J. E. & ZAR, J. H. 1977. *Field and laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa. 194 pp.
- CÉSAR, O & MOTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta sobre a restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), município de Ubatuba, SP. *Naturalia* 20: 89-105.
- CINTRA, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 641-658.
- CLARK J. S.; SILMAN, M.; KERN, R.; MACKLIN, E. & HILLERISLAMBERS, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- CLARK, D. A & CLARK, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- COMMES, D. A.; REES, M. & TURNBULL, L. 1999. Identifying aggregation and association in fully mapped spatial data. *Ecology* 80: 554-565.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1992. Recruitment of near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140: 261-286.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in prevent competitive exclusion in some marine animal and rainforest trees. In: *Dinamics of populations proceedings of Advanced Study Institute on Dinamics of Numbers in Populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- CRAWLEY, J. M. (ed.) 1986. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DIRZO, R. & DOMÍNGUES, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and seed dispersal. Pp. 237-249. In: ESTRADA, A. & FLEMING, T. H. (eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk. Publishers, Dordrecht.

- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1979. **Manual de métodos de análise de solo.** EMBRAPA/SNLCS, Rio de Janeiro.
- FORGET, P. M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed trees species in French Guiana. *Biotropica* 26: 408-419.
- FORGET, P. M.; MERCIER, F. & COLLINET, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 301-313.
- FORMAN, R. T. T. & HAHN, C. D. 1980. Spatial patterns of trees in a Caribbean semi-evergreen forest. *Ecology* 61: 1267-1274.
- GARCIA, F. C. P. 1992. A família Leguminosae na restinga do Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba, município de Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- GAVRIKOV, V. L. & STOYAN, D. 1995. The use of marked point process in ecological and environmental forest studies. *Environmental and Ecological Studies* 2: 331-344.
- GENTRY, A. H. 1990 (Ed.). **Four Neotropical rainforest.** Yale University Press, New Haven.
- GIANOTTI, E. (dados não publicados) **Comparação florística e fitossociológica entre áreas com diferentes estágios sucessionais da Mata Atlântica.** Tese de Doutorado junto ao programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Estadual de Campinas em fase de redação.
- GIGNOUX, J.; DUBY, C. & BAROT, S. 1998. Comparing the performances of Diggle's tests of spatial randomness for small samples with and without edge effect correction: application to ecological data. *Biometrics* 55: 166-177.
- GREIG-SMITH, P. 1979. Patterns in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 775-779.
- GREIG-SMITH, P. 1983. **Quantitative Plant Ecology.** 3. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.

- HAMILL, D. A. & WRIGHT, S. J. 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology* 67: 952-957.
- HARMS, K. E.; WRIGHT, S. J.; CALDERÓN, O.; HERNÁNDEZ, A. & HERRE, E. A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- HARTSHORN, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (supplement): 23-30.
- HAY, J. D.; BEZERRIL, M. X.; CALOURO, A. M.; COSTA, E. M. N.; FERREIRA, A. A.; GASTAL, M. L. A.; GOES-JÚNIOR, C. D.; MANZAN, D. L.; MARTINS, C. R., MONTEIRO, J. M. G.; OLIVEIRA, S. A.; RODRIGUES, M. C. M.; SEYFFARTH, J. A. S. & WALTER, B. M. T. 2000. Comparação do padrão de distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 341-347.
- HE, F.; LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J. V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- HILL, M. O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61: 225-236.
- HOULE, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 80: 99-108.
- HOWE, H. F & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-28.
- 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 coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- HURLBERT, S. H. 1990. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.

- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- KAREIVA, P., (Ed). 1994. Space: the final frontier for ecological research. *Ecology* 75: 1-47
- KOEPPEN, W. 1948. *Climatología*. México: Fondo de Cultura Económica.
- LANG, G. E.; KNIGHT, D. H. & ANDERSON, D. A. 1971. Sampling the density of tree species with quadrats in a species-rich tropical forest. *Forest Science* 17: 395-400.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- LEVIN, S. A. 1992. The problem of patterns and scale in Ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Pp. 106-119. In: MCDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A. & HARTSHORN G. S. (eds). *La Selva Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago.
- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York.
- MEIRELLES, M. L. & LUIZ, A. J. B. 1995. Padrões espaciais de árvores de um cerrado em Brasilia, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 18: 185-189.
- MELO-NETO, J. E. 1992. Implantação e manejo do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas 2. São Paulo, SP. *Anais*: 886-887.
- MORISITA, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series. F. (Biology)*. 2: 215-235.
- MORTON, A. J. 1974. Ecological studies of a fixed dune grassland at Newborough Warren, Anglesey. II. Causal factors of the grassland structure. *Journal of Ecology* 62: 261-278

- MOTT, J. J. & MCCOMB, A. J. 1974. Patterns in annual vegetation and soil microrelief in a arid region of western Australia. *Journal of Ecology* 62: 115-126.
- NAKAGIMA, J.N. & MONTEIRO, R. 1989. Padrões de distribuição espacial de espécies de Stirax (Stiracaceae) de Cerrados. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 30: 419-430.
- NEWBERY, D. M. & PROCTOR, J. 1984. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. IV. Associations between tree distribution and soil factors. *Journal of Ecology* 72: 475-493.
- NEWBERY, D. M.; RENSHAW, E. & BRUNIG, E.F. 1986. Spatial pattern of trees in kerangas forest, Sarawak. *Vegetatio* 65:77-89.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; COMISSÃO-NETO, A. A. & VOLPATO, M. M. L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of Montane Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 762-769.
- PACKER, A. & CLAY, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404: 278-281.
- PEDRONI, F. 1995 Ecologia da copaíba. Pp. 70-76. In: LEITÃO-FILHO, H.F. & MORELLATO, L.P.C. (eds). *Ecologia e Preservação de uma Floresta Tropical Urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp. Campinas, SP.
- PEMADASA, M.A. & GUNATILLEKE, C.V.S. 1981. Pattern in a rain forest in Sri Lanka. *Journal of Ecology* 69: 117-124.
- PENFOLD, G. C. & LAMB, D. 1999. Species co-existence in an Australian subtropical rain forest: evidence for compensatory mortality. *Journal of Ecology* 87: 319-329.
- PICCOLO, P. R. 1992. *Ensaio metodológico sobre ocupação humana e as transformações no mosaico ambiental na Fazenda de Picimguaba - SP (Parque Estadual da Serra do Mar), nos períodos de 1962 e 1990*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- PLATT, W. J. & HERMANN, S. M. 1986. Relationships between dispersal syndrome and characteristics of populations of trees in a mixed-species forest. Pp. 309-321. In: ESTRADA, A. & FLEMING, T. H. (eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk. Publishers, Dordrecht.

- POORE, M. E. D. 1968. Studies in Malaysian rain forest. I. The forest on Triassic sediments: Jengka Forest Reserve. *Journal of Ecology* 56: 143-196.
- PUTZ, F. E. & MILTON, K. 1983. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. Pp. 95-100. In: LEIGH, E. G., RAND, A. S. & WINDSOR, D. M. (eds). *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Press, Washington DC.
- REAL, L.A. & MCELHANY, P. 1996. Spatial pattern and process in plant-pathogen interactions. *Ecology* 77: 1011-1025.
- RIBEIRO, J. E. L. S., GARCIA, J. P. M. MONTEIRO, R. 1994. Distribuição das espécies de orquídeas na planície litorânea (Restinga) da Praia da Fazenda, Município de Ubatuba, SP. *Arquivos Biologia Tecnologia* 37(3): 515-26.
- ROSSI, R. E.; MULLA, D. J.; JURNEL, A. G. & FRANZ, E. H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological monographs* 62: 277-314.
- SABATIER, D.; GRIMALDI, M.; PRÉVOST, M-F.; GUILLAUME, J.; DOSSO, M. & CURMI, P. 1997 The influence of soil over organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 13: 81-108.
- SAN JOSÉ J. J.; FARIÑAS, M. R. & ROSALES, J. 1991. Spatial patterns of trees and structuring factors in a Trachypogon Savanna of Orinoco Llanos. *Biotropica* 23: 114-123.
- SANCHEZ, M. 1994. *Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba-SP)* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- SANCHEZ, M. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea ao longo de um gradiente altitudinal da Mata Atlântica*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- SANCHEZ, M.; PEDRONI, F.; LEITÃO-FILHO, H. F. & CESAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22 (1): 31-42.

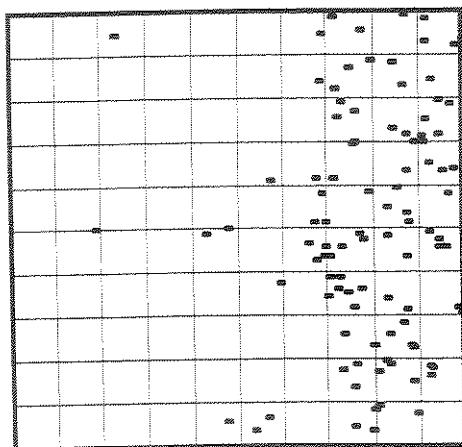
- SCARANO, F. R., RIBEIRO, K. T.; MORAES, L. F. D. & LIMA, H. C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:793-803.
- SHEPHERD, G. J. 1995. FITOPAC 1. Manual do usuário. Departamento de Botânica. Universidade Estadual de Campinas, SP.
- SIEBEL, H. N. & BLOM, W. P. M. 1998. Effects of irregular flooding on the establishment of tree species. *Acta Botanica Netherlands* 47: 231-240.
- STENER, R.W.; RIBIC, C.A. & SCHATZ, G. E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- 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. (Orgs.). *Restingas: origem, estrutura, processos*. CEUFF, Niterói.
- TER BRAAK, C. J. F. 1988. CANOCO – A FORTRAN program for canonical community ordination (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis. Version 2.1. Technical report LWA-88-02, TNO – Institute of Applied Computer Science. Wageningen.
- TER STEEGE, H.; JETTER, V. G.; POLAK, A. M. & WERGER, M. J. A. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in a Guiana. *Journal of Vegetation Science* 4: 705-716.
- THORINGTON, R.W.JR.; TANNENBAUM, B., TARAK, A. & RUDRAN, R. 1982. Distribution of trees on Barro Colorado Island: A five hectare sample. Pp. 83-94. In: LEIGH, E. G., RAND, A. S. & WINDSOR, D. M. (eds). *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Press, Washington DC.
- TILMAN, D. & PACALA, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pp. 13-25. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- TILMAN, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.

- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats.  
*Ecology* 75: 2-16.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of seed dispersal in higher plants. 3<sup>a</sup> ed.  
Springer-Verlag, Berlin.
- WALLACE, A.R. 1878. *Tropical nature and other essays*. London: Macmillan.
- WILLSON, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns.  
*Vegetatio* 107/108: 261-280.
- YODA, K.; KIRA, T. OGAWA, H. & HOZUMI, K. 1963. Intraspecific competition  
among higher plants. XI Self-thinning in over crowded pure stands under cultivated  
and natural conditions. *Journal of Biology of Osaka City University* 14: 107-129.

Apêndice 2.1. Distribuição espacial dos indivíduos das 29 espécies amostradas com mais de 10 indivíduos na planície litorânea de Picinguaba, Ubatuba, SP. As espécies estão apresentadas por ordem alfabética de família.

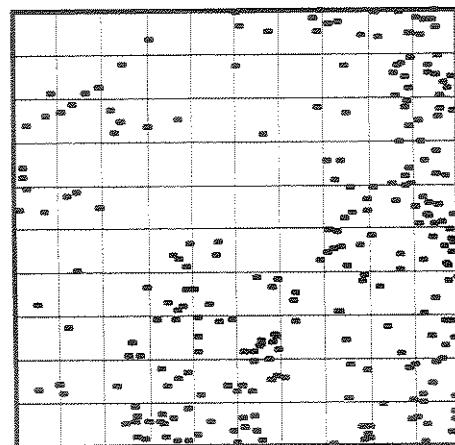
#### Annonaceae

*Guatteria gomeziana*



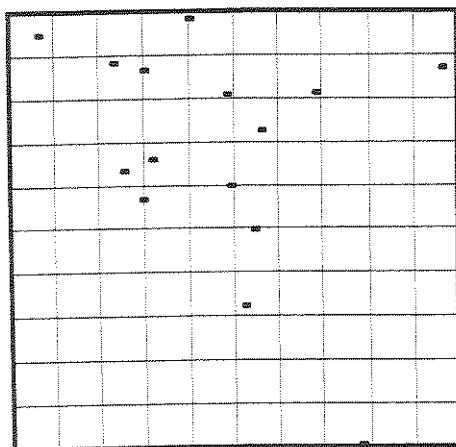
#### Arecaceae

*Euterpe edulis*



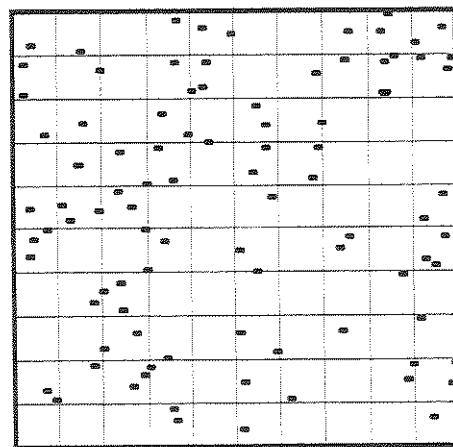
#### Aquifoliaceae

*Ilex integerrima*



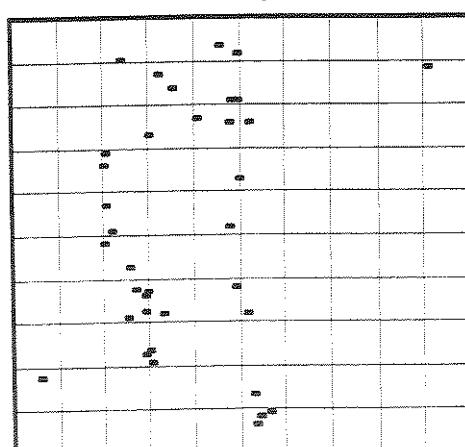
#### Bignoniaceae

*Jacaranda puberula*



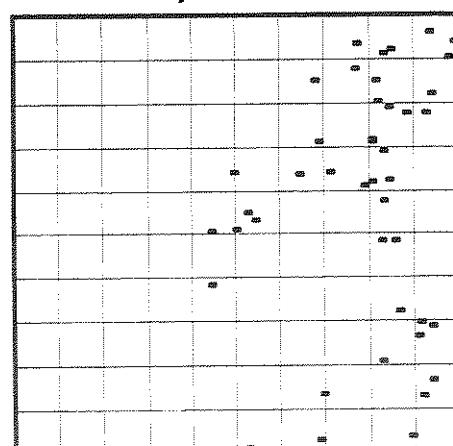
#### Araliaceae

*Schefflera angustissima*



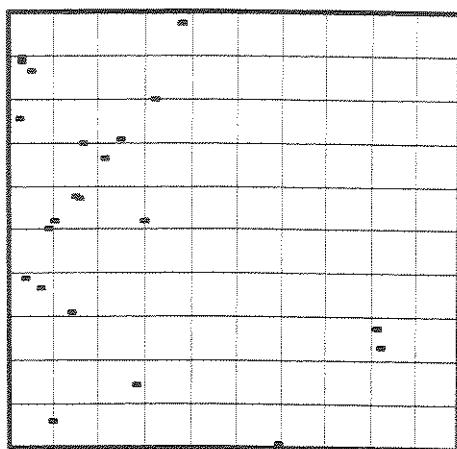
#### Celastraceae

*Maytenus litoralis*

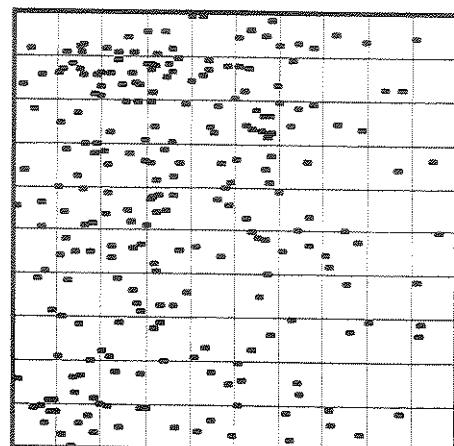


## Apêndice 2-1 Continuação

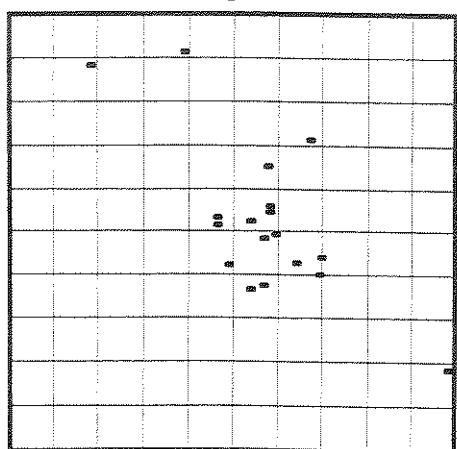
## Clusiaceae

*Kielmeyera petiolaris*

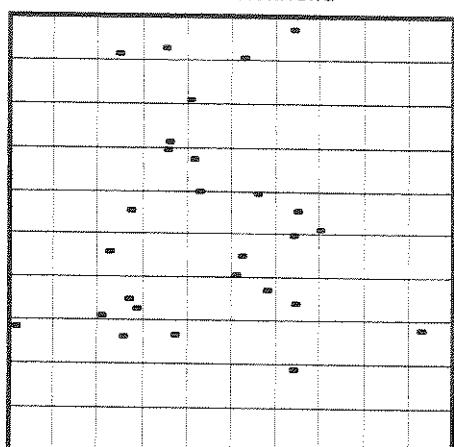
## Euphorbiaceae

*Pera glabrata*

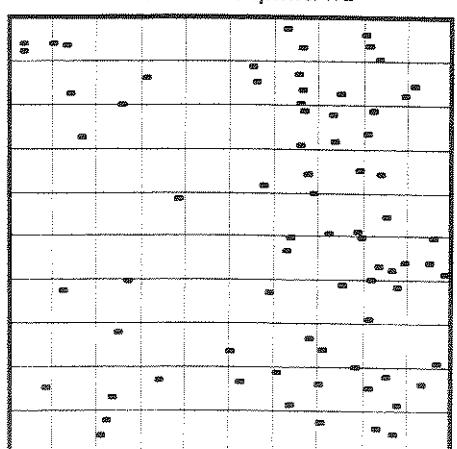
## Clusiaceae

*Garcinia gardneriana*

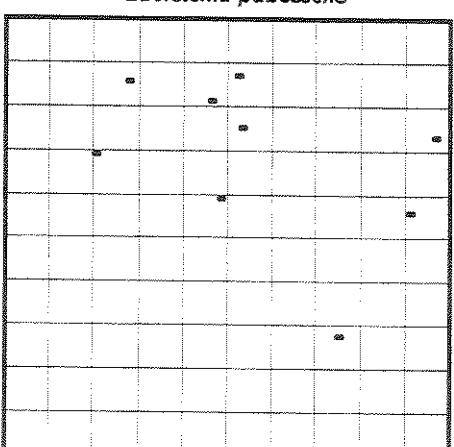
## Fabaceae

*Andira fraxinifolia*

## Euphorbiaceae

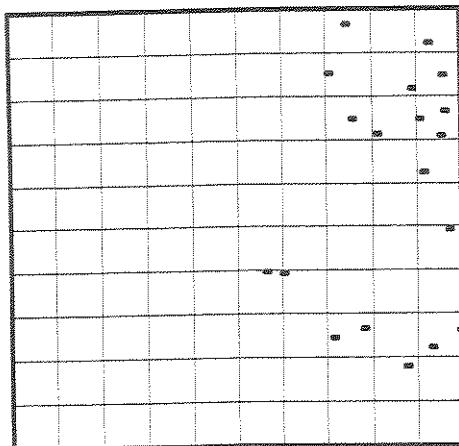
*Alchornea triplinervia*

## Lacistemaceae

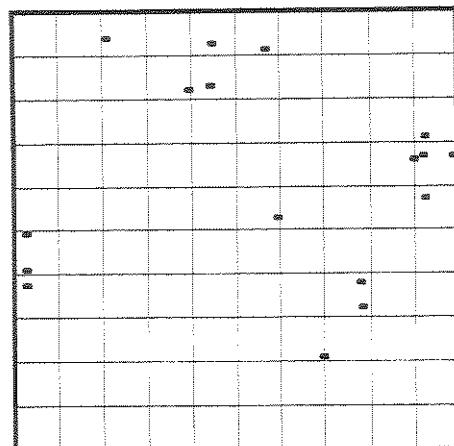
*Lacistema pubescens*

## Apêndice 2-1. Continuação

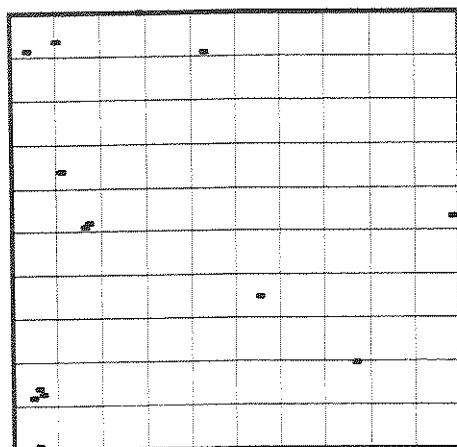
## Lauraceae

*Nectandra oppositifolia*

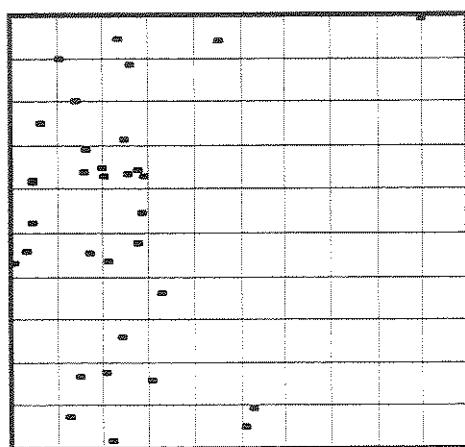
## Mimosaceae

*Inga subnuda*

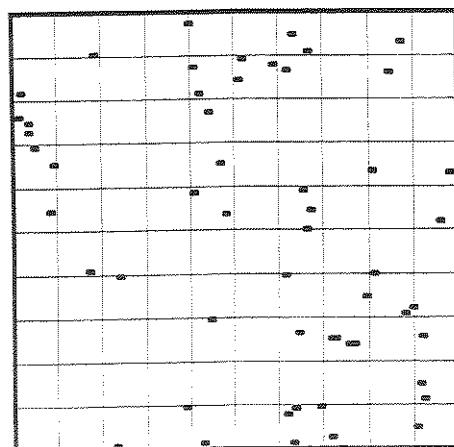
## Melastomataceae

*Miconia rigidiuscula*

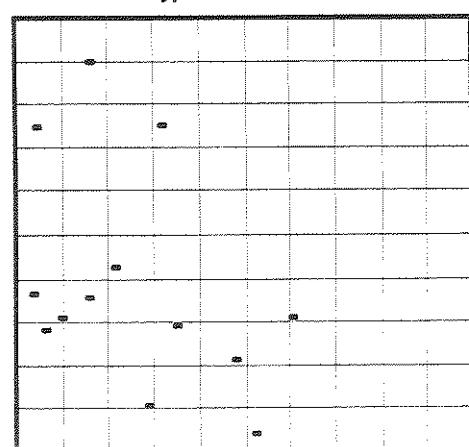
## Myrsinaceae

*Rapanea umbellata*

## Meliaceae

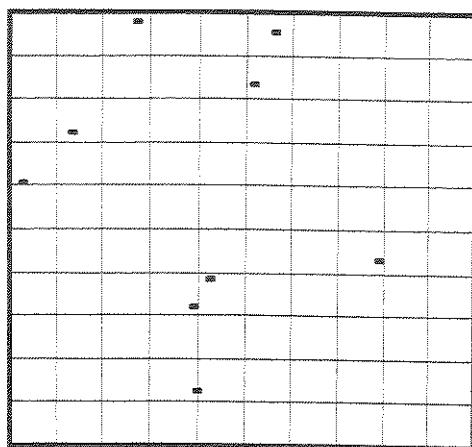
*Guarea macrophylla*

## Myrtaceae

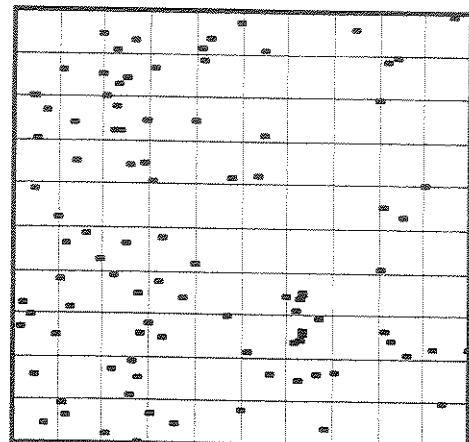
*Calyptranthes concina*

## Apêndice 2-1 Continuação

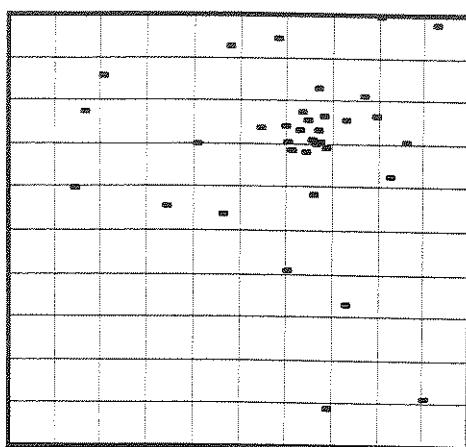
## Myrtaceae

*Eugenia brasiliensis*

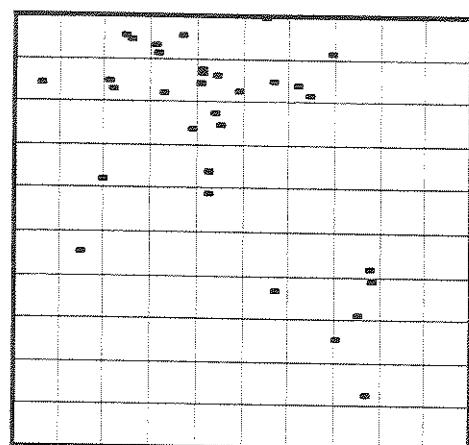
## Myrtaceae

*Gomidesia schaueriana*

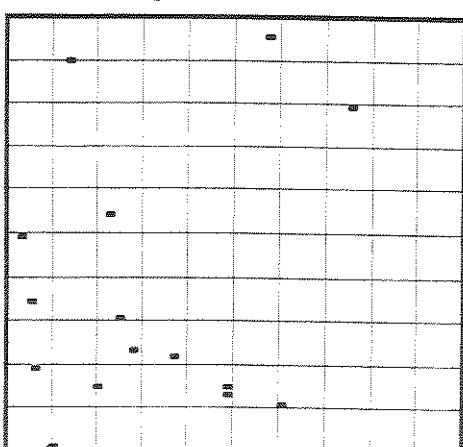
## Myrtaceae

*Eugenia riedeliana*

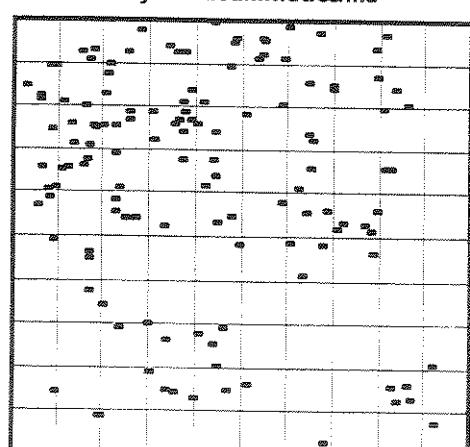
## Myrtaceae

*Marlierea tomentosa*

## Myrtaceae

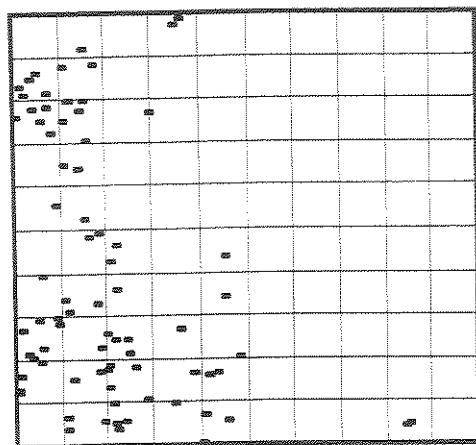
*Eugenia umbelliflora*

## Myrtaceae

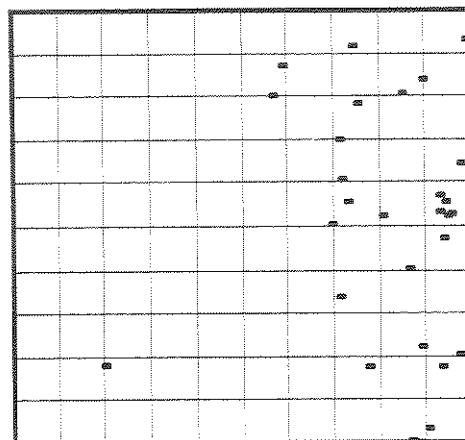
*Myrcia acuminatissima*

## Apêndice 2-1 Continuação

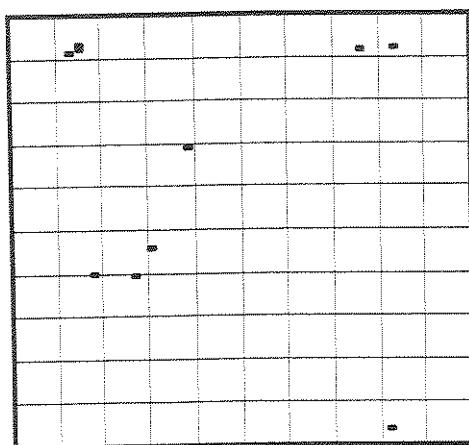
## Myrtaceae

*Myrcia multiflora*

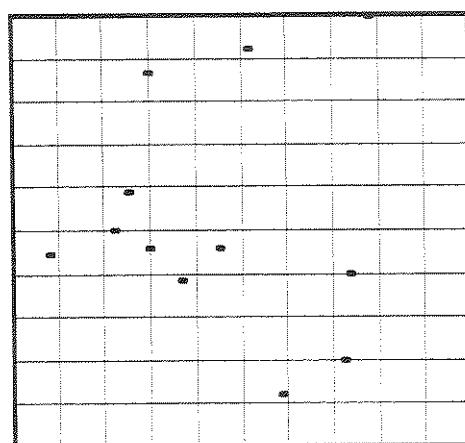
## Proteaceae

*Euplassa cantareirae*

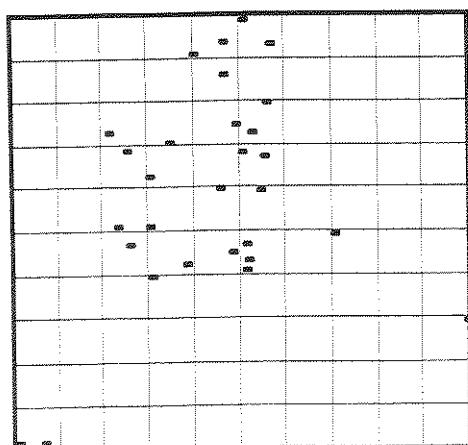
## Myrtaceae

*Psidium cattleianum*

## Rubiaceae

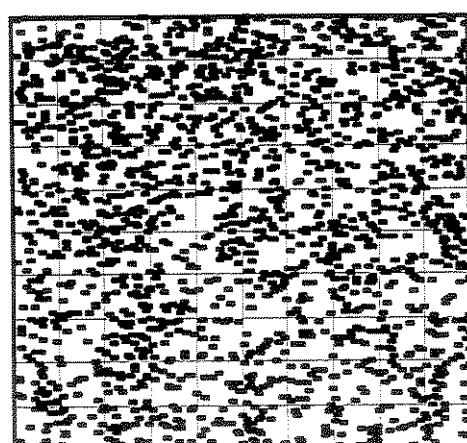
*Faramea cf. latifolia*

## Nyctaginaceae

*Guapira opposita*

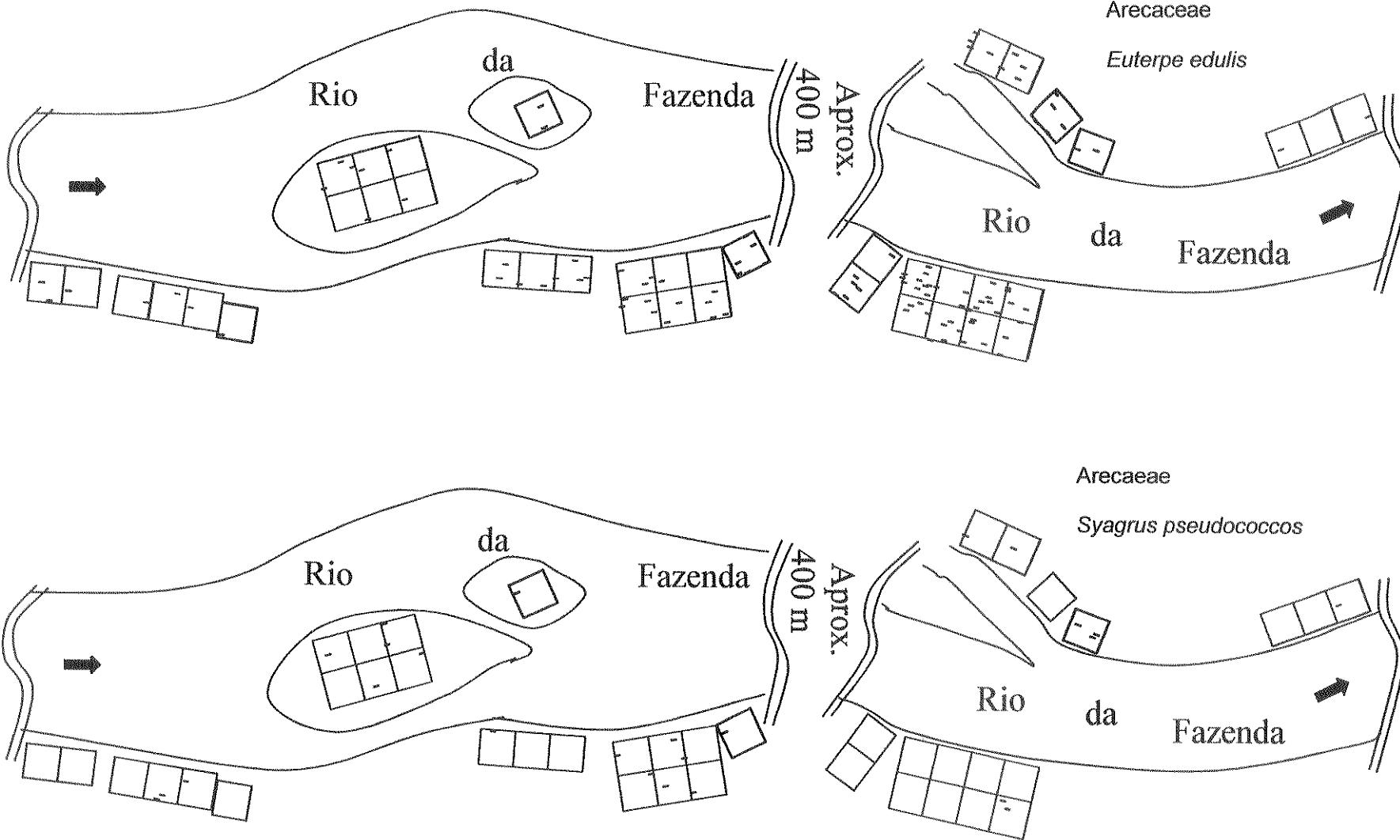
## Todas as espécies em conjunto

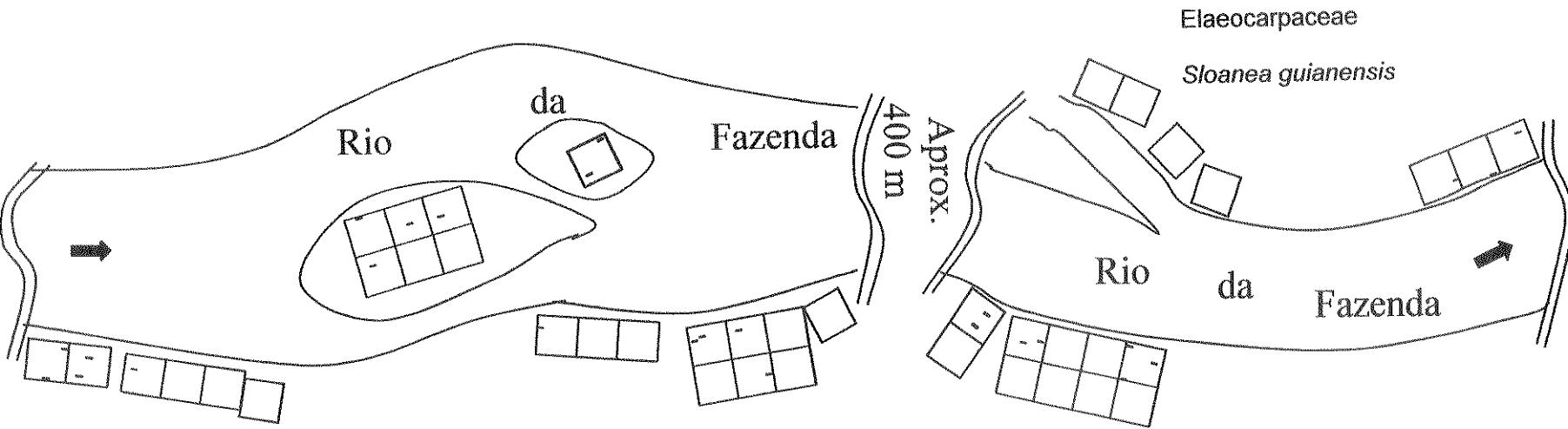
## Comunidade



Apêndice 2.2. Distribuição espacial dos indivíduos das 12 espécies amostradas com mais de 10 indivíduos na Área II encosta de Picinguaba, Ubatuba, SP. As espécies estão apresentadas por ordem alfabética de família.

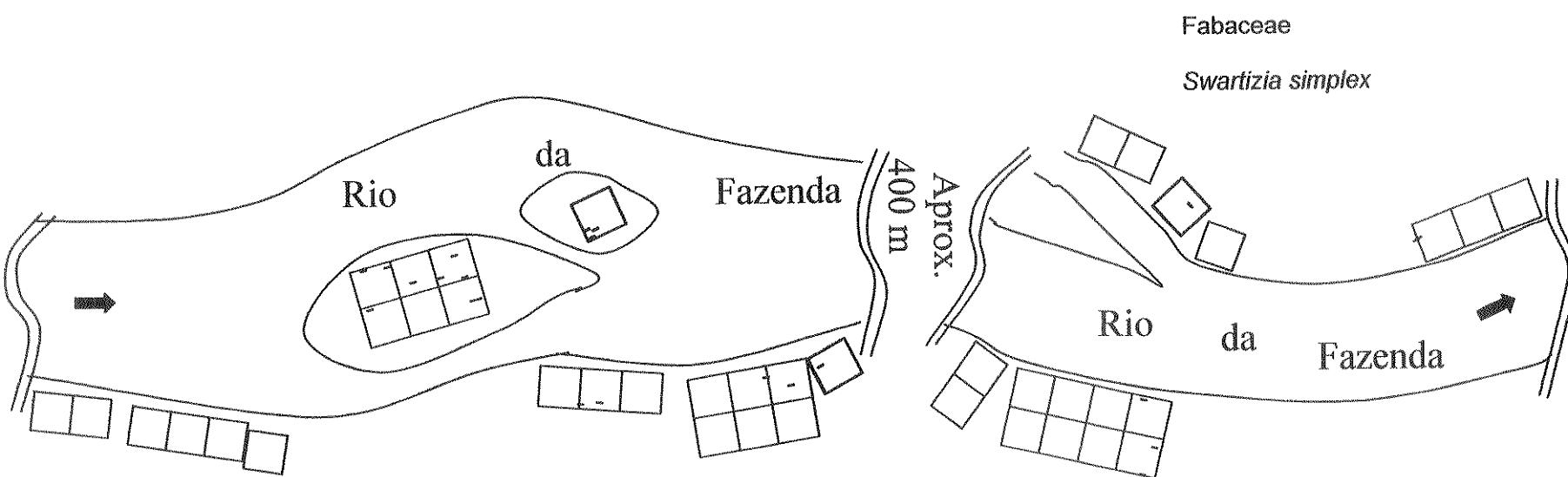
112





Elaeocarpaceae

*Sloanea guianensis*

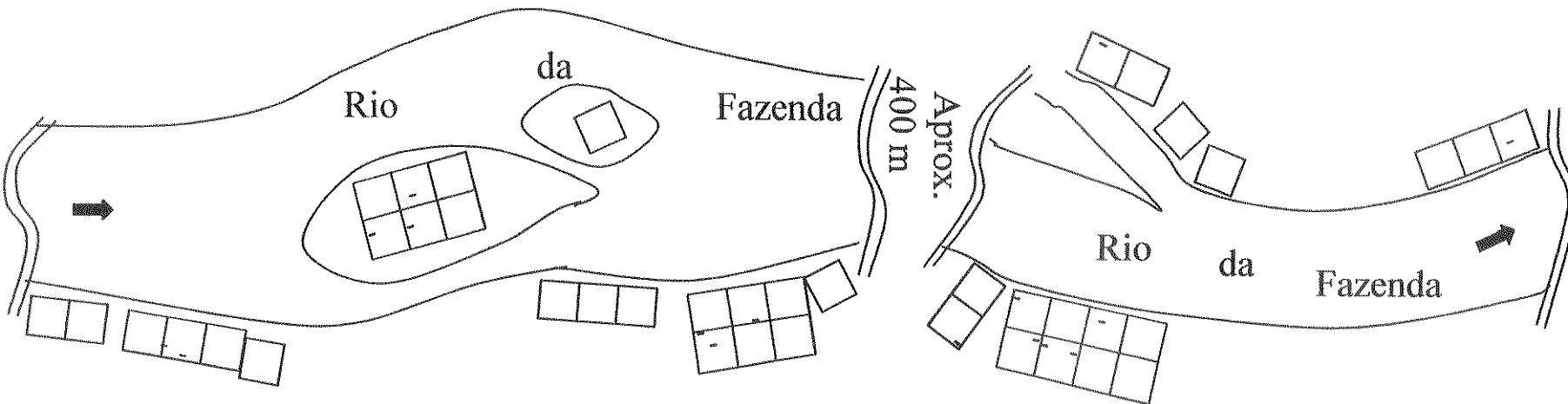


Fabaceae

*Swartzia simplex*

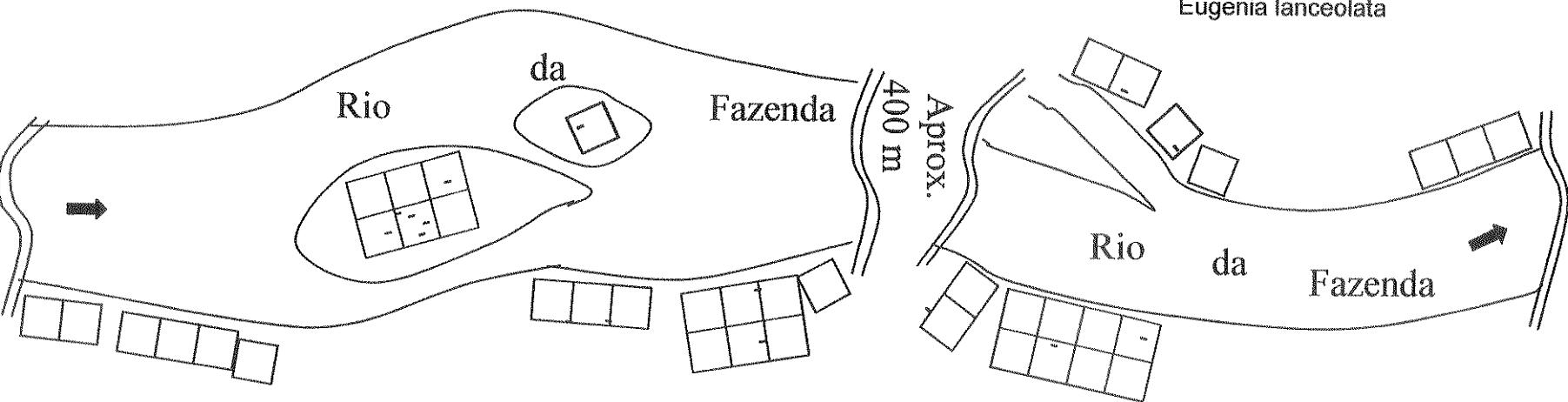
Monimiaceae

*Mollinedia schottiana*



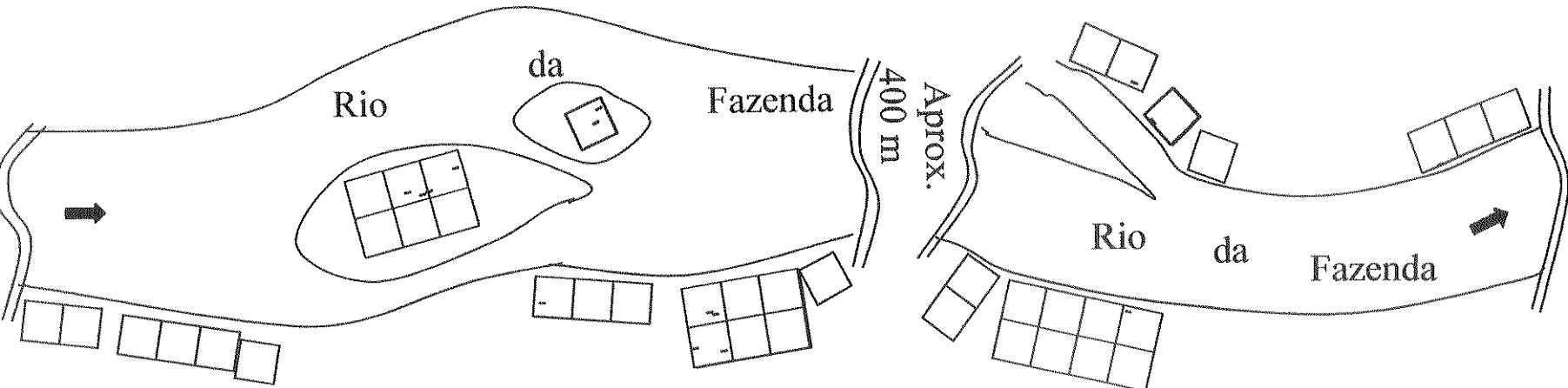
Myrtaceae

*Eugenia lanceolata*



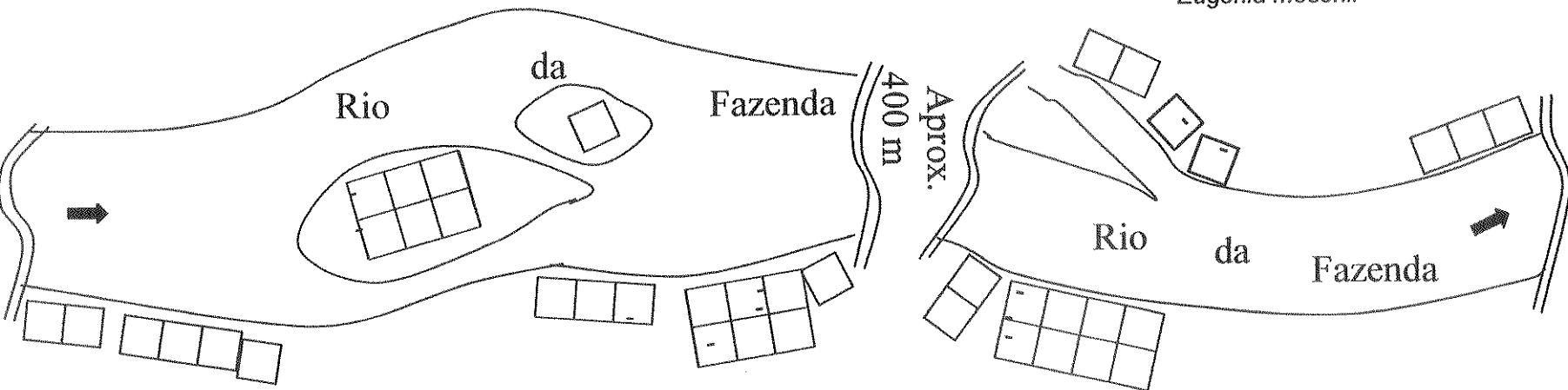
Myrtaceae

*Marlierea obscura*



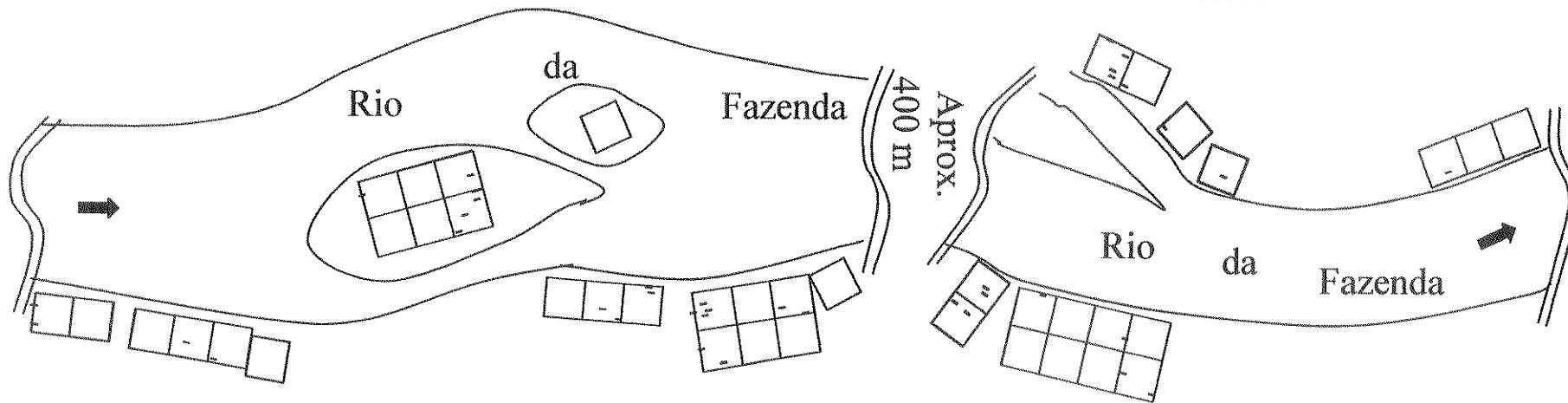
Myrtaceae

*Eugenia mosenii*



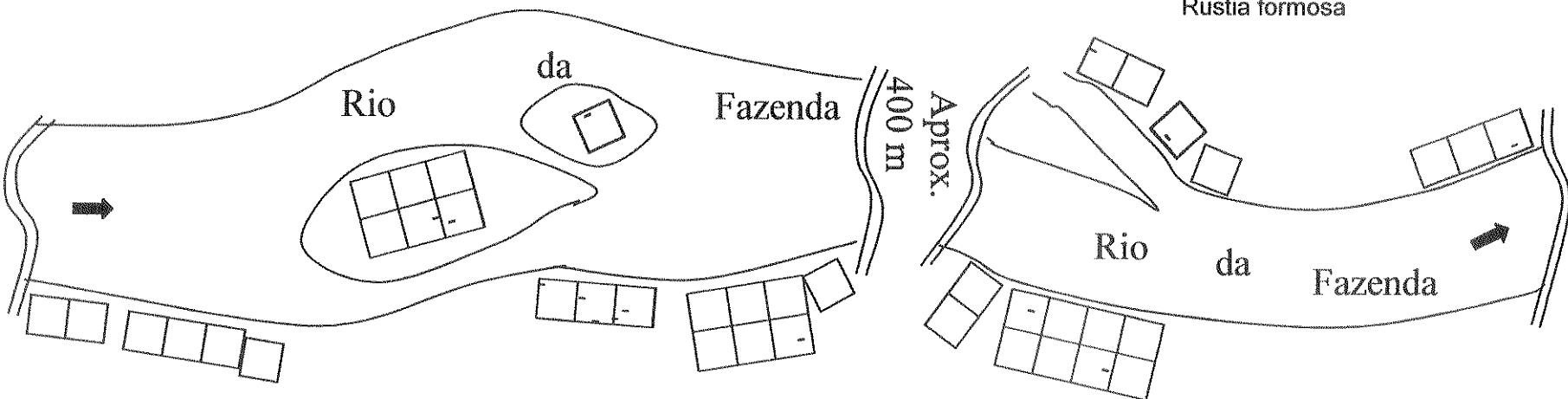
Rubiaceae

*Coussarea nodosa*



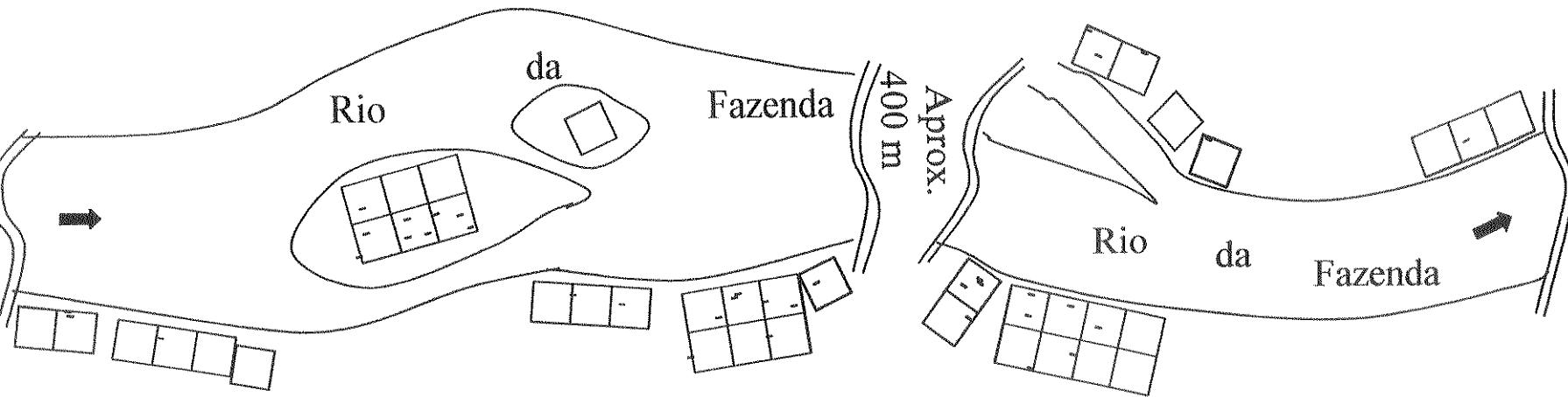
Rubiaceae

*Rustia formosa*



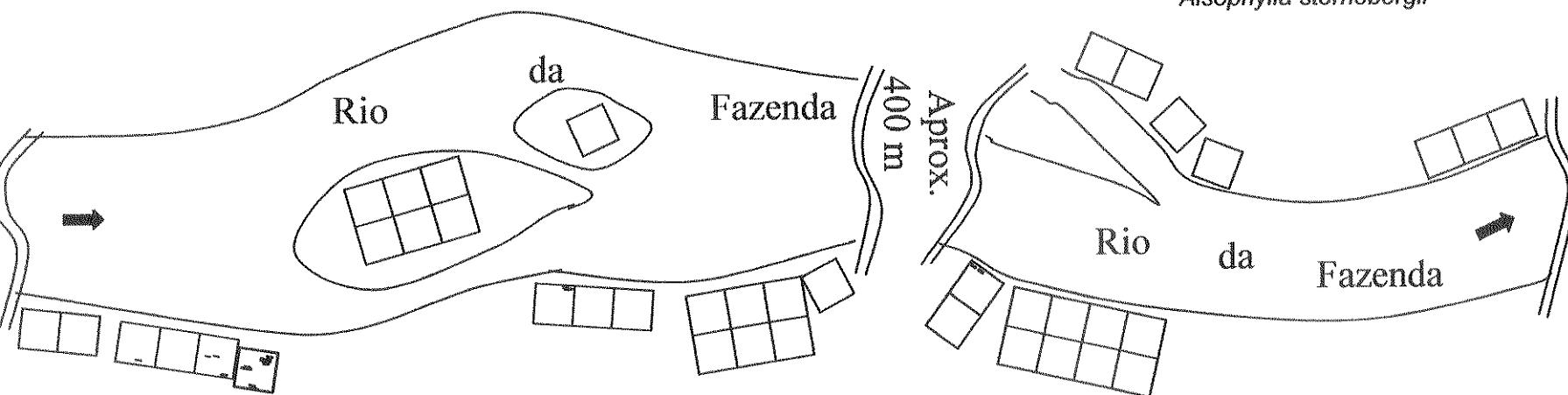
Sapotaceae

*Crysophyllum flexuosum*



Cyatheaceae

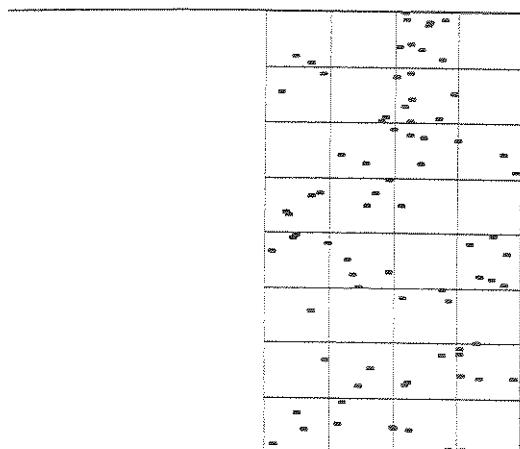
*Alsophilla stemebergii*



Apêndice 2.3. Distribuição espacial dos indivíduos das 12 espécies amostradas com mais de 10 indivíduos na Área III da encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP. As espécies estão apresentadas por ordem alfabética de família.

**Arecaceae**

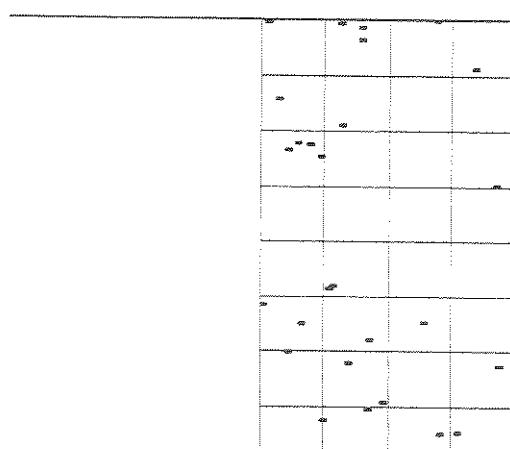
***Euterpe edulis***



Trilha do Corisco

**Monimiaceae**

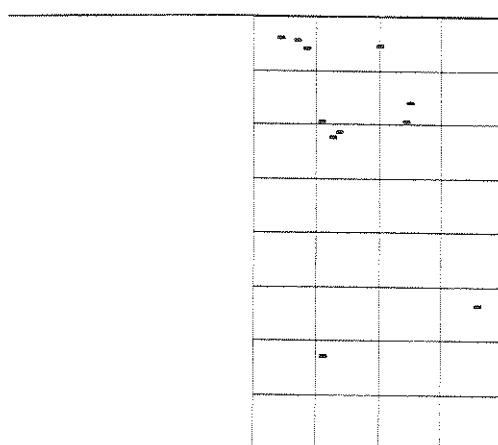
***Mollinedia schottiana***



Trilha do Corisco

**Bombacaceae**

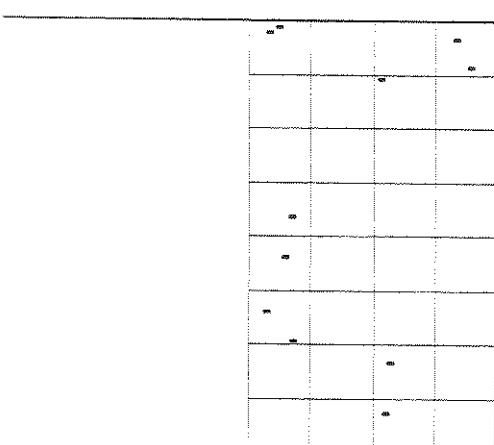
***Eriotheca pentaphylla***



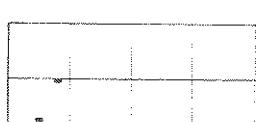
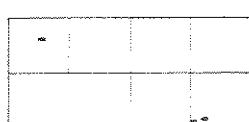
Trilha do Corisco

**Myrtaceae**

***Eugenia lanceolata***

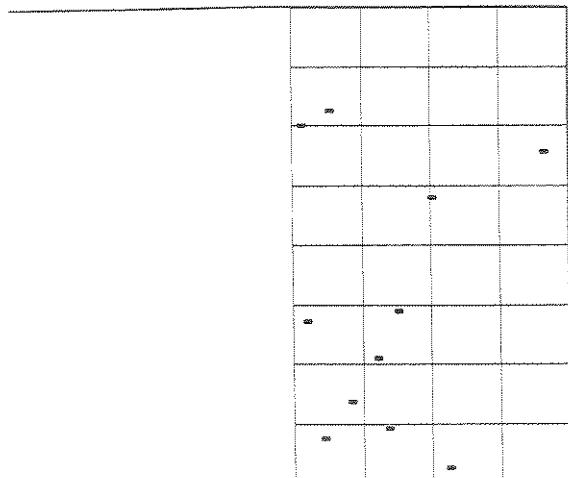


Trilha do Corisco



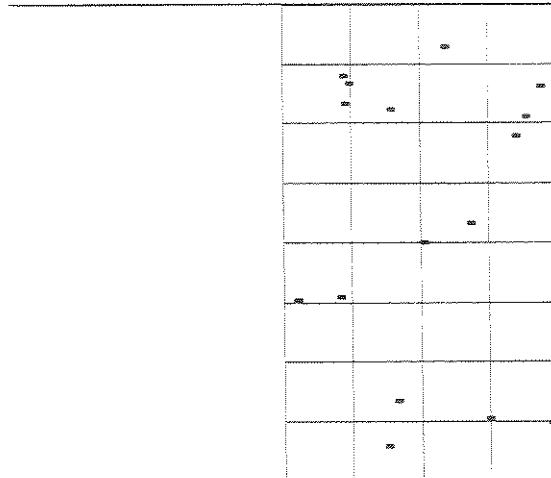
## Apendice 2.3. (Continuação).

Myrtaceae

*Eugenia tinguyensis*

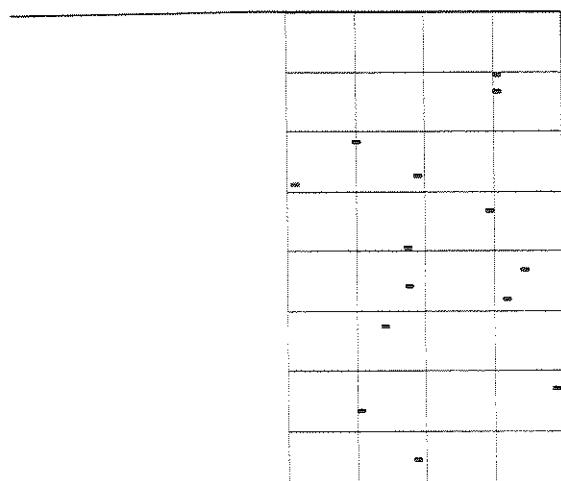
Trilha do Corisco

Nyctaginaceae

*Guapira opposita*

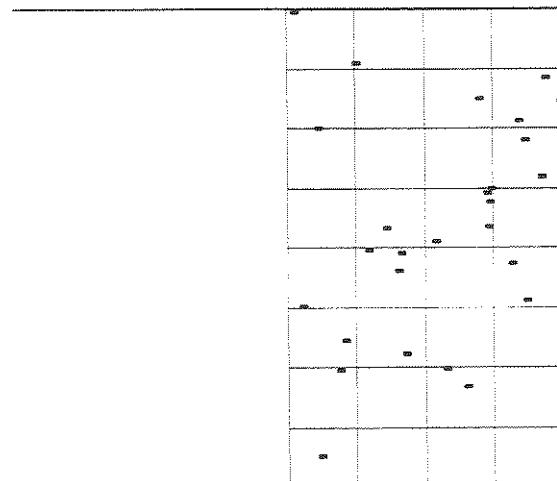
Trilha do Corisco

Myrtaceae

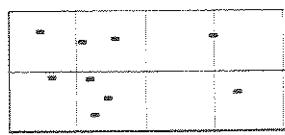
*Marlierea obscura*

Trilha do Corisco

Rubiaceae

*Bathysa mendoncae*

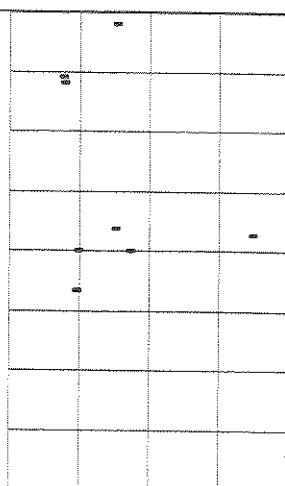
Trilha do Corisco



### Apendice 2.3. (Continuação).

## Rubiaceae

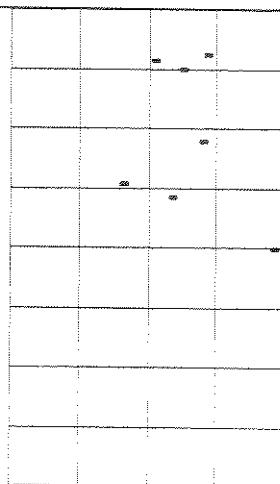
*Coussarea nodosa*



Trilha do Corisco

## Rubiaceae

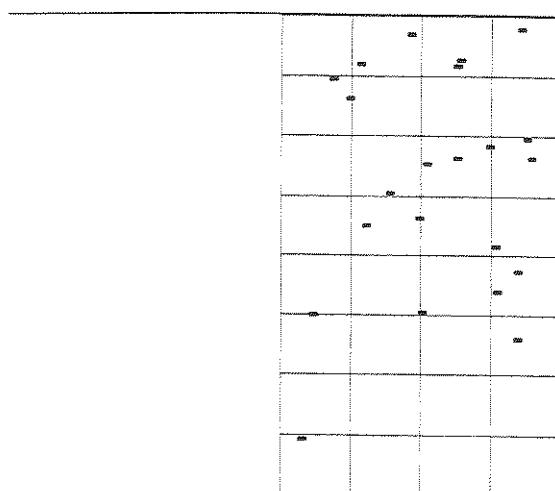
### ***Faramea occidentalis***



Trilha do Corisco

## Rubiaceae

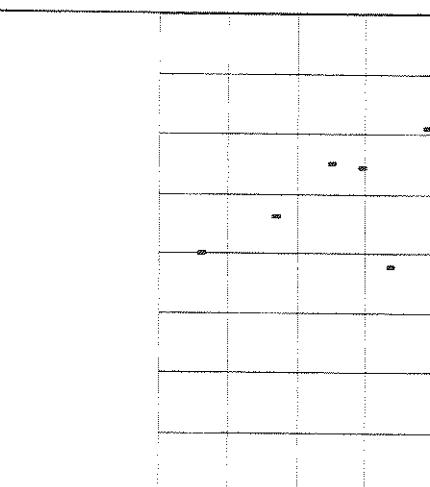
### *Coussarea porophylla*



Trilha do Corisco

## Sapotaceae

### *Chrysophyllum flexuosum*



Trilha do Corisco



## Capítulo 3

Dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e  
encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP

**ABSTRACT**

This study investigated the tree community dynamics of a plot on the coastal plain (2 m a.s.l.) and two plots on the slope (100 m a.s.l.) in the Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. The study was carried out in the Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo State (23°22' S and 44°46" W). In the first plot (Area I – coastal plain) 64 10 × 10 m quadrats were delimited. The other two plots (each with 40 10 × 10 m quadrats) were established in two topographic sectors of the slope: at the Fazenda river's edge (Area II) and distant from the river's influence (Area III). The dynamics were described based on two successive enumerations of trees with  $gbh \geq 20$  cm, carried out in 1990/91 and 1996/97. The totals for the two enumerations (tree/ha) were 1298 and 1493 (Area I), 1395 and 1365 (Area II), 1127 and 1112 (Area III). The basal areas ( $m^2/ha$ ) were 21.95  $m^2$  and 25.99  $m^2$  (Area I), 71.98  $m^2$  and 71.90  $m^2$  (Area II), 36.38  $m^2$  and 36.34  $m^2$  (Area III). Species richness was almost identical in 1990/91 and 1996/97: (Area I: 74 and 72 species, Area II: 108 and 106, Area III: 93 and 90). Although all calculations of Shannon's diversity index ( $H'$ ) decreased during the period, none of these changes was significant. The mortality and recruitment rates were, respectively, 1.2% and 3.5% (Area I), 1.7% and 1.2% (Area II), 2.2% and 1.7% (Area III). The turnover times were higher in the slope areas (39.1 and 48.8 years) and lower on the coastal plain (35.8 years). Area I demonstrated a growing sylvigenetic phase while Areas II and III demonstrated a stable homoeostatic phase.

Key Words: Forest dynamics, Tree mortality, Tree recruitment, Atlantic Forest

## RESUMO

Este trabalho descreveu a dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica da planície costeira (2 m.s.m) e da encosta (100 m.s.m) presente no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP ( $23^{\circ}22' S$  e  $44^{\circ}46' W$ ). Na primeira área (Área I – planície costeira) foram delimitadas 64 parcelas de  $10 \times 10$  m. As outras duas áreas (cada uma com 40 parcelas de  $10 \times 10$  m) foram estabelecidas em dois setores topográficos da encosta: uma área ripária às margens do Rio da Fazenda (Área II) e outra fora da influência do rio (Área III). A dinâmica foi descrita baseada em duas amostragens sucessivas, realizadas em 1990/91 e 1996/97, incluindo todas as árvores com PAP  $\geq 20$  cm. Em cada área, os números totais de indivíduos/ha no primeiro e segundo levantamento foram, respectivamente, 1298 e 1493 (Área I), 1395 e 1365 (Área II), 1127 e 1112 (Área III) e a área basal ( $m^2/ha$ )  $21,95\ m^2$  e  $25,99\ m^2$  (Área I),  $71,98\ m^2$  e  $71,90\ m^2$  (Área II) e  $36,38\ m^2$  e  $36,34\ m^2$  (Área III). A riqueza de espécies foi similar em 1990/91 e 1996/97 (Área I: 74 e 72, Área II: 108 e 106, Área III: 93 e 90). Apesar da diversidade ( $H'$ ) ter diminuído em todas as áreas, no período estudado, nenhuma dessas diferenças foi significativa. As taxas de mortalidade e ingresso foram respectivamente 1,2% e 3,5% (Área I), 1,7% e 1,2% (Área II) e 2,2%; 1,7% (Área III). Os tempos de reposição (turnover) foram maiores nas áreas de encosta (39,1 e 48,8 anos) do que na planície litorânea (35,8 anos). As áreas apresentaram estágios silvigenéticos distintos: a Área I em fase de desenvolvimento, indicado pelo aumento do número de indivíduos e área basal e as Áreas II e III foram consideradas estáveis, apresentando um pequeno decréscimo numérico e manutenção da área basal.

Palavras Chave: Dinâmica florestal, Mortalidade de árvores, Recrutamento de árvores, Mata Atlântica

## INTRODUÇÃO

O declínio acelerado das florestas tropicais e a preocupação com a perda de sua elevada biodiversidade tem motivado o estabelecimento de programas de conservação destes ecossistemas (Laurance & Bierregaard 1997). A Mata Atlântica foi reduzida a menos de 7 % de sua área original (Nassif 1997), sem que um substancial conhecimento sobre ela fosse obtido (Câmara 1990). Embora muitas unidades de conservação tenham sido estabelecidas em áreas de Mata Atlântica, a conservação efetiva deste ecossistema só será possível quando houver um entendimento dos mecanismos que controlam seu funcionamento, sendo que o acompanhamento dos processos dinâmicos que ocorrem nas comunidades, por meio do uso de parcelas permanentes, representa uma ferramenta fundamental para alcançar este objetivo (Herben 1996).

Estudos de longo prazo sobre as mudanças temporais dos remanescentes de florestas tropicais são necessários para permitir a distinção entre processos dinâmicos naturais e mudanças resultantes da ação antrópica (Korning & Balslev 1994a). Além disso, estes estudos podem contribuir para previsões sobre o crescimento e produtividade florestal, facilitando a implantação de programas de manejo, utilização racional e recuperação das florestas tropicais (Hartshorn 1990, Carey *et al.* 1994). Os distúrbios naturais ou provocados pelo homem são forças importantes, capazes de moldar a estrutura e a dinâmica das comunidades de plantas (Caswell & Cohen 1991).

Mesmo comunidades consideradas estáveis podem ser dinâmicas, devido ao balanço entre mortalidade, crescimento e recrutamento, que ocorrem continuamente através do tempo (Felfili 1995a). A mortalidade de árvores está intimamente relacionada à fase de crescimento em que a planta se encontra e à abundância relativa das espécies (Swaine *et al.*

1987b). A morte de uma árvore, dependendo de seu tamanho, pode alterar as taxas de crescimento e as chances de sobrevivência de árvores vizinhas, devido a danos físicos ou mudanças no microambiente. A quebra ou queda de árvores é uma das mais freqüentes causas de mortalidade em florestas tropicais (Putz & Milton 1983, Ranking-de-Merona *et al.* 1990, Korning & Balslev 1994a) e tem sido considerado um dos principais fatores que produzem heterogeneidade espacial, influenciando a estrutura e a composição destas florestas (Denslow 1980, 1987, Hartshorn 1980, 1990, Whitmore 1988).

Estudos de longo prazo sobre as mudanças espaciais e temporais dos remanescentes naturais são importantes para a distinção entre o impacto causado pela atividade humana, dos distúrbios que ocorrem naturalmente nas florestas (Korning & Balslev 1994a). Além disso, estes estudos podem contribuir para predições sobre o crescimento e a produtividade florestal, facilitando a implantação de programas de manejo, utilização racional e recuperação das florestas tropicais (Hartshorn 1990, Carey *et al.* 1994).

Pelo fato de não haver uma maneira simples de se medir a idade de árvores tropicais (Bormann & Berlyn 1981), já que na maioria das espécies os anéis de crescimento são pouco evidentes (Bass & Vetter 1989), ou inexistentes (Lieberman *et al.* 1985a, Korning & Balslev 1994b), os estudos sobre a mortalidade e o crescimento devem ser feitos pelo monitoramento dos indivíduos em parcelas permanentes, por longos períodos de tempo (Swaine & Lieberman 1987, Carey *et al.* 1994, Herben 1996).

A maioria dos estudos de longo prazo sobre a dinâmica de florestas neotropicais foram feitos na América Central: Lieberman *et al.* (1985a, b, 1990) e Lieberman & Lieberman (1987) em La Selva, Costa Rica; Crow (1980) em El Verde e Brown *et al.* (1983) em Luquillo, Porto Rico; Brokaw (1982), Lang & Knight (1983), Putz & Milton (1983), Hubbell & Foster (1986, 1990), Milton *et al.* (1994), Condit *et al.* (1995) na ilha de Barro Colorado, Panamá.

Alguns estudos de longo prazo também foram realizados na Amazônia: Gentry & Terborgh (1990) em Cocha Cashu no Peru; Uhl (1982), Uhl *et al.* (1988) e Carey *et al.* (1994) na Venezuela; Korning & Balslev (1994a, b) no Equador; Van der Meer & Bongers (1996) na Guiana Francesa, Pires & Prance (1977) em Belém além de Rankin-de-Merona *et al.* (1990), Jardim (1990) e Oliveira (1997) em Manaus, Brasil.

No Brasil, fora do domínio amazônico, apenas recentemente foram realizados alguns estudos: Felfili (1995a, b) numa floresta de galeria em Brasília, Oliveira-Filho *et al.* (1997) num pequeno fragmento de mata semidecídua em Lavras, MG, Santos *et al.* (1996), numa reserva florestal urbana em Campinas, SP e Nascimento *et al.* (1999) em um fragmento em Piracicaba, SP. Até agora, nenhum estudo sobre dinâmica florestal no sudeste do brasileiro, foi realizado em uma área de floresta contínua da Mata Atlântica *sensu stricto*.

Comparações entre florestas são essenciais para o entendimento de como e porque as florestas tropicais diferem numa mesma região e entre diferentes regiões do mundo (Swaine *et al.* 1987b).

Este trabalho descreve a dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, referente a um período de cinco anos. São analisadas as taxas de crescimento populacional, recrutamento e mortalidade da comunidade. Os objetivos deste estudo foram determinar: 1) as mudanças temporais na composição, número de indivíduos e área basal na planície e encosta. 2) As taxas de mudanças e os estados silvigenéticos na planície e encosta. 3) Os principais distúrbios (naturais ou antrópicos) relacionados aos processos dinâmicos na planície litorânea e encosta. 4) A dinâmica na planície e encosta de Picinguaba em relação as outras florestas neotropicais, para as quais existem dados similares disponíveis.

## MATERIAL E MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP ( $23^{\circ} 22' S$  e  $44^{\circ} 48' W$ ). Com uma área de aproximadamente 8.000 ha, o Núcleo Picinguaba é ecologicamente importante, por unir o Parque Estadual da Serra do Mar com o Parque Nacional da Bocaina e a Área de Proteção Ambiental - APA do Cairuçu (RJ). A união destas três unidades de conservação, resulta numa área contínua de aproximadamente 118.000 ha (6,6% do que resta de Mata Atlântica no estado de São Paulo), uma extensão considerável para os padrões das unidades de conservação do sudeste brasileiro. Além disso, o Núcleo Picinguaba é o único ponto do Parque Estadual da Serra do Mar que atinge a orla marítima, com a presença de diversas formações vegetais representativas da Mata Atlântica, como vegetação de planície litorânea (formações herbáceas ante dunas, arbustivas de dunas, campos brejosos e manguezais, florestas sobre dunas, florestas coluvionares, florestas aluvionares, caixetais e florestas sobre cordões litorâneos) (Piccolo 1992, Assis 1999) e floresta pluvial de encosta e até campos de altitude (SMA 1998).

A planície representa aproximadamente 10% da área total do Núcleo, sendo coberta em sua maior parte pela mata de restinga (Cesar & Monteiro 1995) (daqui para frente chamada de mata de planície). O relevo é muito plano, com canais bastante sinuosos de largura e profundidades variáveis (nunca superando a profundidade de 40 cm), que drenam a planície nos meses mais chuvosos, quando ocorre o afloramento do lençol freático. O solo é bastante arenoso e muito homogêneo na maioria das características físico-químicas (veja Capítulo 2).

A floresta de encosta cobre mais de 80% do Núcleo e a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa (Veloso *et al.* 1991), genericamente chamada Mata Atlântica ou Floresta Atlântica (Sanchez *et al.* 1999) (daqui por diante será tratada como mata de encosta). O relevo é bastante variável, com vertentes muito inclinadas (até 45°) e áreas com inclinações mais suaves. Os solos são bastante variáveis em relação às suas características físico-químicas e, de acordo com a posição fisiográfica que ocupam, ocorrendo solos podzólicos, cambissolos e aluvionares (Sanchez 2001).

O clima da região de Ubatuba é classificado, segundo Koeppen (1948), como do tipo Af, que indica clima tropical chuvoso com chuvas o ano todo. As médias anuais de precipitação e temperatura registradas para o período de 1961-90 foram 2624 mm e 21,9 °C, respectivamente. O mês de janeiro é o mais chuvoso (376 mm) e junho o menos chuvoso (87,9 mm). Fevereiro é o mais quente (30,4 °C) e julho o mais frio (12,6 °C). A umidade relativa do ar mantém-se sempre acima de 85% e não há registro de déficit hídrico na região (Sanchez *et al.* 1999).

A região de Picinguaba foi incluída no Parque Estadual da Serra do Mar em 1979 e, desde então, a área vem sendo sistematicamente protegida. Há pelo menos 45 anos, não existem registros de que as áreas onde foram estabelecidas as parcelas permanentes, tanto na planície quanto na encosta, tenham sido atingidas por grandes distúrbios naturais (como fogo, por exemplo) ou sofrido alterações antrópicas drásticas (como corte de madeira). Entretanto, estas áreas nunca estiveram livres da ação de caçadores e palmiteiros antes da criação do parque (D. Braga com. pess.). Comparações do estado de preservação atual, com o observado em fotografias aéreas, datadas de 1972, indicam que a área não sofreu impactos antrópicos nos últimos 27 anos. Porém, mesmo em pequena escala, atualmente o Núcleo Picinguaba ainda sofre com a exploração ilegal do palmito (obs. pess.).

## MÉTODOS - INVENTÁRIOS SUCESSIVOS

No início de 1990, na área da planície litorânea, Cesar & Monteiro (1995) estabeleceram uma parcela permanente de 1 ha ( $100 \times 100$  m, subdividida em parcelas de  $10 \times 10$  m). Sessenta e quatro parcelas, distribuídas conforme mostra a Figura 1, foram inventariadas por estes autores, mas apenas 52 parcelas foram incluídas em Cesar & Monteiro (1995). A partir daqui, esta área será tratada como levantamento da Área I - planície litorânea.

28	27	26	25	24	23	22	21	20	19
29	58	57	56	55	54	53	52	51	18
30	59	80	79	78	77	76	75	50	17
31	60	81	94	93	92	91	74	49	16
32	61	82	95	100	99	90	73	48	15
33	62	83	96	97	98	89	72	47	14
34	63	84	85	86	87	88	71	46	13
35	64	65	66	67	68	69	70	45	12
36	37	38	39	40	41	42	43	44	11
01	02	03	04	05	06	07	08	09	10

Figura 1. Distribuição das parcelas amostradas na Área I (planície litorânea). As 64 parcelas do primeiro inventário ( $T_0$ ) realizado por César & Monteiro (1995) estão assinaladas em cinza.

Foram amostradas todas as árvores em pé (inclusive as mortas) com perímetro à altura do peito (PAP) mínimo de 15 cm (4,8 cm de diâmetro à altura do peito - DAP). Todos os indivíduos foram marcados com plaquetas de alumínio numeradas, tiveram suas

alturas estimadas visualmente por comparação com uma vara de comprimento conhecido (vários estágios da tesoura de alta poda), com precisão de 0,5 m e PAP medidos com fita métrica, com precisão de 0,5 cm. Todas as árvores ramificadas numa altura inferior a 1,30 m tiveram o PAP de cada ramo medido separadamente, calculada a área basal ( $AB = PAP^2/(4\pi)$ ), somado as AB e calculado o diâmetro como  $DAP = 2\sqrt[4]{(\Sigma AB/\pi)}$ .

Amostras de ramos com folhas, flores e frutos foram coletadas para posterior identificação. Material testemunho para todas as espécies foi depositado nos herbários UEC e HRCB.

Na área da encosta, as parcelas foram estabelecidas e amostradas entre os anos 1991/92 por Sanchez (1994) próximas ao rio da Fazenda e Gianotti (dados não publicados) numa área de encosta fora da influência do rio. Em cada estudo foram amostradas 40 parcelas de  $10 \times 10$  m, totalizando 80 parcelas, distribuídas conforme mostra a Figura 2. O mesmo procedimento de amostragem utilizado na planície litorânea foi adotado nas áreas da encosta, com a diferença que o critério de inclusão dos indivíduos nos dois estudos foi de 20 cm de PAP (6,4 cm de DAP). Resultados do levantamento próximo ao Rio da Fazenda foram apresentados por Sanchez 1994 e Sanchez *et al.* (1999). A partir daqui, esta área será referida como levantamento da Área II - encosta próxima ao rio e a área de encosta fora da influência do rio como Área III - encosta fora da influência do rio.

Entre os anos de 1996/1997 foi realizado o segundo levantamento, seguindo o mesmo procedimento da primeira amostragem e todos os indivíduos vivos foram remedidos (altura e PAP). Na Área I - planície litorânea, os indivíduos recrutados durante o período, isto é, aqueles que atingiram 15 cm ou mais de PAP foram marcados, medidos, mapeados e identificados.

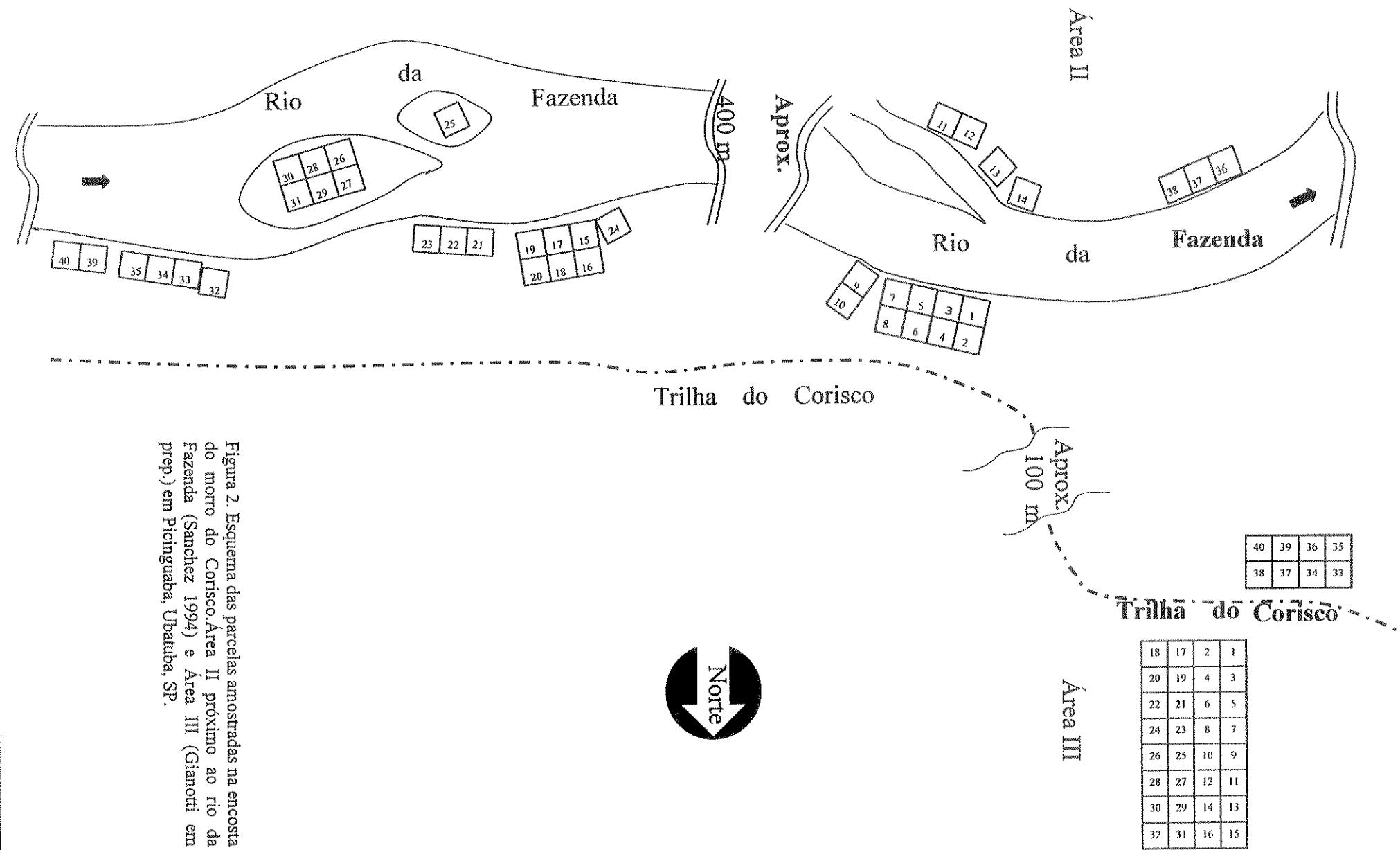


Figura 2. Esquema das parcelas amostradas na encosta do morro do Corisco, ÁREA II próximo ao rio da Fazenda (Sanchez 1994) e ÁREA III (Gianotti em prep.) em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Nas Áreas II e III - encosta, foi utilizado o mesmo critério de inclusão ( $PAP \geq 15$  cm) utilizado na planície. Os indivíduos que morreram entre a primeira e segunda contagem foram classificados em três categorias: a) morto em pé, b) caído e c) desaparecido (quando o indivíduo não foi localizado, sendo considerado totalmente decomposto). Os indivíduos quebrados numa altura superior a 1,30 m, e que não apresentaram rebrotas, foram incluídos entre os mortos em pé; os quebrados abaixo de 1,30 m foram incluídos entre os mortos caídos. Sempre que possível, as causas de morte dos indivíduos foram determinadas da seguinte forma: mortalidade natural (indivíduos encontrados mortos, em pé sem dano aparente, senescênciia, final do ciclo de vida), quebrado por vento (quando o tronco encontrava-se partido, sem que outra árvore estivesse caída sobre o indivíduo), quebrado por outra árvore (quando o tronco partido encontrava-se sob uma ou várias árvores maiores que também caíram na mesma ocasião), quebrado por raio (quando o tronco apresentou-se partido e com sinais de chamuscamento).

Para as análises comparativas da dinâmica na planície e encosta foram considerados apenas os indivíduos com  $PAP \geq 20$  cm (critério de inclusão da primeira amostragem nas áreas da encosta, Sanchez 1994, Sanchez *et al.* 1999 e Giannotti dados não publicados). Para a planície litorânea, foram considerados, ainda, os indivíduos com  $PAP \geq 15$  cm nas análises de dinâmica nessa área.

Algumas plantas com o tronco ramificado, incluídas no primeiro inventário, perderam o caule principal durante o intervalo entre as duas amostragens. Em alguns casos, os ramos restantes, embora vivos, não atingiam o critério mínimo de inclusão adotado. Essas plantas foram incluídas entre as mortas, por não atenderem ao critério mínimo de inclusão do segundo inventário. O destino destas árvores quebradas continuará sendo observado, pois espera-se repetir as recontagens a cada cinco anos, com o perímetro de inclusão padronizado para 15 cm na planície e encosta.

## PARÂMETROS DA DINÂMICA

Para cada levantamento da encosta e planície litorânea (Áreas I, II e III) foi possível obter:

- número de indivíduos na primeira amostragem ( $N_0$ ) e respectiva área basal total ( $AB_0$ )
- número de indivíduos na segunda amostragem ( $N_t$ ) e respectiva área basal total ( $AB_t$ )\*
- número de indivíduos que morreram (D) e área basal total perdida ( $AB_m$ ) no intervalo de tempo entre as amostragens.
- número de indivíduos que ingressaram (I) e área basal total ( $AB_i$ ) que ingressou no intervalo de tempo entre as amostragens.

$$* AB_t = AB_0 - AB_m + AB_i + \text{crescimento dos indivíduos sobreviventes}$$

Foram calculadas as taxas de mortalidade, ingresso e crescimento populacional, considerando o número de indivíduos e área basal para cada área na encosta e planície, como descrito a seguir:

## MORTALIDADE

As taxas anuais de mortalidade ( $m_e$ ) foram calculadas usando o modelo exponencial, seguindo as recomendações de Swaine & Lieberman (1987), de acordo com a equação:

$$m_e = -\{\ln[(N_0 - D)/N_0]\}/\Delta t \quad (1)$$

onde:  $\Delta t$  = intervalo de tempo (em anos) transcorrido entre as amostragens.

Esta fórmula foi adotada como um método padrão para o cálculo da taxa de mortalidade (Swaine & Lieberman 1987). Porém, Sheil *et al.* (1995) demonstraram que, quando a mortalidade é elevada, esta fórmula subestima a taxa de mortalidade e recomendam a utilização do método apresentado por Primack *et al.* 1985, através da seguinte fórmula:

$$m_a = 1 - (N_t/N_0)^{1/t} \quad (2)$$

Neste estudo são apresentados os dois valores ( $m_e$  e  $m_a$ ) para facilitar as comparações com outros estudos, já que na maioria dos trabalhos de dinâmica de comunidades vegetais, a mortalidade é apresentada segundo o modelo exponencial ( $m_e$ ).

Para cada área na encosta e planície litorânea foi estimado o desvio padrão ( $dp$ ) da mortalidade, conforme o modelo proposto por Sheil & May (1996):

$$dp = [\sum (p_i \cdot (m_{ai} - m_m)^2)]^{1/2} \quad (3)$$

onde:  $p_i$  é a proporção de indivíduos da espécie “i” na amostra total inicial ( $N_i/N_0$ ),

$m_{ai}$  é a mortalidade anual da espécie “i” calculada através das equações (1) ou (2) e

$m_m$  é a mortalidade média da comunidade calculada pela seguinte equação:

$$m_m = \sum (p_i \cdot m_{ai}) \quad (4)$$

Espécies pouco numerosas contribuem de forma assimétrica no cálculo do desvio padrão, pois a morte de um indivíduo representa uma porcentagem elevada da população daquela espécie. Para minimizar este problema, espécies com menos de 10 indivíduos foram agrupadas. Cada grupo formado entrou no cálculo do desvio padrão como um conjunto de espécies, com uma determinada densidade.

Através do valor da taxa anual de mortalidade, para cada área da planície e encosta, foi possível calcular a "meia-vida  $t_{(1/2)}$ ", ou seja, o intervalo de tempo para que o número de indivíduos da comunidade seja reduzido pela metade, mantida constante a atual taxa de mortalidade:

$$t_{(1/2)} = \ln 0,5 / m_a \quad (5)$$

O intervalo de tempo transcorrido entre as duas amostragens ( $\Delta t$ ) variou entre 52 a 72 meses, dependendo da parcela analisada, e essas diferenças não poderiam ser desprezadas.

Para eliminar estas diferenças temporais, foi calculado o período decorrido (em dias) para reamostrar cada parcela. Os valores obtidos foram divididos por 365, para transformá-los em bases anuais. Os cálculos das taxas de mortalidade foram feitos aplicando-se o intervalo de tempo específico de cada parcela e, posteriormente, padronizando o tempo para intervalos correspondentes às médias aritméticas do tempo

levado para remedir as parcelas nas três áreas, ou seja, 5,64 anos na Área I; 4,68 anos na Área II; 5,37 anos na Área III e 5,23 anos para o conjunto das três áreas.

Para verificar se a mortalidade foi dependente do tamanho dos indivíduos, em cada área na planície e encosta, foi examinada a porcentagem de indivíduos mortos em diferentes classes de diâmetro, aplicando-se o teste de Kolmogorov-Smirnov para diferença máxima entre duas distribuições de freqüência (Zar 1984).

## INGRESSO

O ingresso anual para a comunidade ( $i_c$ ) foi calculado com base no número de indivíduos que cresceram, atingindo o PAP mínimo de inclusão. As taxas de ingresso anuais e respectivos desvios padrões foram estimadas de acordo com Sheil & May (1996):

$$i_c = \{(N_t/\Delta t) \cdot \ln[1-(I/N_t)]\} / N_t \quad (6)$$

$$dp = \{\sum [p_i \cdot (i_i - i_c)^2]\}^{1/2} \quad (7)$$

onde:  $p_i$  é a proporção de indivíduos da espécie “i” na amostra total, no tempo t ( $N_i/N_t$ ).

$i_i$  é a taxa de ingresso anual calculada para cada espécie usando a equação (6).

Para o cálculo do desvio, as espécies com menos de 10 indivíduos foram agrupadas da mesma maneira que para calcular o desvio da taxa de mortalidade.

Para calcular o ingresso de cada espécie, o intervalo de tempo considerado foi o mesmo utilizado nos cálculos dos parâmetros da dinâmica para toda a comunidade, uma vez que o recrutamento poderia ocorrer em qualquer parcela.

Foi calculado, também, o “tempo de duplicação”, ou seja, o tempo necessário para dobrar o número de indivíduos na comunidade, mantida a presente taxa de ingresso, através do modelo adaptado de Kornig & Balslev (1994a):

$$t_2 = \ln(2)/\ln(1+i_c) \quad (8)$$

### **INCREMENTO POPULACIONAL**

Foram calculadas as taxas de incremento populacional para os levantamentos da encosta e planície litorânea.

A maioria dos trabalhos de dinâmica tem adotado “r” como descritor da taxa de incremento populacional. O cálculo de “r” segue a seguinte equação:

$$r = [\ln(N_t/N_0)]/\Delta t \quad (9)$$

Entretanto, “r” descreve o incremento populacional de espécies que se reproduzem ao longo de todo o ano e, portanto, apresentam crescimento populacional contínuo (Gotelli 1995).

Para espécies arbóreas, que apresentam crescimento populacional discreto (estações reprodutivas), “ $\lambda$ ” é um melhor descritor do incremento populacional e pode ser obtido a partir de “ $r$ ” (Gotelli 1995):

$$\lambda = e^r \quad (10)$$

onde:  $e$  = base do logaritmo natural.

Os valores de  $\lambda$  foram comparados a 1 (estabilidade) através do teste de  $\chi^2$  com correção de Yates (Zar 1984). Valores significativamente menores que 1 indicam decréscimo populacional e valores maiores que 1 indicam crescimento populacional.

## **REPOSIÇÃO E ESTABILIDADE**

Segundo Körning & Balslev (1994a), foram calculados os valores para a Reposição (R) (turnover) e Estabilidade (E):

$$R = (t_{1/2} + t_2)/2 \quad (11)$$

$$E = |t_{1/2} - t_2| \quad (12)$$

## RESULTADOS

### DINÂMICA DA COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA FLORESTA

A riqueza total de espécies arbóreas ( $PAP \geq 20$  cm) amostradas diminuiu de 180 para 175 espécies (Tabela 1). Houve uma mudança de aproximadamente 3,9%, em cinco anos, na composição florística. Essa mudança foi causada pela perda de seis espécies (cinco amostradas inicialmente com um indivíduo e uma espécie com dois) e recrutamento de uma espécie. A diminuição na riqueza refletiu-se no índice de diversidade de Shannon, que diminuiu de 4,30 para 4,19 ( $t = 2,81$ ;  $P < 0,01$ ), havendo pequena variação na equabilidade (Tabela 1). Entretanto, considerando-se as áreas de encosta e de planície separadamente, a diversidade e a equabilidade não se alteraram significativamente, embora a riqueza de espécies tenha diminuído nas duas áreas (Tabela 1).

Considerando-se árvores com diâmetros acima de 10 e 20 cm, as mudanças foram pequenas. Ocorreu aumento no número de espécies amostradas no segundo levantamento, excetuando-se a Área II, onde o número de espécies diminuiu em todas as classes de diâmetro analisadas (Tabela 1).

Na planície litorânea (Área I), a floresta apresentou uma alta densidade (478 ind/ha) de árvores de pequeno porte ( $PAP$  15 a 20 cm) e poucas árvores (36 ind/ha) grandes ( $PAP > 30$  cm). Quando comparada com as áreas da encosta (Áreas II e III), apresentou maior número de indivíduos e menor área basal total (Tabela 1). Durante o período estudado, a diferença entre as florestas amostradas na planície e encosta aumentou em relação ao número de indivíduos e diminuiu em relação à área basal. A floresta na planície litorânea apresentou um acréscimo de aproximadamente 15% no número de indivíduos e cerca de 18% na área basal total, enquanto nas áreas da encosta ocorreu pequeno decréscimo, tanto em número de indivíduos como em área basal (Tabela 1).

Tabela 1. Mudanças na estrutura da Floresta Atlântica do Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, durante o período estudado ( $T_0 = 1990/91$ -  $T_1 = 1996/97$ ). Análise feita para a amostragem total (planície e encosta) e cada uma das áreas separadamente. Os dados são apresentados considerando diferentes limites de diâmetros. Índices de diversidade de Shannon ( $H'$ ) entre levantamentos inicial e final não mostraram diferenças significativas ao nível de 5% exceto para as linhas indicadas por \* (Teste t -  $P > 0,05$  Zar 1984)

Local	DAP (cm)	Densidade (ind/ha)			Área basal (m <sup>2</sup> /há)			Mediana DAP (cm)			DAP (cm)			Nº de espécies			$H'$ (nats/ind)		Equabilidade(J')	
		Inventário		Mudança	Inventário		Mudança	Inventário		Mudança	Crescimento		Inventário		Variação	Inventário		Inventário		
		$T_0$	$T_1$	$T_0-T_1$	$T_0$	$T_1$	$T_0-T_1$	$T_0$	$T_1$	$T_0-T_1$	$T_0-T_1$	$T_0-T_1$	$T_0$	$T_1$	Ganho	Perda	$T_0$	$T_1$	$T_0$	$T_1$
Área I	≥ 5	1864	1968	+5,58%	23,22	27,08	+16,60%	8,31	8,91	7,22%	1,17	76	79	+5	-2	3,365	3,337	0,777	0,766	
	≥ 6,37	1303	1490	+14,35%	21,96	25,98	+18,31%	10,21	10,20	-0,09%	1,17	74	72	+1	-3	3,342	3,289	0,776	0,769	
	≥ 10	683	783	+14,64%	18,82	22,34	+18,73%	14,80	15,01	1,41%	1,31	52	56	+6	-2	3,067*	3,185*	0,776	0,791	
	≥ 20	191	226	+18,32%	11,17	13,82	+23,68%	24,80	25,61	3,26%	1,04	21	25	+6	-2	2,334*	2,489*	0,767	0,773	
Área II	≥ 6,37	1395	1365	-2,15%	71,98	70,90	-1,50%	11,45	11,81	3,14%	0,40	109	107	0	-2	3,930	3,885	0,839	0,833	
	≥ 10	825	812	-1,57%	69,35	68,13	-1,76%	15,70	15,45	-1,59%	0,26	89	88	+2	-3	3,907	3,877	0,870	0,866	
	≥ 20	272	262	-3,68%	60,74	59,53	-2,00%	30,55	30,92	1,21%	0,30	48	46	+2	-4	3,471	3,380	0,897	0,883	
Área III	≥ 6,37	1128	1113	-1,33%	36,38	36,34	-0,11%	10,51	10,80	2,75%	0,84	93	89	+1	-5	3,887	3,801	0,857	0,850	
	≥ 10	607	635	+4,61%	34,06	34,06	0,00%	15,90	15,60	-1,88%	0,90	70	70	+3	-3	3,869	3,838	0,911	0,903	
	≥ 20	220	220	0%	28,06	27,89	-0,59%	29,32	27,10	-7,57%	1,82	37	40	+4	-1	3,353*	3,491*	0,929	0,946	
Total	≥ 6,37	1280	1351	+5,55%	39,86	41,34	+3,71%	10,50	10,75	2,38%	0,86	180	175	+1	-6	4,305*	4,190*	0,830	0,812	
	≥ 10	701	751	+7,13%	38,15	39,41	+3,31%	15,61	15,31	-1,92%	0,87	142	146	+6	-2	4,259	4,238	0,859	0,850	
	≥ 20	222	235	+5,86%	30,48	31,30	+2,67%	27,37	26,70	-2,44%	1,00	80	83	+7	-4	3,849	3,848	0,878	0,871	

Embora as florestas da planície e encosta tenham apresentado diferenças estruturais em relação ao número de indivíduos e área basal, a distribuição de freqüência em classes de diâmetro foi semelhante em todas as áreas (Figura 3). A maioria dos indivíduos ocorreu nas duas primeiras classes (entre 68 e 74% dos indivíduos ocorreram nas classes de diâmetro até 15 cm), havendo um declínio com o aumento do tamanho (Figura 3). Entre as duas amostragens ( $t_0$  e  $t_1$ ) não houve mudança significativa na distribuição de freqüência em classes diamétricas (teste Kolmogorov-Smirnov;  $p > 0,95$  para todas as áreas e para levantamento total – veja Figura 3).

Houve uma acentuada assimetria na ocupação superficial do terreno entre as áreas amostradas. Na planície, a distribuição de área basal foi ao redor de 15% em classes diamétricas até 30 cm. As três classes de diâmetro maiores abrigaram, em conjunto, cerca de 10% da área basal total (Figura 4). Nas áreas da encosta, a maior classe diamétrica ( $> 45$  cm), com menos de 5% dos indivíduos, totalizou mais de 60% da área basal total na Área II e mais de 40% na Área III (Figura 4, veja também Tabela 3 para detalhamento da distribuição de área basal total em classes de diâmetro maiores que 45 cm). Na Área II, mais de 40% da área basal total e na Área III, cerca de 25% da área basal total, estão representados por menos que 1,5% dos indivíduos que ocorreram em classes diamétricas maiores que 90 cm. Espécies de grande porte, como *Sloanea guianensis*, *Virola bicuhyba*, *Pterocarpus rohrii* e *Buchenavia kleinii*, foram as principais responsáveis por esta diferença estrutural na área da encosta.

A floresta da planície litorânea apresentou um dossel mais baixo que a floresta da encosta. Na planície, a distribuição de freqüência em classes de altura foi unimodal, com a maioria dos indivíduos (cerca de 70 %) entre 6 e 12 metros de altura, tanto no

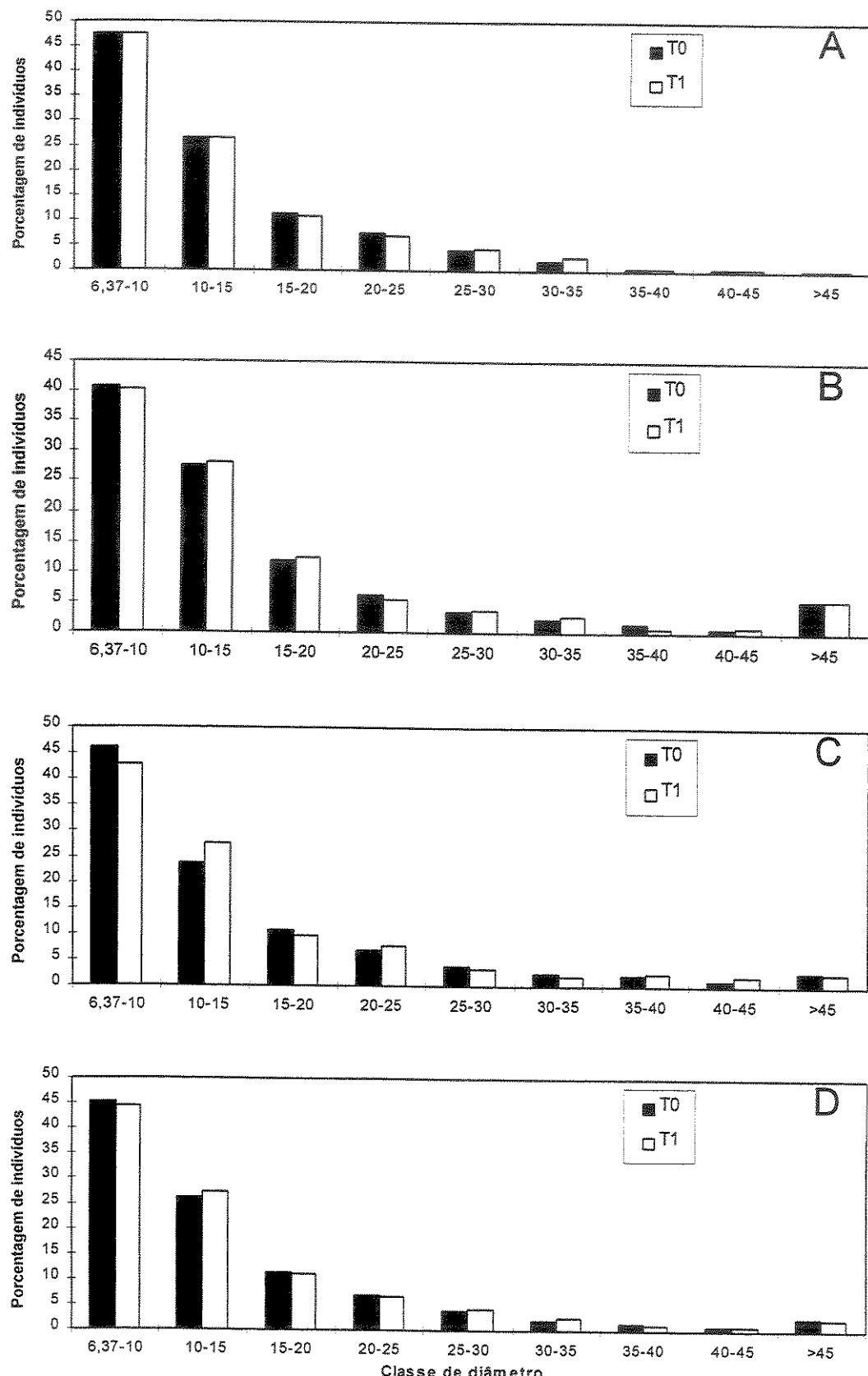


Figura 3. Variação do número de indivíduos (em porcentagem) em diferentes classes de diâmetro (DAP), durante o período estudado (90/91-96/97), na Área I (A), Área II (B), Área III (C) e para o Levantamento Total (D) realizado no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Teste Kolmogorov-Sminov não mostrou diferenças significativas entre a distribuição no primeiro inventário (T0) e o segundo (T1).  $P > 0,05$ .

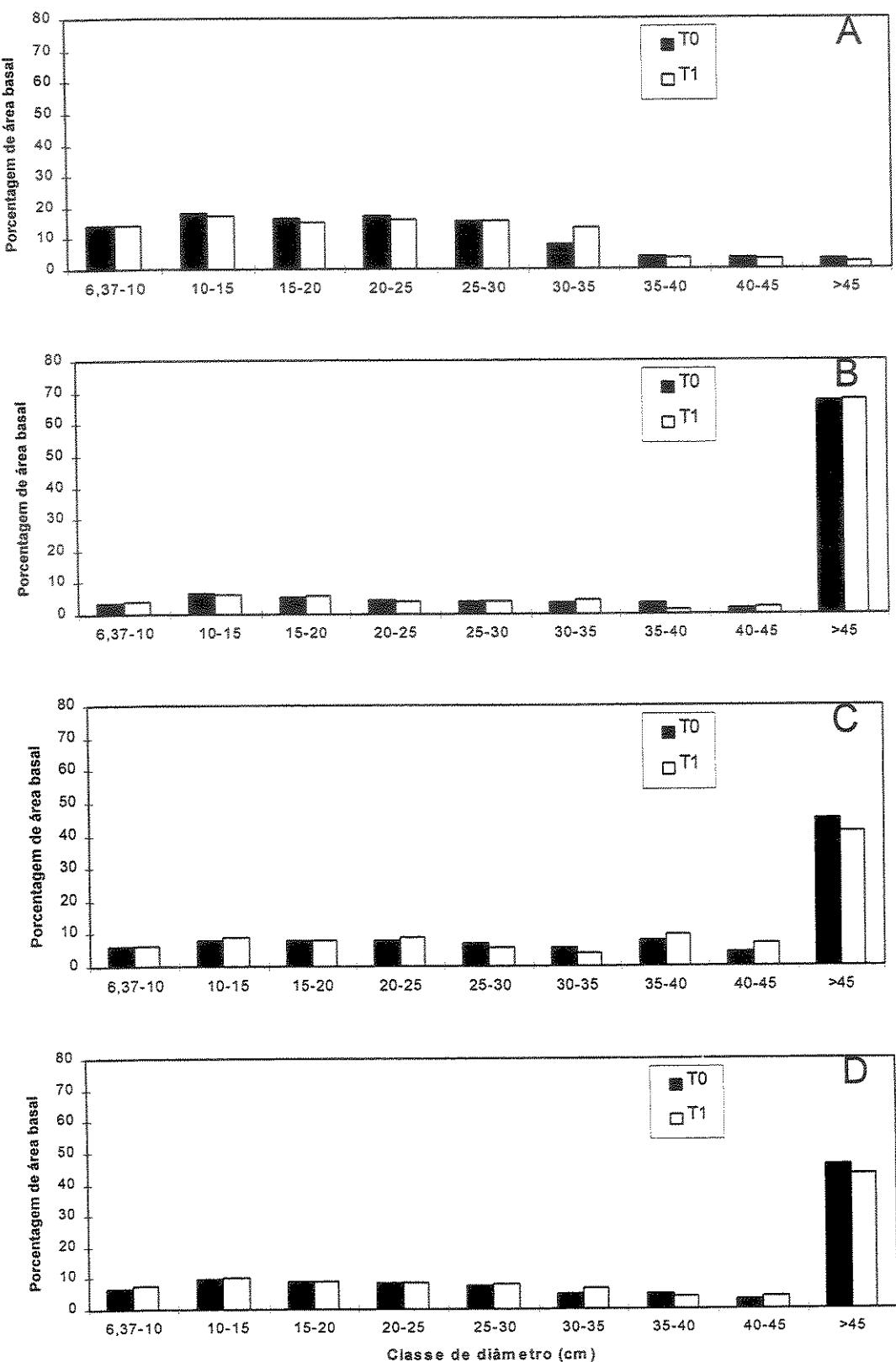


Figura 4. Variação da área basal (em porcentagem) em diferentes classes de diâmetro (DAP), durante o período estudado (90/91-96/97), na Área I (A), Área II (B), Área III (C) e para o Levantamento Total (D) realizado no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Teste Kolmogorov-Smirnov não mostrou diferenças significativas entre a distribuição no primeiro inventário ( $T_0$ ) e o segundo ( $T_1$ ).  $P > 0,05$ .

primeiro inventário quanto no segundo. Nas áreas da encosta, a distribuição de alturas foi bimodal, indicando a ocorrência de um estrato vertical a mais que na planície litorânea (veja Capítulo 1 para informações detalhadas sobre a estratificação vertical nas áreas de encosta e planície litorânea, analisadas para intervalos de classes de altura menores). Na encosta, entre 40 e 50 % dos indivíduos ocuparam as classes de 6 a 12 m de altura, formando um estrato baixo, denso e contínuo. Cerca de 10 a 15% dos indivíduos formaram um estrato mais alto e ralo entre 19 e 30 metros de altura. A distribuição de freqüência em classes de altura nas duas áreas da encosta, assim como na planície litorânea, não se alteraram (teste Kolmogorov-Smirnov,  $p > 0,60$  para todos os casos) durante o período estudado (Figura 5).

#### MORTALIDADE E MEIA-VIDA

Durante o período de cinco anos transcorrido entre os dois inventários, ocorreu a morte de 151 árvores, correspondendo a 8,19% dos 1843 indivíduos marcados inicialmente nas três áreas estudadas (Tabelas 2 e 3). O número de indivíduos mortos por hectare, nas três áreas, variou de 89 a 125. A Área III foi o local que apresentou maior proporção de indivíduos mortos (11,09% do total), enquanto a planície litorânea a menor (6,83% do total) (Tabela 2).

Para as três áreas em conjunto, os valores de mortalidade calculados através dos modelos exponenciais foram  $m_e = 1,63\%$ ;  $dp = 1,25$  e  $m_a = 1,62\%$ ;  $dp = 1,25$  (Tabela 4). Em cada área, as estimativas de mortalidade obtidas pelos dois modelos exponenciais ( $m_e$  e  $m_a$ ) resultaram valores próximos, só ocorrendo diferenças a partir da segunda casa decimal (Tabela 4).

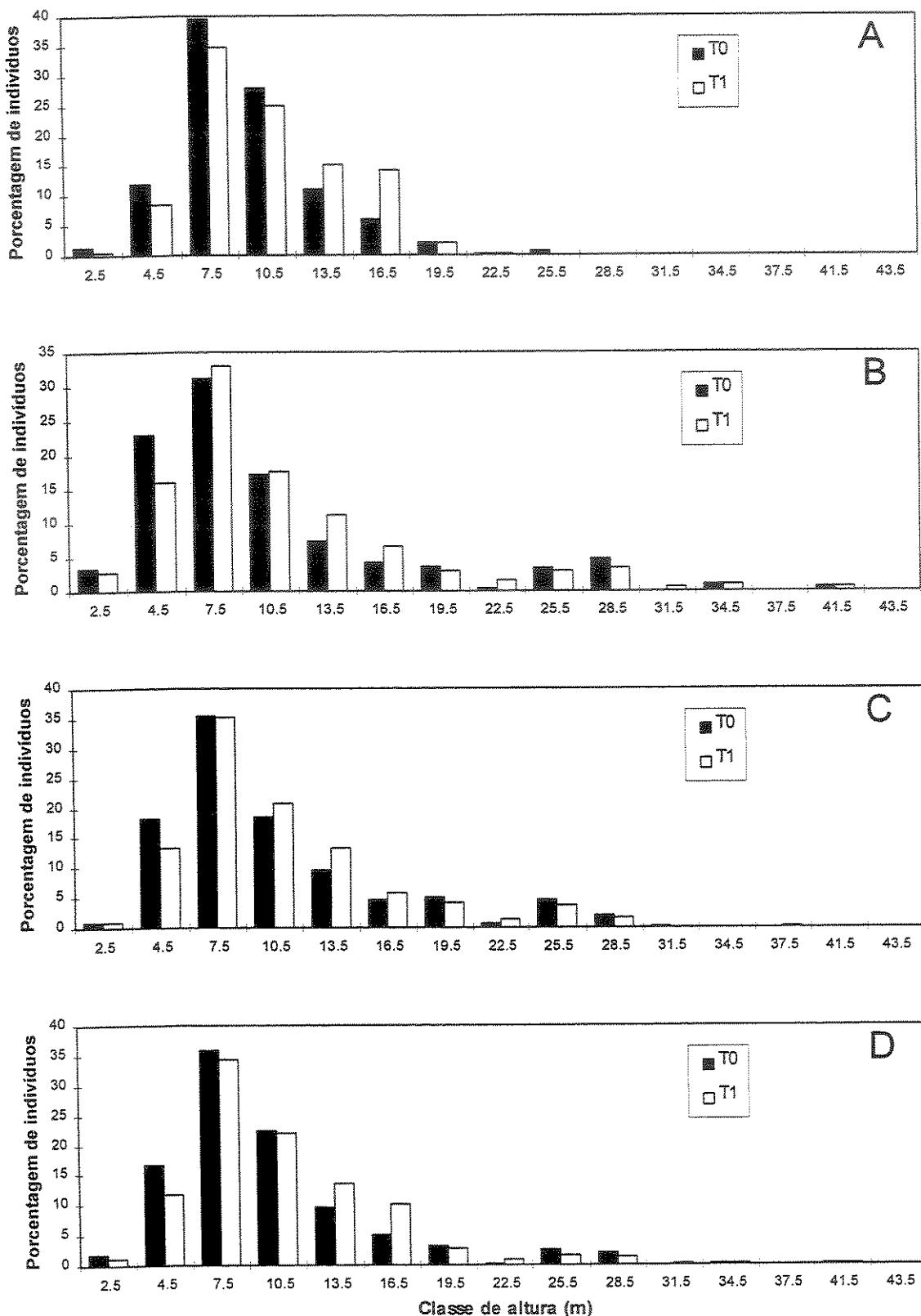


Figura 5. Variação do número de indivíduos (em porcentagem) em diferentes classes de altura, durante o período estudado (90/91-96/97), na Área I (A), Área II (B), Área III (C) e para o Levantamento Total (D) realizado no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Teste Kolmogorov-Smirnov não mostrou diferenças significativas entre a distribuição no primeiro inventário (T0) e o segundo (T1).  $P > 0,05$ .

Tabela 2. Causas de mortalidade de árvores observadas durante o período de estudo nas áreas da encosta e planície litorânea do Núcleo Picinguaba.

Forma de morte	Local					Total
	Área I PAP (15 cm)	Área I PAP (20 cm)	Área II PAP (20 cm)	Área III PAP (20 cm)	PAP (20 cm)	
Morto em pé:	sem dano aparente	34	25	12	13	50
	quebrado por vento	1	1	2	3	6
	quebrado por outra árvore	14	7	6	7	20
	quebrado por raio	0	0	0	2	2
Morto caído:	causa não identificada	16	12	3	3	18
	quebrado por vento	3	3	6	1	10
	quebrado por outra árvore	5	5	1	6	12
Desaparecido:	sem vestígio (decomposto)	17	4	14	15	33
Total mortos por área		90	57	44	50	151
Total árvores no inventário original		1193	834	558	451	1843
% mortos no período de estudo (91/92-96/97)		7,54	6,83	7,88	11,09	8,19
% mortos por ano		1,34	1,21	1,68	2,06	1,56

Tabela 3. Mudanças no número de indivíduos e área basal por classes de diâmetro (5 cm) durante o período de 91/92-96/97, em cada área separadamente e para área total amostrada em Picinguaba.

Área I

Classes	Nº Ind T <sub>0</sub>	Nº Ind T <sub>1</sub>	Mortos	Mudança	Recrutas	Emigrantes*	Imigrantes**	AB T <sub>0</sub>	AB T <sub>1</sub>
05 – 10	397	453	34	+56	167	82	5	20098,31	23261,13
10 – 15	221	254	17	+33	5	41	86	26327,13	30191,77
15 – 20	94	102	2	+8	3	34	41	22613,45	24377,44
20 – 25	62	65	2	+3	2	24	27	24227,80	25625,86
25 – 30	35	43	2	+8	0	15	25	21394,82	25854,08
30 – 35	15	26	0	+11	0	2	13	10884,29	21850,38
35 – 40	4	5	0	+1	0	1	2	5350,23	5827,62
40 – 45	4	4	0	0	0	1	1	5270,42	5427,50
45 – 50	0	1	0	+1	0	0	1	0,00	1611,44
50 – 55	2	1	0	-1	0	1	0	4383,68	2244,80
55 – 60	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
60 – 65	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
65 – 70	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
70 – 75	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
75 – 80	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
80 – 85	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
85 – 90	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
90 – 95	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
95 – 100	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
100 – 200	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
200 – 300	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
Totais	834	954	57	120	177	201	201	140550,13	166272,03

Área II

Classes	Nº Ind T <sub>0</sub>	Nº Ind T <sub>1</sub>	Mortos	Mudança	Recrutas	Emigrantes*	Imigrantes**	AB *** T <sub>0</sub>	AB *** T <sub>1</sub>
05 – 10	228	220	20	-8	27	19	4	10544,33	11106,39
10 – 15	154	153	16	-1	5	12	22	18666,96	18540,99
15 – 20	67	68	0	1	0	9	10	15740,58	15838,38
20 – 25	34	30	2	-4	0	6	4	13149,78	11468,63
25 – 30	20	21	2	1	0	2	5	11692,43	11868,66
30 – 35	12	15	0	3	0	0	3	9936,68	13665,92
35 – 40	9	4	3	-5	0	2	0	9992,06	3344,88
40 – 45	4	5	0	1	0	0	1	5216,46	6540,47
45 – 50	3	3	1	0	0	0	1	5207,15	5162,11
50 – 55	5	5	0	0	0	0	0	10520,86	10703,01
55 – 60	3	3	0	0	0	0	0	7912,71	7912,71
60 – 65	3	2	0	-1	0	2	1	9085,60	6119,83
65 – 70	4	5	0	1	0	0	1	14107,02	18126,71
70 – 75	1	1	0	0	0	1	1	4209,65	3851,55
75 – 80	3	3	0	0	0	0	0	13831,52	13831,52
80 – 85	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
85 – 90	1	2	0	1	0	0	1	5930,83	12169,70
90 – 95	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
95 – 100	1	1	0	0	0	0	0	7647,40	7647,40
100 – 200	5	4	0	-1	0	1	0	62331,92	53507,65
200 – 300	1	1	0	0	0	0	0	52210,78	52210,78
Totais	558	546	44	-12	32	54	54	287934,72	283617,29

\* Indivíduos que mudaram para outras classes de diâmetro entre o período de 91/92-96/97

\*\* Indivíduos que entraram na classe de diâmentro entre o período de 91/92-96/97

\*\*\* Área Basal

Tabela 3. Continuação

Área III

Classes	Nº Ind T <sub>0</sub>	Nº Ind T <sub>1</sub>	Mortos	Mudança	Recrutas	Emigrantes*	Imigrantes**	AB*** T <sub>0</sub>	AB*** T <sub>1</sub>
05 – 10	208	191	32	-17	38	27	4	9289,20	9139,07
10 – 15	107	123	7	16	4	18	37	12398,33	14390,39
15 – 20	48	43	4	-5	0	9	8	11608,27	10274,80
20 – 25	31	34	0	3	2	7	8	12169,23	13015,13
25 – 30	18	15	3	-3	0	6	6	10854,70	8437,28
30 – 35	11	9	1	-2	0	4	3	8665,85	5805,02
35 – 40	10	11	0	1	0	1	2	12024,00	14121,58
40 – 45	5	8	0	3	0	1	4	6714,19	10571,47
45 – 50	0	1	0	1	0	0	1	0,00	1673,12
50 – 55	3	2	0	-1	0	1	0	6423,49	4254,61
55 – 60	2	2	1	0	0	0	1	4988,82	5132,83
60 – 65	1	0	0	-1	0	1	0	3183,10	0,00
65 – 70	2	2	1	0	0	0	1	7291,29	6853,61
70 – 75	1	0	0	-1	0	1	0	4209,65	0,00
75 – 80	0	1	0	1	0	0	1	0,00	4973,59
80 – 85	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
85 – 90	1	0	0	-1	0	1	0	6283,52	0,00
90 – 95	1	0	1	-1	0	0	0	6925,02	0,00
95 – 100	1	0	0	-1	0	1	0	7647,40	0,00
100 – 200	1	3	0	2	0	0	2	14851,07	36727,95
200 – 300	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
Totais	451	445	50	-6	44	78	78	145527,11	145370,45

Total (PAP 20 cm)

Classes	Nº Ind T <sub>0</sub>	Nº Ind T <sub>1</sub>	Mortos	Mudança	Recrutas	Emigrantes*	Imigrantes**	AB*** T <sub>0</sub>	AB*** T <sub>1</sub>
05 – 10	833	864	86	31	232	128	13	39931,84	43506,60
10 – 15	482	530	40	48	14	71	145	57392,43	63123,16
15 – 20	209	213	6	4	3	52	59	49962,30	50490,63
20 – 25	127	129	4	2	4	37	39	49546,80	50109,62
25 – 30	73	79	7	6	0	23	36	43941,95	46160,03
30 – 35	38	50	1	12	0	6	19	29486,81	41321,32
35 – 40	23	20	3	-3	0	4	4	27366,29	23294,08
40 – 45	13	17	0	4	0	2	6	17201,07	22539,44
45 – 50	3	5	1	2	0	0	3	5207,15	8446,67
50 – 55	10	8	0	-2	0	2	0	21328,04	17202,42
55 – 60	5	5	1	0	0	0	1	12901,53	13045,53
60 – 65	4	2	0	-2	0	3	1	12268,70	6119,83
65 – 70	6	7	1	1	0	0	2	21398,31	24980,32
70 – 75	2	1	0	-1	0	2	1	8419,30	3851,55
75 – 80	3	4	0	1	0	0	1	13831,52	18805,11
80 – 85	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00
85 – 90	2	2	0	0	0	1	1	12214,35	12169,70
90 – 95	1	0	1	-1	0	0	0	6925,02	0,00
95 – 100	2	1	0	-1	0	1	0	15294,79	7647,40
100 – 200	6	7	0	1	0	1	2	77182,99	90235,60
200 – 300	1	1	0	0	0	0	0	52210,78	52210,78
Totais	1843	1945	151	102	253	333	333	574011,96	595259,78

\* Emigrantes: indivíduos que mudaram para outras classes de diâmetro entre o período de 91/92-96/97

\*\* Imigrantes: indivíduos que entraram na classe de diâmetro entre o período de 91/92-96/97 \*\*\* Área Basal

Para as três áreas em conjunto, a perda de área basal devido a mortalidade foi 6,01%. A área que apresentou menor perda foi a Área I com 4,27%, enquanto a maior perda (13,06%) ocorreu na Área III (veja Tabela 4), em decorrência da queda de grandes indivíduos das espécies *Virola bicuhyba* e *Pterocarpus rhorii*, ocasionada por uma tempestade de raios que ocorreu em novembro de 1996.

A porcentagem de indivíduos mortos em pé sem dano aparente (mortalidade natural) foi 33% para o levantamento total, não havendo diferença entre as áreas da encosta e da planície litorânea ( $\chi^2 = 0,45$ ;  $p = 0,499$ ) (Tabela 2). A mortalidade em decorrência de distúrbios atmosféricos, como tempestades de vento e raios, foi maior nas áreas da encosta ( $\chi^2 = 3,54$ ;  $p = 0,049$ ) (Tabela 2). Na Área III, cerca de 38% dos indivíduos perdidos no período estudado, morreram em decorrência de uma tempestade com ventos e raios que atingiram árvores de grande porte, causando um efeito dominó, que derrubou várias árvores menores (Figura 6). Na Área I, a queda de árvores foi responsável por aproximadamente 15 % da mortalidade observada entre indivíduos de pequeno porte (entre 15 e 20 cm de PAP). Cerca de 30 % dos indivíduos que morreram na encosta (Áreas II e III) desapareceram sem deixar qualquer vestígio. Apesar do intervalo de tempo transcorrido entre as amostragens ter sido maior na planície litorânea, o número de indivíduos desaparecidos foi muito menor que na encosta ( $\chi^2 = 11,80$ ;  $p < 0,001$ ) (Tabela 2),

Nas três áreas estudadas, a distribuição dos mortos em cada classe diamétrica apresentou um padrão na forma de J invertido, similar à distribuição dos indivíduos amostrados no levantamento inicial ( $t_0$ ) (Figura 7). Entretanto, a mortalidade observada na classe de menor diâmetro foi maior que o esperado, baseado no número de indivíduos presentes em cada classe no inventário original.

Tabela 4. Dinâmica da comunidade arbórea do Núcleo Picinguaba durante o período de estudo 1991/92-1996/97. Parâmetros da dinâmica calculados com base em Número de indivíduos e Área basal. Números entre colchetes indicam as fórmulas utilizadas para os cálculos dos parâmetros (veja métodos).

Número de indivíduos Parâmetros da Dinâmica	Área I PAP 15	Área I PAP 20	Área II PAP 20	Área III PAP 20	Total PAP 20
$N_0$ (Número de indivíduos em $t_0$ )	1193	834	558	451	1843
$N_1$ (Número de indivíduos em $t_1$ )	1260	954	546	445	1945
$\Delta t$ (Tempo médio transcorrido) anos	5,64	5,64	4,68	5,37	5,23
$D$ (Nº mortos entre $t_0-t_1$ )	90	57	44	50	151
$I$ (Nº ingressantes entre $t_0-t_1$ )	157	177	32	44	253
$M_e$ (Mortalidade instantânea) % [1]	1,39	1,26	1,76	2,19	1,63
$M_a$ (Mortalidade anual) % [2]	1,38	1,25	1,74	2,16	1,62
$I_c$ (Ingresso) % [6]	2,36	3,64	1,29	1,94	2,66
$\Gamma$ (Incremento) [9]	0,0097	0,0238	-0,0046	-0,0025	0,0103
$\lambda$ (Incremento) [10]	1,0097	1,0241	0,9954	0,9975	1,0104
$T_{1/2}$ (Meia-vida) anos [5]	49,84	55,22	39,49	31,68	42,41
$T_2$ (Tempo para duplicação) anos [8]	31,62	20,31	58,17	39,98	28,18
$R$ (Reposição) anos [11]	40,73	37,77	48,83	35,83	35,29
$E$ (Estabilidade) anos [12]	18,22	34,91	18,68	8,31	14,23
<b>Área basal</b>					
Parâmetros da dinâmica	Área I PAP 15	Área I PAP 20	Área II PAP 20	Área III PAP 20	Total PAP 20
Área basal total em $t_0$ ( $m^2$ )	14,86	14,06	28,79	14,55	57,40
Área basal total em $t_1$ ( $m^2$ )	17,33	16,63	28,36	14,54	59,53
Indivíduos mortos $t_0-t_1$ ( $m^2$ )	0,68	0,60	0,95	1,90	3,45
Ingresso + crescimento indivíduos sobreviventes $t_0-t_1$ ( $m^2$ )	3,15	3,17	0,52	1,88	5,58
$M_e$ (Mortalidade instantânea) % [1]	0,83	0,78	0,72	2,61 *(0,83)	1,19 *(0,77)
$M_a$ (Mortalidade anual) % [2]	0,83	0,77	0,72	2,57 *(0,83)	1,18 *(0,78)
$I_c$ (Ingresso) % [6]	3,57	3,76	0,40	2,58	1,88
$\Gamma$ (Incremento) [9]	0,0272	0,0298	-0,0032	-0,0002	0,0069
$\lambda$ (Incremento) [10]	1,0276	1,0302	0,9968	0,9998	1,0070
$T_{1/2}$ (Meia-vida) anos [5]	83,42	89,34	96,56	26,59 *(83,41)	58,41 *(89,34)
$T_2$ (Tempo para duplicação) anos [8]	20,34	19,20	181,40	30,56	39,09
$R$ (Reposição) anos [11]	51,87	54,27	138,98	28,57 *(55,78)	48,75 *(66,08)
$E$ (Estabilidade) anos [12]	63,08	70,14	84,84	3,96 *(55,67)	19,33 *(56,01)

\* Valores calculados sem considerar 3 indivíduos de grande porte (AB elevada) que morreram em função de uma tempestade que atingiu apenas a área III. Os parâmetros calculados dessa maneira são mais próximos aos encontrados nas áreas que não foram atingidas pela tempestade.

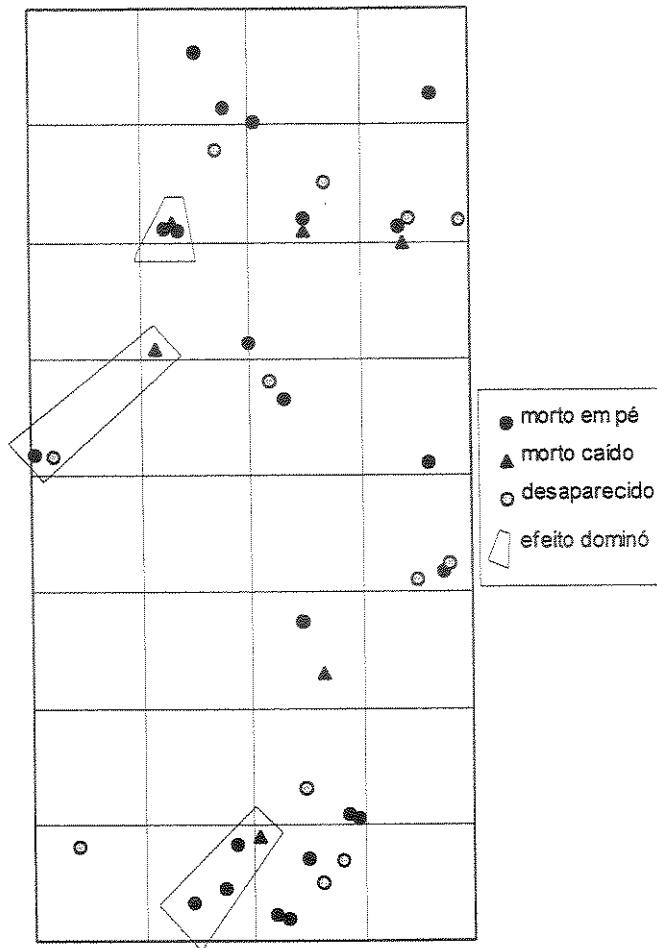


Figura 6. Mapeamento dos indivíduos que morreram na Área III durante o período estudado na floresta de encosta de Picinguaba, Ubatuba, SP. Os indivíduos mortos que desapareceram (decompostos durante o período de estudo) não foram mapeados no primeiro inventário. Por esta razão foram plotados em locais aproximados dentro das parcelas seguindo a ordem do plaqueamento do primeiro inventário.

Para o conjunto das três áreas (Figura 7D), as árvores com até 15 cm de DAP totalizaram 71,2% dos indivíduos presentes no levantamento original, sendo que 83,1% dos indivíduos mortos, durante o período estudado, ocorreram na mesma classe de diâmetro. Nas demais classes, os mortos representaram 16,9% (pouco mais que a metade do total esperado baseado no inventário original) havendo maior mortalidade em classes de diâmetros menores (teste Kolmogorov-Smirnov -  $D= 0,778$ ;  $P < 0,001$ ).

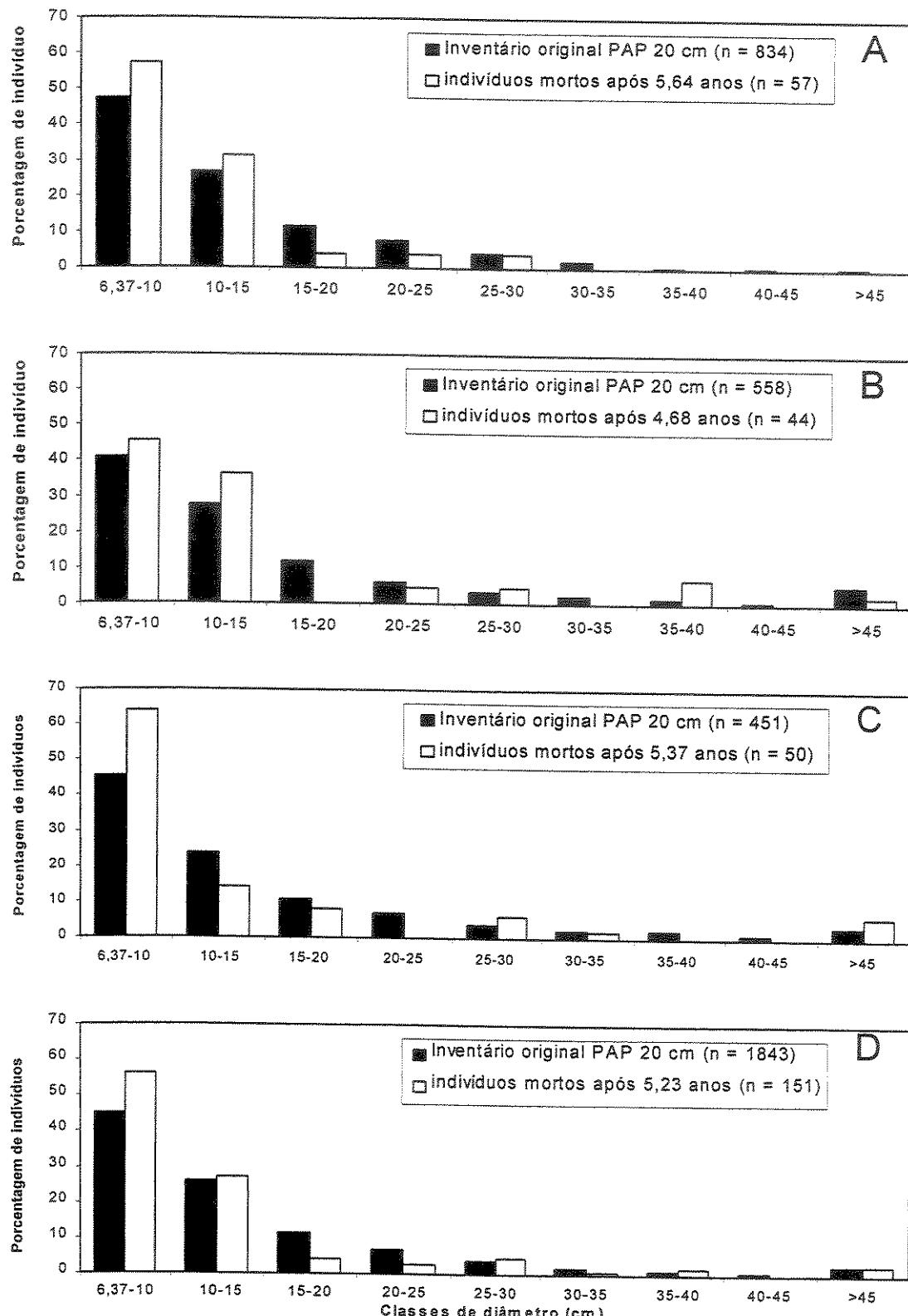


Figura 7. Distribuição de indivíduos mortos (porcentagem) em diferentes classes de diâmetro (DAP) para Área I (A), Área II (B), Área III (C) e para o Levantamento Total (D) após o segundo inventário realizado no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Teste Kolmogorov-Smirnov mostrou diferenças significativas entre a distribuição de indivíduos mortos e o total de árvores amostradas no primeiro inventário (T0). Em todos os casos  $P < 0,05$ .

Na três áreas separadamente, as análises comparativas também mostraram diferenças significativas (teste Kolmogorov- Smirnov;  $P < 0,05$  em todos os casos), com maior número de mortos entre as árvores menores (Figuras 7A-C, veja também Tabela 3).

A meia-vida para as três áreas em conjunto foi de 42 anos. A área com maior meia-vida foi a Área I, com 55 anos, e a menor meia-vida observada foi de 32 anos para a Área II. Exceto para a Área III, a meia-vida, calculada em termos de área basal, resultou valores duas vezes maiores que aqueles calculados com base no número de indivíduos. Na Área III, ocorreu a morte de indivíduos de grande porte (já comentado anteriormente), que provocou uma diminuição acentuada no valor da meia-vida, calculada em termos de área basal. Desconsiderando a mortalidade destes indivíduos maiores, os valores de meia-vida encontrados tornam-se menos discrepantes dos valores calculados para as outras duas áreas (veja Tabela 4).

#### **INGRESSO E TEMPO DE DUPLICAÇÃO**

Durante os cinco anos, 253 árvores foram recrutadas na planície e na encosta (Tabelas 3 e 4), correspondendo a 13,01% do número total de indivíduos amostrados no segundo inventário. O número de indivíduos recrutados/ha em cada área variou de 80 a 277. Na planície litorânea, o número de indivíduos recrutados (177 ou 18,55%) foi muito superior ao observado nas duas áreas da encosta (32 ou 5,86% na Área II e 44 ou 9,88% na Área III) (Tabela 3). Para as três áreas em conjunto, o ingresso, calculado através do modelo exponencial, foi de 2,66% e o desvio padrão encontrado foi 3,12. Algumas espécies (como *Euterpe edulis* veja abaixo e no Apêndice 3.1) contribuíram muito para a taxa de recrutamento da comunidade e outras não apresentaram recrutamento.

A maioria dos indivíduos recrutados (91,7%) ingressou na primeira classe de diâmetro (5 a 10 cm) (Tabela 3). Nas classes entre 10 e 20 cm de diâmetro, ingressaram predominantemente indivíduos das espécies: *Schefflera angustissima*, *Cecropia glaziouii* e *Euterpe edulis*. Quatro indivíduos excepcionalmente grandes, pertencentes a espécies diferentes, ingressaram na classe diamétrica entre 20 e 25 cm (*Cecropia glaziouii* e *Gomidesia schaueriana* na Área I e *Alsophila sternbergii* e *Eugenia oblongata* na Área III).

Para o conjunto das três áreas estudadas, houve um ganho de área basal de 9,72%, sendo 2,26% resultante do ingresso de novos indivíduos e 7,46% do crescimento dos indivíduos que sobreviveram no período estudado. A Área II apresentou menor ganho em área basal (1,81%), sendo 0,66% resultante do ingresso e 1,15% do crescimento. A Área I apresentou o maior ganho (22,55%), sendo 5,81% decorrente do recrutamento e 16,74% do crescimento.

O tempo de duplicação, em relação ao número de indivíduos, foi 28 anos para as três áreas em conjunto (2/3 do valor encontrado para a meia-vida). A área com menor tempo de duplicação foi a planície litorânea (Área I) com 20 anos (pouco mais de 1/3 do valor encontrado para meia-vida) e o maior tempo de duplicação, 58 anos, ocorreu na Área II (Tabela 4).

Com relação a área basal, o menor tempo de duplicação estimado foi 19 anos na Área I (similar ao encontrado para número de indivíduos). A Área II apresentou o maior tempo de duplicação, mais de 180 anos (três vezes o valor estimado para número de indivíduos). Na Área III, o tempo de duplicação em relação à área basal foi estimado em 30 anos, 3/4 do tempo estimado para número de indivíduos (Tabela 4).

## INCREMENTO POPULACIONAL

Considerando o conjunto das três áreas (encosta e planície), houve um aumento de 5,53% no número de árvores e 3,71% em área basal, sendo que a mediana do DAP aumentou 2,38% (Tabelas 1 e 4). Esse aumento foi significativo tanto para número de indivíduos quanto área basal ( $\lambda > 1$ ; número de indivíduos:  $\chi^2 = 5,59$ ;  $P = 0,018$  e área basal:  $\chi^2 = 4,71$ ;  $P < 0,001$ ).

Essas mudanças não foram similares nas três áreas amostradas. Na planície litorânea, o recrutamento anual (3,7%) superou a mortalidade (1,2%). ( $\lambda > 1$ ;  $\chi^2 = 17,12$ ;  $P < 0,001$ ), enquanto nas duas áreas da encosta a mortalidade foi equivalente ao recrutamento ( $\lambda$  não difere de 1 nos dois casos  $P > 0,60$ ) (Tabelas 3 e 4). Na Área I, durante o período de cinco anos estudado, o número de árvores aumentou 15% e houve um acréscimo de 18,4% em área basal. Na encosta, nas duas áreas, houve diminuição no número de árvores e decréscimo em área basal total. Como consequência, a meia-vida superou o tempo de duplicação somente na planície litorânea, enquanto nas áreas de encosta a meia-vida foi inferior ao tempo de duplicação (Tabela 4).

## DINÂMICA EM DIFERENTES CLASSES DE DIÂMETRO

Em cada área estudada, a dinâmica variou amplamente, dependendo da classe de diâmetro considerada (Figuras 8A-D e 9B). A saída (taxa de imigração) e entrada (taxa de emigração) de indivíduos entre classes de diâmetro contribuíram mais para as mudanças observadas nas três áreas do que as taxas de mortalidade (Figura 8 e Tabela 3).

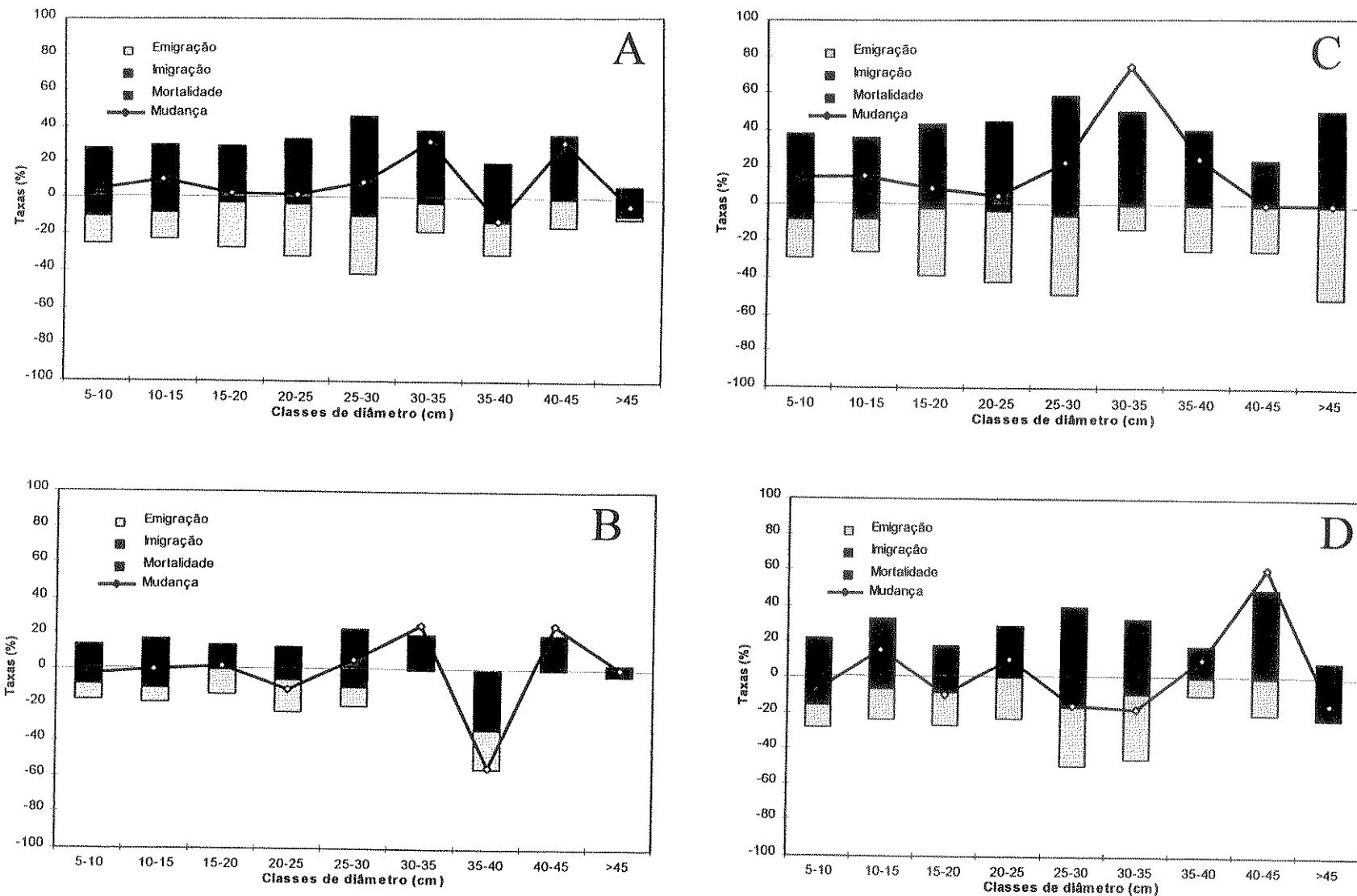


Figura 8. Parâmetros da dinâmica durante o período de estudo para a Área I (A), Área II (B), Área III (C) e para o conjunto das três áreas (D) realizado no Núcleo Picinguaba, Ubatuba,

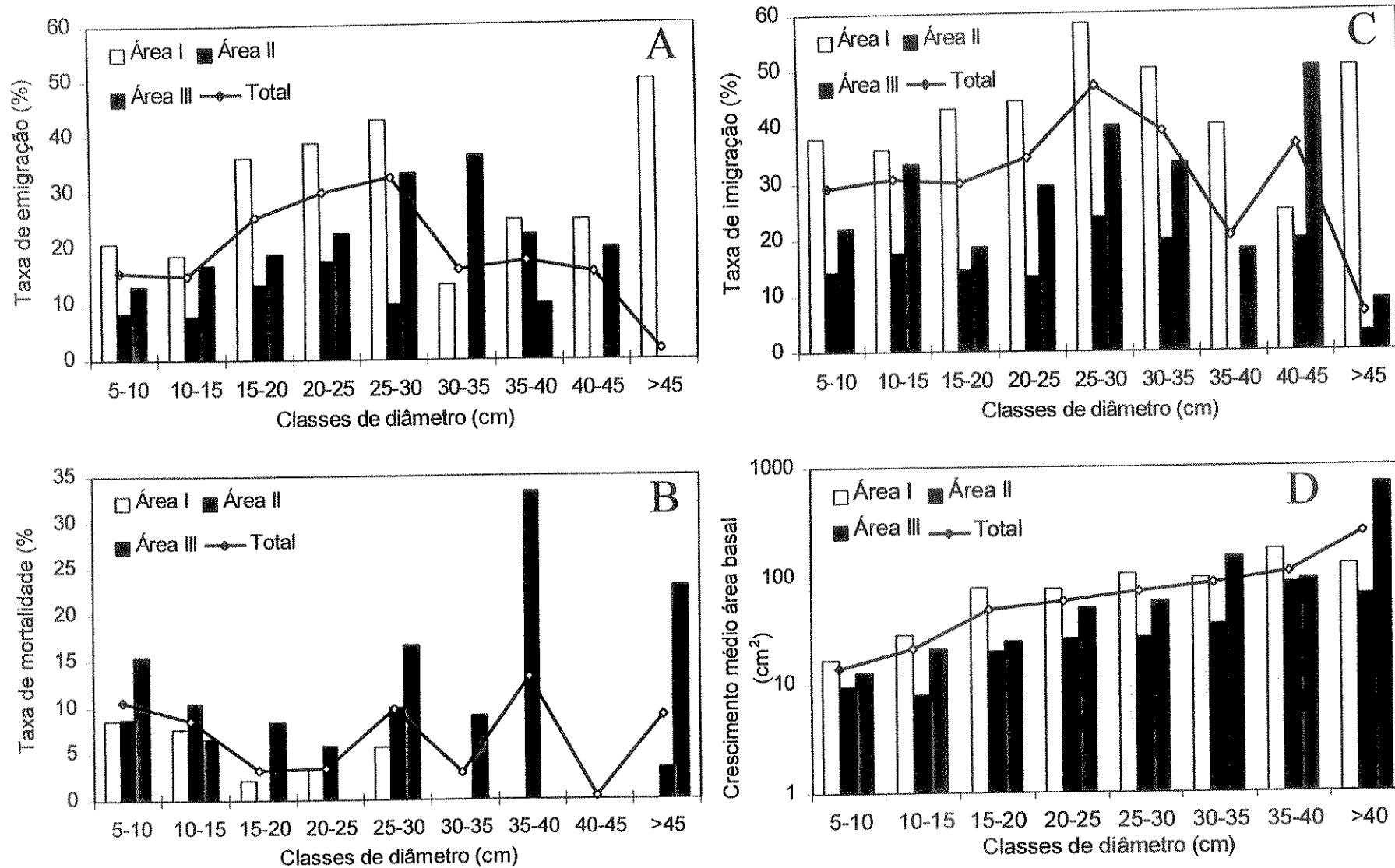


Figura 9. Parâmetros da dinâmica: Taxa de emigração (A), Taxa de mortalidade (B), Taxa de imigração (C) e Crescimento em área basal (D) durante o período estudado no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Houve uma tendência de aumento das taxas de emigração (Figura 9A) e imigração (Figura 9C) nas classes de diâmetro até 25-30 cm e diminuição nas classes maiores. As taxas de mortalidade foram maiores que o esperado nas classes de diâmetro 35-40 cm ( $\chi^2 = 4,21$ ;  $P = 0,04$ ) e 05-10 cm ( $\chi^2 = 12,27$ ;  $P < 0,001$ ), respectivamente nas Áreas II e III, e menor na classe 15-20 cm ( $\chi^2 = 4,53$ ;  $P = 0,03$ ), na Área II (Figura 9B). A planície litorânea apresentou incremento no número de indivíduos na maioria das classes de diâmetro consideradas (veja Tabela 3), exceto para as classes 40-45 cm e 50-55 cm. O mesmo não ocorreu nas duas áreas da encosta, onde o incremento foi bastante variável entre as diferentes classes de diâmetro.

Para as três áreas em conjunto, a altura média do dossel (usada como parâmetro de desenvolvimento florestal), não foi correlacionada com a mortalidade ( $r = -0,10$   $p = 0,46$ ) (Figura 10D), nem com o recrutamento ( $r = -0,18$   $p = 0,06$ ) (Figura 11D). Quando as três áreas foram consideradas separadamente, somente na Área I a taxa de mortalidade foi negativamente correlacionada com a altura da floresta ( $r = -0,31$   $p = 0,028$ ) (Figura 10A). Nas demais áreas, tanto a mortalidade quanto o recrutamento não foram correlacionados com a altura do dossel.

#### DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DA PLANÍCIE E ENCOSTA

A mortalidade ocorreu em apenas 66 espécies (36,7%), durante os cinco anos de observação. *Euterpe edulis*, a espécie mais abundante, foi a que mais contribuiu para a taxa de mortalidade da comunidade, totalizando 15,9% dos indivíduos mortos no período. *Pera glabrata* foi a segunda, com apenas 4,6%, seguida por *Alsophila sternbergii* com 3,9%. Os demais indivíduos mortos (75,6 % restantes) distribuíram-se entre 63 espécies.

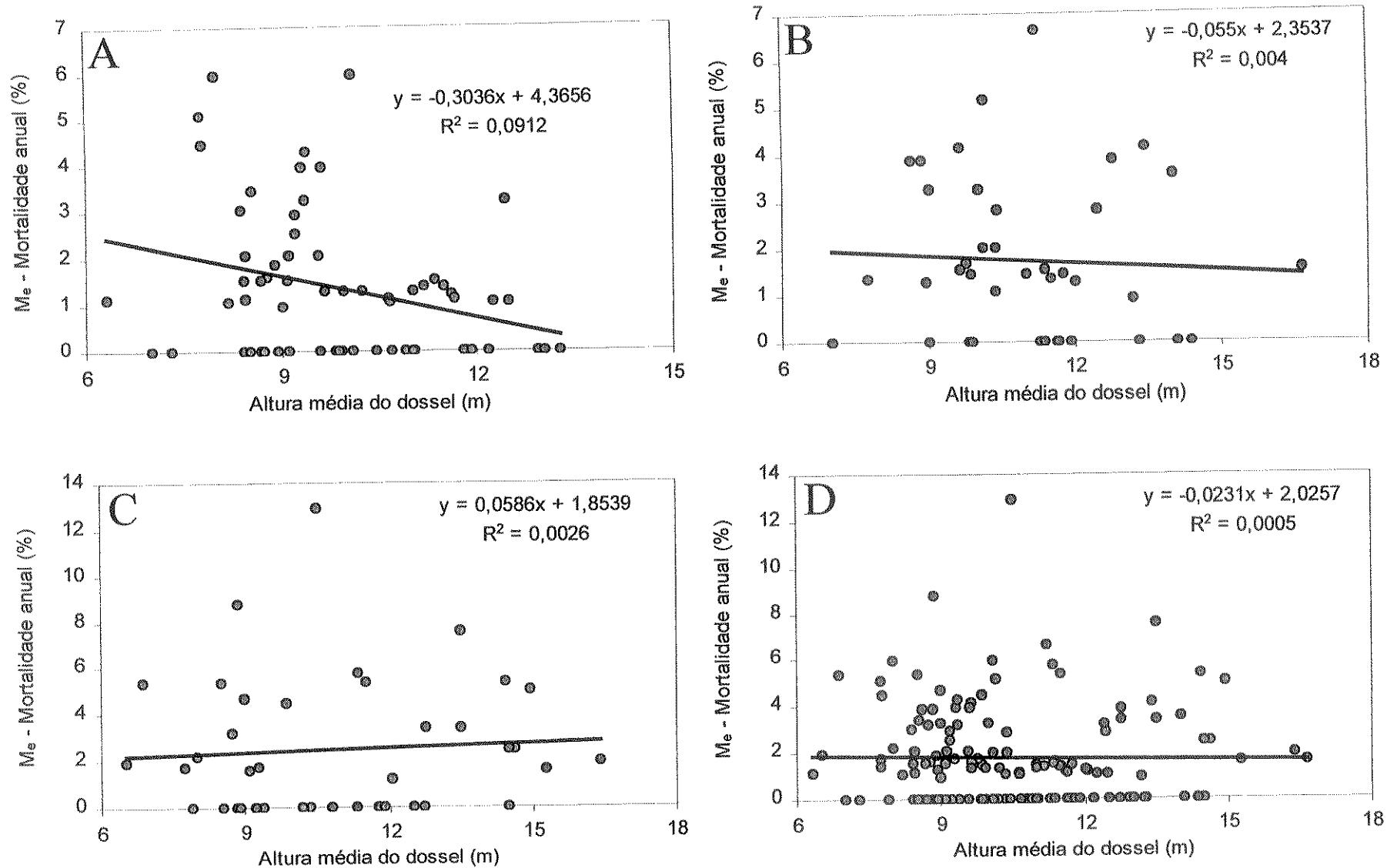


Figura 10. Taxa anual de mortalidade em função da altura média do dossel em cada parcela amostrada na Área I (A), Área II (B), Área III (C) e para o conjunto das três áreas (D) estudadas no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

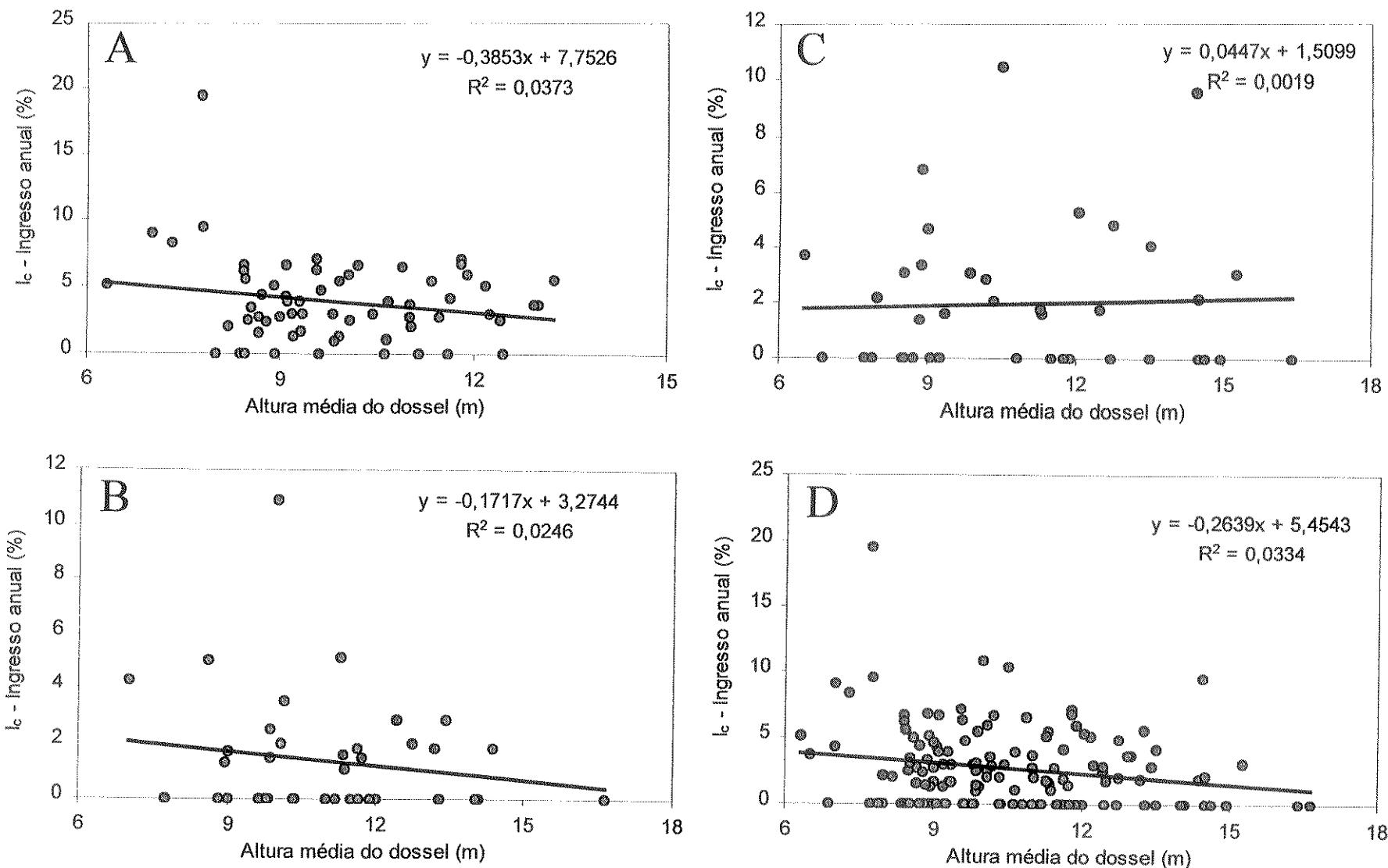


Figura 11. Taxa anual de ingresso em função da altura média do dossel em cada parcela amostrada na ÁREA I (A), ÁREA II (B), ÁREA III (C) e para o conjunto das três áreas (D) amostradas em Picinguaba, Ubatuba, SP.

As taxas anuais de mortalidade apresentadas pelas 66 espécies, cujas populações perderam indivíduos, variaram entre 0,31% e 21,07%. As maiores taxas ocorreram em espécies amostradas no primeiro levantamento com poucos indivíduos, como *Miconia rubiginosa* e *Eugenia santensis*. Em 48 espécies, a taxa de mortalidade anual foi maior que aquela calculada para todas as espécies em conjunto, mas em apenas nove espécies (*Euterpe edulis*, *Alsophylla sternbergii*, *Calycorectes australis*, *Eugenia prasina*, *Rudgea vellerea*, *Cyathea phalerata*, *Miconia rubiginosa*, *Eugenia santensis* e *Inga edulis*) o valor obtido foi significativamente superior à taxa de mortalidade anual, apresentada por todas as espécies em conjunto ( $\chi^2$ ;  $P < 0,05$ ) (veja Apêndice 3.1).

Cinquentas e duas espécies (28,3% do total das espécies presentes em 90/91) apresentaram recrutamento em 96/97. As espécies que apresentaram maior recrutamento foram as mesmas que se destacaram na mortalidade: *Euterpe edulis*, com 41,1% dos indivíduos recrutados no período, *Pera glabrata*, com 5,1%, e *Alsophylla sternbergii*, com 4,3%. Os restantes 49,5% dos indivíduos recrutados no período estudado foram distribuídos entre 49 espécies (Veja Apêndice 3.1).

As taxas anuais de recrutamento, apresentadas pelas espécies, variaram entre 0,31% e 23,02%. *Miconia rigidiuscula*, amostrada inicialmente com cinco indivíduos, dobrou o número de árvores no decorrer do período estudado, registrando a maior taxa anual de recrutamento (veja Apêndice 3.1). Somente para oito espécies (*Miconia rigidiuscula*, *Amaioua intermedia*, *Kielmeyera petiolaris*, *Eugenia riedeliana*, *Euterpe edulis*, *Alsophylla sternbergii*, *Maytenus litoralis* e *Schefflera angustissima*) a taxa anual de recrutamento foi significativamente maior que a encontrada para comunidade (todos os casos  $\chi^2$ ;  $P < 0,05$ ).

As espécies *Jacaranda puberula*, *Myrcia multiflora* e *Gomidesia schaueriana*, amostradas inicialmente com mais de 50 indivíduos, apresentaram recrutamento significativamente menor que o esperado ( $\chi^2$ ;  $P < 0,05$ ), em relação ao recrutamento

observado na comunidade como um todo. As três espécies foram observadas frutificando intensamente durante o período estudado e centenas de plântulas foram observadas se desenvolvendo no solo.

A mudança total na abundância das espécies observada em Picinguaba está resumida na Figura 12. Das 180 espécies amostradas inicialmente, 104 espécies (57,71%) não apresentaram mortalidade nem recrutamento; mantiveram-se com o mesmo número de indivíduos. Estas 104 espécies foram representadas por 369 indivíduos ou 20% do total de indivíduos marcados em 90/91.

Entre as espécies amostradas com mais de 10 indivíduos, algumas apresentaram mudanças numéricas maiores que 10%. Destas, oito espécies aumentaram numericamente: *Maytenus litoralis*, *Euterpe edulis*, *Schefflera angustissima*, *Myrcia acuminatissima*, *Alsophylla sternbergii*, *Rapanea umbellata*, *Garcinia gardneriana* e *Inga subnuda*. Com exceção de *Alsophylla sternbergii*, as demais espécies aumentaram principalmente na planície litorânea. Quatro espécies diminuíram: *Eugenia umbelliflora*, *Mollinedia schottiana*, *Hyeronima alchorneoides* e *Virola bicuhyba*, todas na área de encosta.

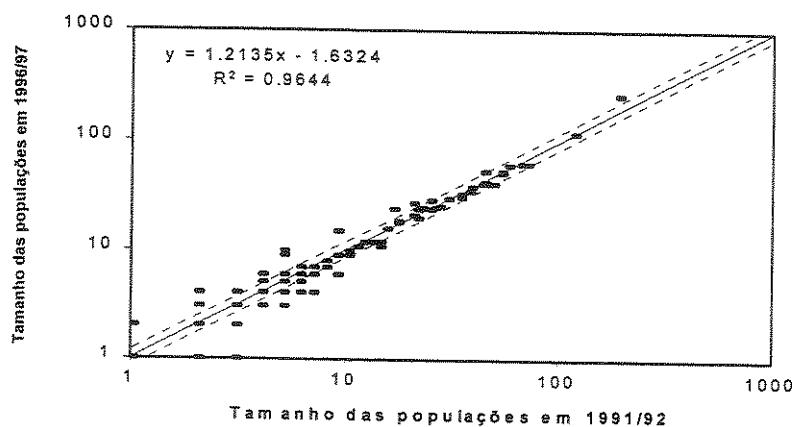


Figura 12. Mudanças na abundância total das espécies ( $n = 173$ ) amostradas em Picinguaba durante o período de 1991/92 - 1996-97. A linha cheia representa igualdade no tamanho populacional nas duas amostragens. Espécies acima da linha aumentaram suas populações, espécies abaixo diminuiram durante o período observado. A linha pontilhada indica mudança de 10 % no tamanho populacional.

## DISCUSSÃO

### DINÂMICA DA COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA FLORESTA

Mudanças na composição florística de uma floresta tropical nem sempre são claras e fáceis de se observar. A maioria das espécies é representada por poucos indivíduos e, por esta razão, as espécies mais raras apresentam maior probabilidade de desaparecerem entre um levantamento e outro. Da mesma forma, estas espécies podem reaparecer num próximo inventário por migração, pelo recrutamento de indivíduos do banco de sementes e plântulas ou pelo crescimento dos jovens que não atingiam o critério mínimo de inclusão no primeiro levantamento. Em Picinguaba, as mudanças na composição florística observadas, durante o período estudado, não afetaram os índices de diversidade encontrados nas três áreas estudadas. Quando comparada com outros estudos realizados em florestas do sudeste do Brasil (Santos *et al.* 1996, Oliveira-Filho *et al.* 1997, Nascimento *et al.* 1999), a variação de 3,9% no número de espécies pode ser considerada baixa.

Um dos principais fatores que provocam mudanças na diversidade das comunidades florestais é seu desenvolvimento sucessional. Segundo Okali & Ola-Adans (1987), a diversidade das comunidades vegetais tende a aumentar durante os estágios intermediários da sucessão e diminuir quando a comunidade aproxima-se do estágio climáxico. Embora, para o conjunto das três áreas estudadas em Picinguaba, a mudança na diversidade tenha sido significativa (veja Tabela 1), as variações florísticas observadas foram pequenas e certamente não relacionadas ao desenvolvimento sucessional, podendo ser consideradas casuais. As espécies que desapareceram no segundo levantamento estavam representadas inicialmente por apenas um indivíduo, exceto uma espécie não identificada da família Myrtaceae, que foi amostrada inicialmente com dois indivíduos. Dessas espécies, pelo

menos duas: *Annona cacans* e *Pouteria caimito* podem ser encontradas no Núcleo Picinguaba, em locais próximos a área de amostragem. Além dessas espécies que desapareceram, o elevado incremento observado na população de *Euterpe edulis* também pode ter contribuído para a diminuição da diversidade, quando as três áreas foram consideradas em conjunto. Analisando cada área da encosta e planície separadamente, nenhuma delas apresentou mudanças significativas na diversidade, indicando que as áreas estão estáveis floristicamente.

A constância na riqueza de espécies verificada em Picinguaba, principalmente para cada área separadamente, era esperada. Segundo Condit *et al.* (1992), cinco anos de observação é um tempo muito curto para se medir a substituição de espécies em comunidades com organismos de vidas tão longas como as árvores.

Quanto a estrutura, as áreas amostradas em Picinguaba foram estáveis no período estudado, sendo mantidas as diferenças gerais observadas entre planície e encosta. A floresta da planície litorânea (Área I), que apresentou, nos dois inventários, menor estatura e maior densidade que as Áreas II e III, tornou-se ainda mais densa no segundo inventário. Esta área está estabelecida sobre um solo arenoso e mais pobre que os solos da encosta (Sanchez 2001). Aparentemente, a floresta da planície está tornando-se mais densa, diferenciando-se ainda mais da floresta da encosta. Estes resultados concordam com as afirmações de Huston (1980) e Uhl & Murphy (1981), de que florestas sobre solos inférteis e arenosos tendem a ser mais densas e apresentar menor estatura do que florestas sobre solos mais férteis.

As estruturas de tamanho nas três áreas estudadas em Picinguaba foram similares, apresentando uma distribuição na forma de "J reverso" (Hartshorn 1980). Esta estrutura de tamanhos é similar aquela encontrada em muitos estudos realizados em florestas tropicais

(Lieberman *et al.* 1985b, Manokaran & Kochummen 1987, Okali & Ola-Adans 1987, Swaine *et al.* 1987a, Gentry & Terborgh 1990, Santos *et al.* 1996, Oliveira-Filho *et al.* 1997). Segundo Swaine *et al.* (1987a), o padrão de distribuição de freqüência em classes de diâmetro, com alto número de indivíduos nas menores classes e declínio nas classes maiores, é típico de florestas naturais regenerando a partir de sementes, sugerindo populações com abundante regeneração ou comunidades estáveis (Whitmore 1975, Hartshorn 1980). Neste estudo, a estrutura de tamanho não variou significativamente no intervalo de 5 anos em nenhuma das três áreas estudadas. Apesar da taxa de mortalidade ter sido maior na primeira classe de diâmetro, o recrutamento nesta classe compensou a mortalidade, favorecendo a manutenção da estrutura de tamanhos observada inicialmente.

#### MORTALIDADE

Em Picinguaba, durante o intervalo de tempo observado, a taxa de mortalidade -  $m_e$ , calculada através do modelo exponencial proposto por Swaine & Lieberman (1987), se aproximou bastante de  $m_a$  (Sheil *et al.* 1995). Segundo Condit *et al.* (1995), nos estudos de comunidades arbóreas, onde os indivíduos apresentam alta longevidade e o tempo transcorrido entre as amostragens é relativamente pequeno, a aproximação dos resultados encontrados através dos dois métodos é considerada satisfatória. Além disso, os desvios padrões encontrados foram elevados nas três áreas estudadas, indicando que, neste estudo, não há diferença entre a mortalidade calculada pelos dois métodos. Assim, todos os resultados serão comparados com base na mortalidade calculada pelo método recomendado por Swaine & Lieberman (1987), que tem sido normalmente utilizado nos estudos de dinâmica.

A taxa anual de mortalidade obtida, para o conjunto das três áreas amostradas em Picinguaba (1,63%), representou um valor dentro da amplitude obtida (1 a 3%) para a maioria da florestas tropicais (veja Matelson *et al.* 1995 e Tabela 5). Brown *et al.* (1983) encontraram uma taxa de mortalidade anual de 0,80%, um dos menores valores de mortalidade registrados na literatura para florestas tropicais, enquanto que Hubbell & Foster (1990), Körning & Balslev (1994a), Felfili (1995b), Santos *et al.* (1996) e Oliveira-Filho *et al.* (1997) encontraram valores anuais de mortalidade acima de 3,0 % e (entre os maiores valores encontrados na literatura para florestas neotropicais, veja Tabela 5). Além destes estudos, Nascimento *et al.* (1999) encontraram uma taxa de mortalidade acima de 4,5% ao ano num fragmento de floresta tropical semidecídua em Piracicaba, SP. Todos os valores de mortalidade acima de 3% foram obtidos em estudos mais recentes, e Phillips & Gentry (1994) e Phillips (1996) sugeriram que o aumento na dinâmica das florestas tropicais pode estar relacionado à mudanças globais, como o aumento da emissão de CO<sub>2</sub>.

É provável que nos estudos das florestas brasileiras citados acima, as taxas de mortalidade tenham sido altas em função de efeitos de fragmentação de habitats (veja Nascimento *et al.* 1999), já que estes estudos foram realizados em fragmentos de tamanhos variáveis entre 5 e 250 ha.. Independente das causas que provocaram a elevação da mortalidade, estas comparações permitem considerar pequenas as taxas de mortalidade (1,20 a 2,24) observadas em Picinguaba. O valor de mortalidade obtido para o conjunto das três áreas poderia ser de 1,45%/ano, caso a mortalidade ocasionada por temporais, ocorrida principalmente na Área III da encosta, fosse desconsiderada. Neste caso, a mortalidade na encosta seria de 1,76%/ano, reduzindo o valor para o conjunto das três áreas estudadas. Este fato indica que eventos esporádicos, ocorridos durante o intervalo de observação, podem afetar de forma intensa a dinâmica das comunidades. Portanto, quanto maior for o

intervalo entre os inventários sucessivos, maior a dificuldade na identificação dos fatores responsáveis pela mortalidade e na interpretação dos resultados observados. Putz & Milton (1983) e Lang & Knight (1983) encontraram taxas de mortalidade muito menores que aquela reportada por Hubbell & Foster (1990) na Ilha de Barro Colorado. O aumento na mortalidade, observado por estes últimos autores, foi atribuído ao prolongado período de estiagem ocorrido na ilha em 1983, em decorrência do efeito El Niño naquele ano. Nascimento *et al.* (1999) relacionaram a alta mortalidade observada na floresta semidecídua em Piracicaba (4,7% ao ano) aos efeitos de uma forte geada e um período de seca prolongado, observados durante o intervalo entre as duas amostragens. Manokaran & Kochummen (1987), Condit *et al.* (1992) e Carey *et al.* (1994) também encontraram marcante variação na mortalidade entre períodos sucessivos de acompanhamento, indicando que as taxas de mortalidade podem ser muito variáveis temporalmente.

As causas de morte e a forma como um indivíduo morre têm um papel ecológico importante na floresta tropical (Carey *et al.* 1994). Uma árvore morta em pé representa abrigo ou mesmo habitat para numerosas espécies animais. Árvores caídas funcionam com berçário para plântulas e contribuem com nutrientes diretamente para o solo, além de, geralmente logo após a queda, permitirem maior penetração de luz até próximo ao solo. Apesar de importantes, as causas de mortalidade em florestas tropicais geralmente são difíceis de serem determinadas em função da interação de fatores endógenos (relativos à longevidade natural dos indivíduos) e exógenos (como ação de ventos, inundações etc.) (White 1979). Segundo Milton *et al.* (1994), é difícil saber se uma árvore danificada por vento já sofria com algum problema endógeno (por essa razão estava mais suscetível à quebras), ou foi derrubada por uma simples questão do acaso.

Em Picinguaba, a proporção de árvores mortas quebradas por ventos (11%) foi pequena, quando comparada com outros estudos em florestas tropicais. Putz & Milton (1983) encontraram, em Barro Colorado, 50% de árvores quebradas por ventos e Rankin-de-Merona *et al.* (1990), em Manaus, encontraram 46%. Além disso, o total de mortos em pé (33%) observado na floresta de Picinguaba foi maior que a maioria dos valores citados na literatura: 8% - Putz & Milton (1983), 10% - Uhl (1982), 26% - Lieberman *et al.* (1985a), entre 10 e 30 % para quatro áreas de 1 ha estudadas por Rankin-de-Merona *et al.* (1990) e 4% - Matelson *et al.* (1995). Em Picinguaba, a menor proporção de árvores quebradas e a maior proporção de árvores mortas em pé indicam que esta área é menos suscetível à distúrbios atmosféricos do que as outras florestas comparadas. O menor diâmetro de inclusão adotado em Picinguaba, em relação aos estudos comparados, não deve ser responsável pelas diferenças obtidas nas proporções de árvores quebradas por ventos. Árvores maiores tem menor probabilidade de serem quebradas por ventos (Putz *et al.* 1983), pois interceptam mais luz e investem mais carbono na segurança mecânica para evitar quebras nos troncos (Sterck & Bongers 1998).

Cerca de 30 % dos indivíduos que morreram na encosta (Área II e III) desapareceram sem deixar qualquer vestígio. Na planície litorânea (Área I), os desaparecidos totalizaram apenas 7% (Tabela 2).

Rankin-de-Merona *et al.* (1990) observaram apenas 4% de árvores desaparecidas num intervalo de cinco anos e Matelson *et al.* (1995) encontraram 10% em 4 anos. Em seu estudo na Costa Rica, Lieberman *et al.* (1985a) encontraram 37% de árvores desaparecidas no segundo inventário, mas o intervalo de amostragem foi de 13 anos, cerca de 2,5 vezes maior que em Picinguaba.

Korning & Balslev (1994a), comparando a dinâmica de quatro áreas numa floresta tropical no Peru, encontraram que, quanto maior o tempo transcorrido, entre duas amostragens, maior a proporção de árvores decompostas. Em Picinguaba, embora o intervalo de tempo transcorrido entre as amostragens na planície tenha sido aproximadamente sete meses maior que na encosta, a relação encontrada por Korning & Balslev (1994a) não foi verificada, o que sugere que outros fatores, além do tempo, podem estar influenciando de maneira diferente as taxas de decomposição na planície e encosta.

O diâmetro do tronco também pode influenciar as taxas de desaparecimento (Lang & Knight 1979, Harmon *et al.* 1995), o que parece ocorrer na área da planície, pois, considerando árvores com PAP  $\geq 15$  cm (veja Tabela 2), o desaparecimento foi bem maior, aproximando-se dos valores observados na encosta. Dessa forma, as diferenças na velocidade de decomposição poderiam estar ligadas à mortalidade de indivíduos menores na encosta e maiores na planície; no entanto, a média dos diâmetros dos indivíduos desaparecidos na planície (7,8 cm) é menor que na encosta (12,25 cm). Estas observações são indicativas de que as taxas de decomposição seriam maiores na encosta, ou que as espécies desaparecidas na encosta seriam mais facilmente decompostas do que aquelas da planície litorânea, ou ambos. Diferenças ambientais entre planície e encosta podem estar restringindo ou favorecendo a fauna de detritívoros nas duas áreas. Na planície, durante a estação chuvosa, ocorrem afloramentos do lençol freático e o tempo de alagamento pode ser suficiente para restringir o oxigênio necessário para a sobrevivência de invertebrados decompositores. Por outro lado, na encosta, a ausência de alagamentos associada a condições adequadas de temperatura e umidade podem favorecer a atividade de invertebrados detritívoros durante todo o ano, aumentando as taxas de decomposição. Além

desses fatores, alguns indivíduos de pequeno porte que desapareceram na encosta, podem ter sido carregados pelo rio (Área II) ou arrastados por enxurradas durante temporais.

Em cada uma das três áreas estudadas, as taxas de mortalidade para árvores entre 5 e 10 cm de DAP foram significativamente maiores que a média das três áreas em conjunto, sugerindo que, em Picinguaba, a faixa de tamanho até 10 cm de DAP representa uma fase crítica para o estabelecimento das árvores. Lang & Knight (1983) observaram que 90% da mortalidade ocorreu em árvores menores que 10 cm de DAP. Uhl *et al.* (1988) e Clark & Clark (1992) encontraram maior mortalidade entre indivíduos menores que 10 cm de DAP. Swaine *et al.* (1987a) reportaram que o risco de mortalidade é independente da idade, desde que a árvore tenha alcançado DAP > 10 cm. Vários autores não encontraram diferenças na mortalidade entre classes de tamanho (Manokaran & Kochummen 1987, Lieberman *et al.* 1990, Gentry & Terborgh 1990), mas todos eles analisaram árvores com DAP > 10 cm. Entretanto, os resultados de Hubbell & Foster (1990), que encontraram maior mortalidade entre árvores com DAP > 16 cm, não concordam com os resultados encontrados em Picinguaba e nos outros estudos citados acima. Hubbel & Foster (1990) atribuíram esta mortalidade ao período de seca prolongada causada pelo fenômeno El Niño de 1983, na Ilha de Barro Colorado, que afetou principalmente as espécies típicas de locais mais úmidos. Apesar de existir a tendência geral para que a mortalidade se concentre nas menores classes de diâmetro (abaixo de 10 cm), outros fatores, como os climáticos, podem alterar a tendência normalmente encontrada (veja Hubbel & Foster 1990).

Na Área III, a mortalidade ocorreu de forma agregada (ID = 2,01). Lieberman *et al.* (1985a) e Felfili (1995b) também encontraram um padrão de agregação para árvores mortas, sendo que Felfili (1995b) atribuiu o padrão agregado à mortalidade conjunta de várias árvores em função de ventos e inundações periódicas. Em Picinguaba, a mortalidade

agregada observada na encosta, pode estar relacionada com a queda muitos indivíduos decorrentes do efeito dominó produzido pela queda de grandes árvores ocorrida durante o período estudado (veja Figura 6).

A meia-vida observada em Picinguaba para as três áreas em conjunto (42 anos) está abaixo da valores máximos encontrados para florestas neotropicais (valores estimados entre 60 e 100 anos) (veja Tabela 5).

## INGRESSO

O ingresso anual observado na floresta de Picinguaba (2,66%) está entre os maiores registrados na literatura (veja Tabela 5). Mesmo quando são considerados apenas indivíduos com DAP > 10 cm, o percentual continua elevado (2,64%), ficando atrás somente dos valores 3,08%, 3,11% e 4,48% encontrados respectivamente por Korning & Balslev (1994a), Oliveira-Filho *et al.* (1997) e Hubbel & Foster (1990). A planície litorânea foi a área que mais contribuiu para o alto recrutamento observado em Picinguaba. Nesta área, considerando DAP  $\geq$  10 cm, o recrutamento foi de 3,59%, representando o segundo maior valor observado nas florestas brasileiras, sendo similar aos 3,83% encontrado por Oliveira-Filho *et al.* (1997) em Lavras, MG (Tabela 5). Este intenso recrutamento resultou em um aumento na densidade observado na planície litorânea (veja discussão sobre as mudanças na estrutura).

Tabela 5. Comparações da mortalidade de indivíduos (M), meia vida ( $\frac{1}{2} V$ ), recrutamento (Re), tempo de dobra (T2), reposição (R) e estabilidade (E) em 15 estudos de longo prazo em florestas Neotropicais.

Fonte	País/Local	Código	Área -ha	AT (anos)	DAP (cm)	Nº	D	I	Nt	M* (%)	$\frac{1}{2} V^*$	Re* (%)	T2*	R*	E*
Hubbell & Foster (1990)	Panamá - Barro Colorado	BC1	50	3	1	235895	26803	33126	242218	3,94	17,24	4,48	15,82	16,53	1,42
Putz & Milton (1982)	Panamá - Barro Colorado	BC2	2	5	19,1	328	17	--	--	1,06	65,12	--	--	--	--
Lang & Knight (1983)	Panamá - Barro Colorado	BC3	1,5	10	2,5	4668	934	438	4172	2,21	31,05	0,90	77,29	54,17	46,24
Lieberman & Lieberman (1987)	Costa Rica - La Selva	LS1	4,4	13	10	1879	396	355	1838	1,80	38,07	1,34	52,07	45,07	14,00
Lieberman & Lieberman (1987)	Costa Rica - La Selva	LS2	4	13	10	1563	366	381	1578	2,03	33,78	1,69	41,31	37,54	7,53
Lieberman & Lieberman (1987)	Costa Rica - La Selva	LS3	4	13	10	2097	540	557	2114	2,26	30,26	1,83	38,25	34,26	7,99
Crow (1980)	Porto Rico - Luquillo	LU	0,72	30	4	955	474	538	1019	2,26	30,32	1,50	46,54	38,43	16,22
Korning & Balslev (1994)	Equador - Añangu	AÑ1	1	2,5	10	697	18	55	734	1,04	66,23	3,08	22,82	44,52	43,41
Korning & Balslev (1994)	Equador - Añangu	AÑ2	1	4,92	10	734	65	62	731	1,87	36,63	1,67	41,88	39,26	5,26
Korning & Balslev (1994)	Equador - Añangu	AÑ3	1,1	8,5	10	804	119	--	--	1,87	36,78	--	--	--	--
Korning & Balslev (1994)	Equador - Añangu	AÑ4	1	8,5	10	417	96	--	--	3,03	22,52	--	--	--	--
Uhl (1982)	Venezuela - San Carlos	VA1	1	5	10	786	39	56	803	1,01	68,10	1,39	50,36	59,23	17,74
Uhl (1982)	Venezuela - San Carlos	VA2	1	5	20	238	10	17	245	0,85	80,74	1,39	50,23	65,49	30,51
Gentry & Terborgh (1990)	Peru - Cocha Cashu	CC	0,94	10	10	537	88	45	494	1,77	38,73	0,81	86,13	62,43	47,41
Rankin-de-Merona et al. (1990)	Brasil - Duke Manaus	DM1	5	5	10	3125	176	138	3087	1,15	59,79	0,87	80,20	69,99	20,41
Rankin-de-Merona et al. (1990)	Brasil - Duke Manaus	DM2	5	5	15	1704	104	--	--	1,25	55,03	--	--	--	--
Rankin-de-Merona et al. (1990)	Brasil - Duke Manaus	DM3	5	5	20	1072	61	--	--	1,16	59,16	--	--	--	--
Rankin-de-Merona et al. (1990)	Brasil - Duke Manaus	DM4	5	5	25	668	33	--	--	1,01	68,41	--	--	--	--
Higushi (1987)	Brasil - Amazônia	AM	12	5	25	1893	159	--	--	1,74	39,50	--	--	--	--
Oliveira (1997)	Brasil - 1501 Manaus	BM1	1	5	10	632	38	--	--	1,23	55,89	--	--	--	--
Oliveira (1997)	Brasil - 1501 Manaus	BM2	1	5	10	667	35	--	--	1,07	64,30	--	--	--	--
Oliveira (1997)	Brasil - 1501 Manaus	BM3	1	5	10	652	21	--	--	0,65	105,86	--	--	--	--
Felfili (1997)	Brasil - Brasília - DF	BB	3,02	6	10	1667	316	166	1517	3,44	19,79	1,59	43,81	31,80	24,02
Oliveira Filho et al. (1997)	Brasil - Lavras MG	BL1	5,8	4,8	5	6528	793	1035	6770	2,66	25,69	3,11	22,61	24,15	3,08
Oliveira Filho et al. (1997)	Brasil - Lavras MG	BL2	5,8	4,8	10	2536	183	501	2854	1,55	44,42	3,83	18,45	31,44	25,97
Oliveira Filho et al. (1997)	Brasil - Lavras MG	BL3	5,8	4,8	20	786	49	143	880	1,33	51,69	3,54	19,90	35,80	31,78
Santos et al. (1996)	Brasil - Campinas SP	CP1	1	11,12	5	1431	464	279	1246	3,46	19,67	1,61	43,27	31,47	23,61
Santos et al. (1996)	Brasil - Campinas SP	CP2	1	11,12	10	529	146	107	490	2,86	23,87	1,67	41,84	32,85	17,98
Santos et al. (1996)	Brasil - Campinas SP	CP3	1	11,12	20	176	45	40	171	2,62	26,10	1,86	37,64	31,87	11,53
Guilherme (1999)	Brasil - Madre Deus MG	BD	1,6	6,42	*5	1952	346	132	1738	2,99	22,81	1,02	68,01	45,41	45,20
Este estudo	Área I - Planície litorânea	Área I	0,64	5,64	6,36	834	57	177	954	1,25	55,22	3,64	20,31	37,77	34,91
Este estudo	Área II - Encosta ripária	Área II	0,4	4,68	6,36	558	44	32	546	1,74	39,49	1,29	58,17	48,83	18,68
Este estudo	Área III - Encosta seca	Área III	0,4	5,37	6,36	451	50	44	445	2,16	31,68	1,94	39,98	35,83	8,31
Este estudo	Total - Planície e encosta	Total	1,44	5,23	6,36	1843	151	253	1945	1,62	42,41	2,66	28,18	35,29	14,23

\* Parâmetros dinâmicos calculados seguindo as recomendações de Korming & Balslev 1994a

Nas duas áreas da encosta, o recrutamento foi bem menor. A Área II, próxima ao rio, apresentou o menor recrutamento (1,20%), sendo uma das menores taxas registradas na literatura (Tabela 5).

As diferenças nas taxas de mortalidade e recrutamento e, consequentemente, entre meia-vida e tempo de duplicação nas áreas estudadas em Picinguaba, indicaram que a floresta na planície e encosta estão em estados silvágénicos diferentes (*sensu* Hallé *et al.* 1978). A floresta é um sistema dinâmico, que apresenta mudanças sucessionais constantes em sua estrutura e composição, sendo que uma fase de equilíbrio homeostático só é atingida após um período dinâmico, no qual a comunidade apresenta aumento numérico de indivíduos e/ou acúmulo de área basal (Hallé *et al.* 1978).

Usando a terminologia de Hallé *et al.* (1978), a planície litorânea, com um aumento no número de indivíduos de 14% e acúmulo de área basal de aproximadamente 18%, encontra-se em estado silvágénico de crescimento. As áreas da encosta, com mortalidade e recrutamento aproximadamente equilibrados e área basal total (variando menos de 1%:  $\lambda = 1$ ) sendo mantida principalmente pelo crescimento em DAP denotam um estado silvágénico de equilíbrio homeostático.

Desequilíbrio entre taxas de mortalidade e recrutamento, como ocorreu na planície litorânea, já foi reportado por vários autores em todo o mundo (Pires & Prance 1977, Swaine *et al.* 1987a, b, Gentry & Terborgh 1990, Felfili 1995a, Korning & Balslev 1994a, Santos *et al.* 1996, Oliveira-Filho *et. al* 1997, Nascimento *et al.* 1999). Manokaran & Kochummen (1987) encontraram variação no balanço entre mortalidade e recrutamento em períodos de observação sucessivos, sendo que, durante os primeiros 10 anos, a mortalidade superou o recrutamento e no período seguinte, houve um balanço entre as duas taxas. Esses

autores indicam que, ao longo do tempo, as florestas podem apresentar ciclos de recrutamento e mortalidade alternados. Após um período de mortalidade, ocorre abertura de espaço para que, em seguida, ocorra um recrutamento mais intenso, caracterizando a floresta como um sistema dinâmico, que apresenta mudanças contínuas ao longo do tempo em sua estrutura e composição.

Uma comunidade pode ser estável em relação a sua estrutura (quando ocorrem pequenas mudanças no número absoluto de indivíduos e área basal num intervalo de tempo) e altamente dinâmica em relação ao tempo de reposição (turnover – reposição do número de indivíduos mortos e área basal num intervalo de tempo) (Korning & Balslev 1994a)

O conjunto das três áreas amostradas neste estudo, apresentou um tempo de reposição  $R = 35,17$  anos, indicando que, em Picinguaba, a floresta está entre as mais dinâmicas dos neotrópicos (Figura 13). Comparado com outras florestas tropicais, a variação na estabilidade (E) e reposição (R) encontrada entre planície e encosta, pode ser considerada alta, pois cada uma das três áreas estudadas ocuparam quadrantes diferentes na Figura 13. A Área I (planície) situou-se no quadrante de alta reposição e baixa estabilidade indicando que a floresta neste local foi a mais instável, dentre as três amostradas em Picinguaba. A Área III (encosta), embora tenha apresentado a maior taxa de mortalidade estimada neste estudo, situou-se no quadrante de alta estabilidade e alta reposição sendo, portanto, a área com maior estabilidade. A Área II situou-se próxima às médias de estabilidade (E) e reposição (R) encontradas para as florestas neotropicais comparadas.

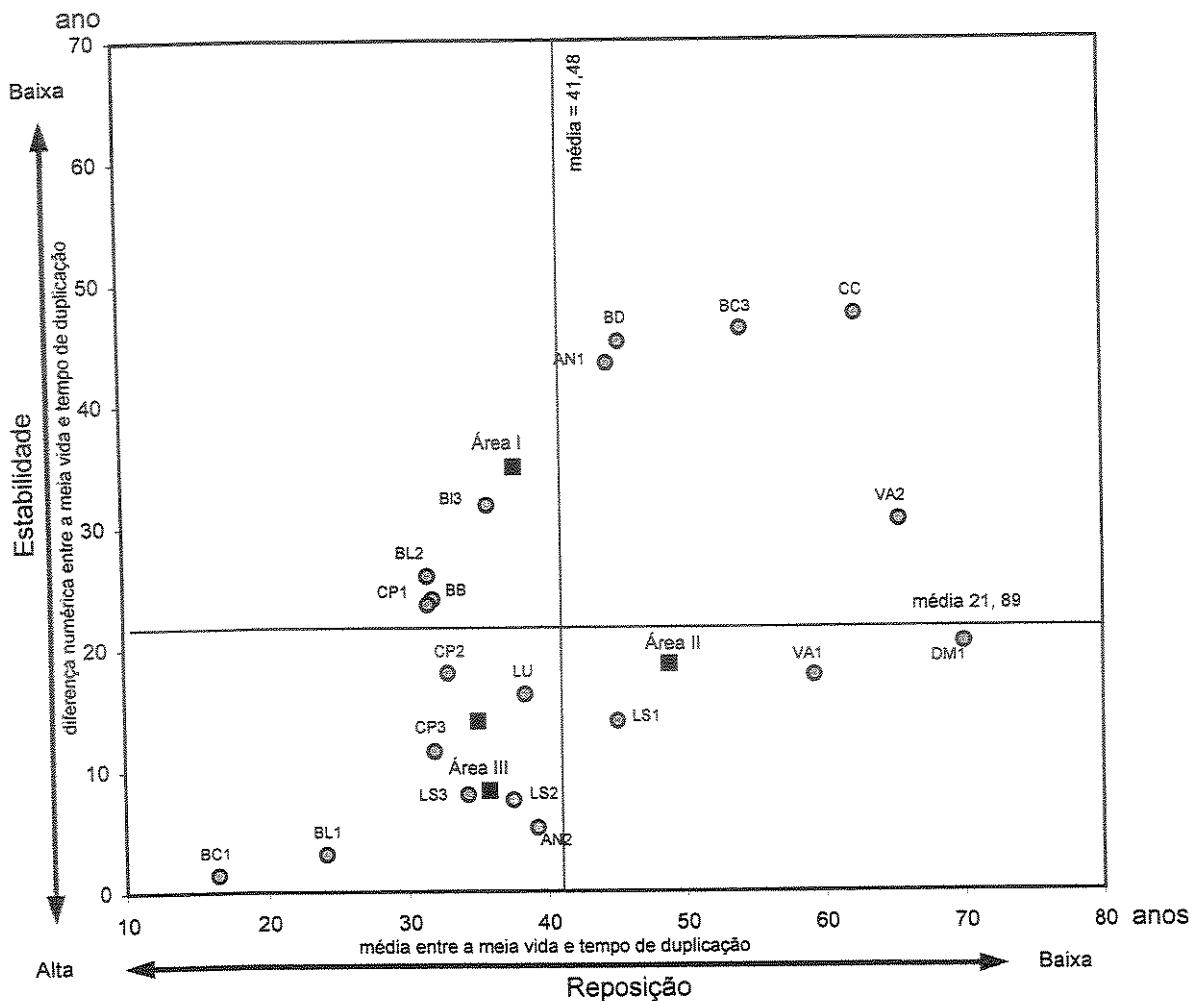


Figura 13. Estabilidade e Reposição (turnover) do número de indivíduos, baseadas nas taxas de mortalidade e recrutamento anuais, encontradas em estudos de longo prazo realizados em florestas neotropicais. Os códigos que acompanham os pontos indicam as localidades dos estudos e estão listados na Tabela 5.

Fatores relacionados ao solo e topografia podem causar variação espacial na dinâmica das florestas tropicais (Lieberman & Lieberman 1987). As taxas de reposição (turnover) podem variar, dependendo da estrutura de tamanho original, composição específica e tipos de perturbações naturais às quais as comunidades estão sujeitas, tais como: tempestades de vento, deslizamentos de terra, inundações sazonais ou esporádicas (Rankin-de-Merona *et al.* 1990). Apesar da planície apresentar solos com características físico-químicas e topográficas homogêneas, a ocorrência de afloramentos do lençol freático

durante a estação chuvosa pode representar um fator de distúrbio (veja Capítulo 2), modificando os processos dinâmicos da planície em relação à encosta. Além disso, as condições ambientais neste local podem favorecer o predomínio de espécies como *Pera glabrata*, *Schefflera angustissima* e *Miconia rigidiuscula*, que apresentam alto recrutamento e crescimento mais rápido, refletindo-se nos padrões dinâmicos observados neste local. Por outro lado, na encosta, a ocorrência de tempestades de ventos pode constituir uma importante fonte de distúrbio, que afeta a dinâmica da floresta nesta área.

A floresta do Núcleo Picinguaba parece ser constituída por um mosaico de diferentes estados silvigenéticos, estando a área da planície em fase de crescimento ou desenvolvimento estrutural e a área da encosta em equilíbrio homeostático. A continuidade das observações permitirá analisar a ocorrência de variações desses processos dinâmicos a longo prazo, facilitando a interpretação das diferenças encontradas entre planície e encosta.

#### DINÂMICA DE ESPÉCIES DA PLANÍCIE E ENCOSTA

O conjunto das três áreas estudadas em Picinguaba encontra-se bastante estável para maioria dos parâmetros dinâmicos considerados. Segundo Hubbel & Foster (1990), quando o tempo transcorrido entre amostragens é pequeno, como neste estudo, mudanças numéricas em populações, maiores que 10%, podem ser consideradas altas. Entretanto, apenas 12 espécies das 180 amostradas apresentaram mudanças numéricas superiores a 10%. Na planície litorânea, todas as espécies que apresentaram mudanças numéricas desta magnitude aumentaram. Foram estas espécies, principalmente *Euterpe edulis*, que mais

contribuíram para elevar o valor da taxa de crescimento populacional ( $\lambda$ ) na planície. Por outro lado, na encosta, as quatro espécies que apresentaram mudanças numéricas maiores que 10%, diminuíram. É evidente que, na comunidade da planície litorânea, algumas espécies estão sendo favorecidas, possivelmente ocupando espaços vagos em decorrência de distúrbios passados. Estas observações reforçam a idéia de que as áreas da planície e encosta encontram-se em estados silvágénicos diferentes. Embora não se tenha notícia da ocorrência de retirada de madeira ou corte raso da floresta há pelo menos 45 anos, nas três áreas estudadas, é possível que a construção da rodovia Rio Santos tenha causado um grande impacto, principalmente na planície, e pode ainda estar interferindo na dinâmica nesta área. Hubbel & Foster (1990) levantam a possibilidade de que distúrbios da época pré-colombiana (ocorridos há mais de 500 anos) poderiam ainda influenciar os processos dinâmicos em Barro Colorado.

Condit *et al.* (1992) sugeriram uma forma para comparar as mudanças na abundância das espécies nas florestas tropicais, utilizando o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) da regressão obtida, quando se contrapõe os tamanhos populacionais das espécies presentes no primeiro e segundo inventários (veja Figura 12). Quanto menor o valor de  $R^2$ , maiores as mudanças ocorridas na comunidade. Em Barro Colorado, estes autores encontraram  $R^2 = 0,965$ , muito similar ao  $R^2 = 0,9644$  calculado neste estudo, permitindo considerar que as mudanças na composição do conjunto das três áreas amostradas em Picinguaba foram pequenas e equivalentes as encontradas por Condit *et al.* 1992, em Barro Colorado.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Por apresentarem processos dinâmicos distintos, em um período de cinco anos, as diferenças estruturais entre as florestas da planície e encosta aumentaram em relação à densidade e diminuíram em relação a área basal total. Esta tendência pode continuar por mais algum tempo. Entretanto, é pouco provável que a floresta da planície, ao longo do tempo, acumule madeira suficiente para aproximar-se da área basal total encontrada na encosta, uma vez que as florestas da planície e encosta são diferentes em composição, havendo mais espécies de maior porte e longevidade na encosta do que na planície.

De uma forma geral, as diferenças na composição e estrutura da floresta estudada em Picinguaba entre os anos de 1990/91 e 1996/97 foram pequenas, quando comparadas com outros estudos realizados em florestas neotropicais. Apenas na planície litorânea as mudanças foram maiores, devido ao maior recrutamento observado, enquanto nas áreas da encosta, a floresta mostrou-se estável. É possível que esta diferença tenha sido causada por distúrbios antrópicos anteriores à criação do Parque Estadual, como a construção da rodovia Rio Santos no início da década de 70. Embora a rodovia esteja distante da área estudada na planície, o regime de drenagem de águas de chuva no local pode ter sido afetado, influenciando indiretamente as taxas de mortalidade e recrutamento na planície. Além disso, as áreas de planície estão sempre mais susceptíveis à degradação que as áreas de encosta, devido a maior facilidade de acesso, locomoção e uso da terra. Durante o desenvolvimento deste estudo na planície, foi encontrado um mourão com restos de arame farpado. Embora não tenhamos informações sobre a intensidade e extensão do uso da terra na área de planície, a presença do mourão com arame farpado evidencia a ação antrópica no local de amostragem, anterior à criação do Parque. É possível que alterações na floresta da

planície tenham aberto espaço para o recrutamento e acúmulo de área basal observados neste estudo. No entanto, estabelecer uma conexão entre possíveis distúrbios passados é difícil, já que não há notícias de perturbações há pelo menos 45 anos. A continuidade das observações permitirá ampliar a análise dos processos dinâmicos apresentados pela floresta na planície e encosta, possibilitando verificar se as mudanças observadas na composição e estrutura da floresta continuarão apresentando a mesma tendência registrada neste período. O acompanhamento das mudanças nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento, por maior período de tempo, ajudará a entender, de forma mais clara, se as mudanças na floresta estão relacionadas à distúrbios passados ou simplesmente refletem alterações casuais em sua composição e estrutura.

As taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento populacional foram bastante variáveis, tanto intra quanto interespecificamente. Provavelmente, as diferenças intraespecíficas estão relacionadas, em grande parte, à variações nas condições ambientais, principalmente luz e umidade, às quais cada indivíduo está submetido. As diferenças interespecíficas devem refletir características peculiares de cada espécie, como: o grupo ecológico sucessional no qual a espécie se encaixa, a estratégia reprodutiva adotada e a longevidade.

A dinâmica da floresta pode ser afetada por episódios climáticos ou eventos ocasionais (como a tempestade ocorrida na Área III, da encosta), que modificam os padrões de recrutamento e mortalidade, alterando a meia-vida, o tempo de duplicação, a dinâmica de reposição de indivíduos e, em última análise, o estado silvigenético da floresta. Todos estes fatores devem contribuir para a formação e manutenção do mosaico de situações encontrado na área.

Seria conveniente amostrar e acompanhar outras áreas de tamanhos similares na encosta e na planície, para se ter uma idéia da variabilidade espacial dos parâmetros dinâmicos encontrados neste estudo. A replicação das amostras também permitirá saber até que ponto os padrões obtidos neste estudo podem ser extrapolados para outras áreas da Mata Atlântica.

A ocorrência de maior número de indivíduos desaparecidos (decompostos) na encosta, quando comparado com o total observado na planície litorânea, sugere maiores taxas de decomposição naquele local. Este aspecto precisa ser melhor investigado, ficando como sugestão um estudo de decomposição de matéria orgânica (serapilheira), comparativo entre os ambientes da encosta e planície litorânea.

Finalmente, o acompanhamento da dinâmica de formação de clareiras, um parâmetro importante e não abordado neste estudo, também ajudará a compreender as diferenças nos padrões de reposição (turnover) encontrados na floresta da planície e encosta em Picinguaba.

**LITERATURA CITADA**

- ASSIS, M. A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP.** Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, SP.
- BAAS, P. & VETTER, R.E. (eds). 1989. **Growth rings in tropical woods.** Rijksherbarium, Leiden, The Netherlands.
- BORMANN, F.H. & BERLYN, G. 1981. (eds). **Age and Growth rate of tropical trees: new directions for research.** Bulletin nº 94, School of Forestry and Environmental studies, Yale University,
- BROKAW, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. Pp. 101-108. In: LEIGH, E.G., RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds.). **The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes.** Smithsonian Press, Washington DC.
- BROWN, S.; LUGO, A.E.; SILANDER, S. & LIEGEL, L. 1983. **Research history and opportunities in the Luquillo Experimental Forest.** USDA Forest Service, General Technical Report SO 44. New Orleans, Louisiana.
- CÂMARA, I.G. 1990. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990.. Fundação SOS Mata Atlântica.
- CAREY, E.; BROWN, S.; GILLESPIE, A.J.R. & LUGO, A. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist forest and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26:255-265.
- CASWELL, H. & COHEN, J.E. 1991. Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity. Pp. 97-122. In: KOLOSA, J & PICKET, S.T.A. (eds.). **Ecological heterogeneity.** Spring-Verlag, New York.
- CÉSAR, O & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta sobre a restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), município de Ubatuba, SP. *Naturalia* 20: 89-105.
- 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.

- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience* 42: 822-828.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- CROW, T.R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12(1): 42-55.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest succession trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- FELFILI, J.M. 1995a. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio* 117:1-15.
- FELFILI, J.M. 1995b. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11: 67-83.
- GENTRY, A.H. & TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. Pp. 542-564. In: GENTRY, A.H. (ed). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- GOTELLI, N.J. 1995. *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, 206 pp.
- GUILHERME, F. A. G. 1999. *Efeitos do regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no Sul de Minas Gerais*. Dissertação de Mestrado – Depto de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. *Tropical trees and forests: An architectural Analysis*. Springer Verlag, Berlin.
- HARMON, M.E.; WHIGHAM, D.F.; SEXTON, J. & OLMISTOD, I. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forest of Northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27: 305-316.

- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (supplement): 23-30.
- HARTSHORN, G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics.. Pp. 585-600 In: GENTRY, A.H. (ed.). **Four neotropical rainforests**. Yale University Press, New Haven.
- HERBEN, T. 1996. Permanent plots as tools for plant community ecology. *Journal of Vegetation Science* 7: 195-202.
- HUBBEL, S.P. & FOSTER, R.B. 1990. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-542. In: GENTRY, A.H. (ed.). **Four neotropical rainforests**. Yale University Press, New Haven,
- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1986. Canopy gaps and dynamics of a tropical rain forest. Pp. 25-41. In: CRAWLEY, M.J. (ed). **Plant Ecology**. Blackwell, Oxford.
- HUSTON, M. A. 1980. Soil nutrients and community structure in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7: 147-57.
- JARDIM, F.C.S. 1990. Mortalidade e crescimento na floresta equatorial de terra firme. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldii (Série Botânica)* 6: 227-234.
- KOEPPEN, W. 1948. **Climatología**. Fondo de Cultura Económica. México.
- KORNING, J. & BALSLEV, H. 1994a. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 4: 77-86.
- KORNING, J. & BALSLEV, H. 1994b. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland trees species and relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10: 151-166.
- LANG, G.L. & KNIGHT, D.H. 1979. Decay rates for boles of tropical trees in Panama. *Biotropica* 11: 316-317.
- LANG, G.L. & KNIGHT, D.H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. (eds). 1997. **Tropical forest remnants: ecology, managements and conservation of fragmented communities**. University Chicago Press, Chicago.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:347-358.

- LIEBERMAN, D.; HARTSHORN, G.S; LIEBERMAN, M. & PERALTA, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, Costa Rica, 1969-1985. Pp. 509-521. In: GENTRY, A.H. (ed.). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R. & HARTSHORN, G.S. 1985a. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915-924.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; HARTSHORN, G.S. & PERALTA, R. 1985b. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 97-109.
- LOWE, R.G. & WALKER, P. 1977. Classification of canopy, stem, crown status and climber infestation in natural tropical forests in Nigeria. *Journal of Applied Ecology* 14: 897-903.
- MANOKARAN, N & KOCHUMMEN, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of trees species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*: 3: 315-330.
- MATELSON, T.J.; NADKARNI, N.M. & SOLANO, R. 1995. Tree damage and annual mortality in a montane forest in Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 27: 441-447.
- MILTON, K.; LACA, E.A. & DEMMENT, M.W. 1994. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82: 79-87.
- NASCIMENTO, H.E.M.; DIAS, A.S.; TABANEZ, A.A.J. & VIANA, V.M. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidua na região de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 329-342.
- NASSIF, S.M.L. 1997. A importância do estudo das espécies florestais nativas. *Informativo Sementes IPEF* 1(2): 1-2.
- OKALI, D.U.U. & OLA-ADANS, B.A. 1987. Tree population changes in treated rain forest at Omo Forest Reserve, south-western Nigeria. *Journal of Tropical Ecology* 3:291-313.

- OLIVEIRA, A. A. 1997. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas. Tese de Doutorado, USP, São Paulo.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; MELLO, J.M.& SCOLFORO, J.R. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131: 45-66.
- PHILLIPS, O.L. & GENTRY, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263: 954-958.
- PHILLIPS, O.L. 1996. Long-term environmental changes in tropical forests: increasing tree turnover. *Environmental conservation* 23: 235-348.
- PICCOLO, P. R. 1992. Ensaio metodológico sobre ocupação humana e as transformações no mosaico ambiental na Fazenda de Picimguaba - SP (Parque Estadual da Serra do Mar), nos períodos de 1962 e 1990. Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- PIRES, M. & PRANCE, G. T. 1977. The amazon forest: a natural heritage to be preserved. Pp. 158-194. In: PRANCE, G.T. & ELIAS, T.S. (eds.). *Extinction is forever*. New York Botanical Garden, Bronx, NY.
- 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.
- PUTZ, F.E.; COLEY, P.D.; LU, K.; MONTALVO, A. & AIELLO, A. 1983. Uprootings and shapings of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1011-1020.
- PUTZ, F.E. & MILTON, K. 1983. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. Pp. 95-100. In: LEIGH, E.G., RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds.). *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Press, Washington DC.

- RANKIN-DE-MERONA, J.M.; HUTCHINGS, H. & LOVEJOY, T.E. 1990. Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the central amazon. Pp. 573-584. In: GENTRY, A.H. (ed). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- SANCHEZ, M. 1994. *Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba-SP)* Dissertação de Mestrado. UNESP, Rio Claro.
- SANCHEZ, M. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, SP.
- SANCHEZ, M.; PEDRONI, F.; LEITÃO-FILHO, H.F. & CESAR, O. 1999 Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31-42.
- SANTOS, F.A.M.; TAMASHIRO, J.Y.; RODRIGUES, R.R. & SHEPHERD, G.J. 1996. Tree dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, Campinas, SE, Brazil. *Bulletin of the Ecological Society of America* 77 (3): 389. Abstract Supplement.
- SHEIL, D. & MAY, R.M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology* 84:91-100.
- SHEIL, D.; BURSLEM, D.F.R.P. & ALDER, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- SMA 1998. *Secretaria do Meio Ambiente. Serra do Mar: Uma viagem à Mata Atlântica*. SMA, São Paulo.
- STERCK, F. J. & BONGERS, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85 (2): 266-272.
- SWAINE, M.D. & LIEBERMAM, D. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* 3:ii-iii.
- SWAINE, M.D.; HALL, J.B. & ALEXANDER, I.J. 1987a. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.

- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E.. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- UHL, C. 1982. Tree dynamics in a species rich tierra firme forest in Amazonia, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 33: 72-77.
- UHL, C. & MURPHY, P.G. 1981. Composition, structure, and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Tropical Ecology* 22: 219-237.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N. & MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69: 751-763.
- VAN DER MEER, P.J. & BONGERS, F. 1996. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 84: 19-29.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R., LIMA, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE. Rio de Janeiro. 92 pp.
- WHITE, P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review* 45: 230-287.
- WHITMORE, T.C. 1975. *Tropical rain forest of the Far East*. Clarendon Press. Oxford.
- WHITMORE, T.C. 1988. The influence of tree population dynamics on forest species composition. Pp. 271-291. In: DAVY, A. J.; HUTCHINGS, M. J. & WATKINSON, A. R. (eds.) *Plant population ecology*. Blackwell, Oxford.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International Editions, New Jersey. 2<sup>a</sup> edição. 718 pp.

Apêndice 3.1. Parâmetros da dinâmica das 180 espécies amostradas no Núcleo Picinguaba. Valores de Me e Ic destacados em negrito são significativamente maiores do que para todas as espécies em conjunto. Em todos os casos  $\chi^2$  com correção de Yates (Zar 1984)  $P < 0,05$ . Espécies em ordem alfabética por família. As duas últimas colunas mostram o crescimento em DAP.

Família	espécie	N0	Nm	Ni	N1	r	Me (%)	Ic (%)	T2 (anos)	T½ (anos)	R (anos)	E (anos)	$\mu$ mm/ano	S mm/ano
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i>	4	0	2	6	0,0775	0	7,75	9,29	—	—	—	6,54	4,51
Annonaceae	<i>Annona cacans</i>	1	1	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Annonaceae	<i>Guatteria gomeziana</i>	55	3	8	60	0,0166	1,07	2,74	25,64	64,63	45,14	38,99	2,96	2,27
Annonaceae	<i>Rollinia sericea</i>	4	1	0	3	-0,055	5,50	0	—	12,60	—	—	3,45	3,67
Aquifoliaceae	<i>Ilex cf theezans</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,52	—
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	15,87	—
Aquifoliaceae	<i>Ilex integerrima</i>	4	0	2	6	0,0775	0	7,75	9,29	—	—	—	3,56	2,46
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i>	20	0	7	27	0,0574	0	5,74	12,42	—	—	—	3,48	2,89
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatum</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,22	—
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	6	0	0	6	0	0	0	—	—	—	—	0,61	0,86
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	185	24	104	265	0,0687	2,66	9,53	7,61	26,09	16,85	18,48	2,78	2,84
Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	33	1	1	33	0	0,59	0,59	117,83	117,81	117,82	0,02	0,59	1,01
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i>	52	1	1	52	0	0,37	0,27	187,68	186,69	187,19	0,99	2,83	5,18
Bombacaceae	<i>Eriotheca pentaphylla</i>	15	0	1	16	0,0123	0	1,23	56,70	—	—	—	2,95	3,74
Bombacaceae	<i>Quararibea turbinata</i>	3	1	0	2	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	0,91	—
Boraginaceae	<i>Cordia silvestris</i>	6	0	0	6	0	0	0	—	—	—	—	1,07	0,58
Boraginaceae	<i>Cordia taguahyensis</i>	10	0	0	10	0	0	0	—	—	—	—	0,76	1,01
Caesalpiniaceae	<i>Sclerolobium denudatum</i>	5	0	1	6	0,0349	0	3,49	20,21	—	—	—	1,46	1,53
Caesalpiniaceae	<i>Tachigali multijuga</i>	3	0	0	3	0	0	0	—	—	—	—	16,84	20,48
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziouii</i>	3	1	1	3	0	7,75	7,75	9,29	8,94	9,12	0,35	7,30	—
Cecropiaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i>	6	2	1	5	-0,035	7,75	4,27	16,58	8,94	12,76	7,64	2,13	4,26
Cecropiaceae	<i>Pourouma guianensis</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	4,38	5,22
Celastraceae	<i>Maytenus litoralis</i>	16	0	8	24	0,0775	0	7,75	9,29	—	—	—	1,72	1,46
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp	1	1	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	0,37	0,54
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i>	7	0	0	7	0	0	0	—	—	—	—	0,71	0,71
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliensis</i>	7	1	0	6	-0,03	2,95	0	—	23,52	—	—	4,77	4,55
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	3,80	3,56
Clusiaceae	<i>Kilmeyera petiolaris</i>	9	1	7	15	0,0977	2,25	12,02	6,11	30,78	18,45	24,67	4,15	3,04
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i>	22	1	4	25	0,0244	0,89	3,33	21,16	77,93	49,55	56,77	1,98	1,86

Continua...

## Apêndice 3.1. Continuação.

Família	espécie	N0	Nm	Ni	N1	r	Me (%)	Ic (%)	T2 (anos)	T½ (anos)	R (anos)	E (anos)	$\mu$ mm/ano	S mm/ano
Combretaceae	<i>Buchenavia kleinii</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	1,22	—
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Cyatheaceae	<i>Alsophila sternebergii</i>	24	6	11	29	0,0362	5,50	9,12	7,94	12,60	10,27	4,66	1,22	2,57
Cyatheaceae	<i>Cyathea leucofolis</i>	3	1	0	2	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	0,61	—
Cyatheaceae	<i>Cyathea phalerata</i>	7	3	0	4	-0,107	10,70	0	—	6,48	—	—	1,52	2,38
Dichapetalaceae	<i>Stephanopodium estrellense</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	6,09	—
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	29	0	1	30	0,0065	0	0,65	106,98	—	—	—	3,60	6,54
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea monosperma</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	3,04	—
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i>	52	3	5	54	0,0072	1,14	1,86	37,61	61,01	49,31	23,4	3,69	3,47
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i>	3	1	2	4	0,055	7,75	13,25	5,57	8,94	7,26	3,37	3,35	—
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	14	2	0	12	-0,03	2,95	0	—	23,52	—	—	2,68	2,05
Euphorbiaceae	<i>Mabea brasiliensis</i>	5	1	1	5	0	4,27	4,27	16,58	16,25	16,42	0,33	3,04	3,26
Euphorbiaceae	<i>Margaritaria nobilis</i>	3	0	1	4	0,055	0	5,50	12,95	—	—	—	4,41	—
Euphorbiaceae	<i>Pausandra morisiana</i>	8	0	0	8	0	0	0	—	—	—	—	0,71	0,90
Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i>	113	7	13	119	0,0099	1,22	2,21	31,71	56,69	44,2	24,98	1,93	1,65
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i>	17	2	3	18	0,0109	2,39	3,49	20,21	28,96	24,59	8,75	1,01	1,69
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	3	0	0	3	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Fabaceae	<i>Lonchocarpus guilleminianus</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Fabaceae	<i>Ormosia arborea</i>	3	0	0	3	0	0	0	—	—	—	—	2,84	3,35
Fabaceae	<i>Pterocarpus rhorii</i>	7	1	0	6	-0,03	2,95	0	—	23,52	—	—	1,42	1,57
Fabaceae	<i>Swartzia flaemingii</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	24	0	0	24	0	0	0	—	—	—	—	0,38	0,89
Fabaceae	<i>Zollernia illicifolia</i>	11	0	0	11	0	0	0	—	—	—	—	0,39	0,56
Hippocrateaceae	<i>Salacia elliptica</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,61	—
Hippocrateaceae	<i>Salacia grandifolia</i>	3	1	0	2	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	0,00	—
Hippocrateaceae	<i>Salacia mosenii</i>	5	1	0	4	-0,043	4,27	0	—	16,25	—	—	1,52	—
Icacinaceae	<i>Citronella megaphylla</i>	4	1	1	4	0	5,50	5,50	12,95	12,60	12,78	0,35	0,00	—
Lacistemaceae	<i>Lacistema pubescens</i>	7	1	1	7	0	2,95	2,95	23,84	23,52	23,68	0,32	1,32	1,56
Lauraceae	<i>Aniba firmula</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	—	—
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,83	—
Lauraceae	<i>Cryptocarya moschata</i>	4	0	1	5	0,0427	0	4,27	16,58	—	—	—	2,43	3,70
Lauraceae	<i>Cryptocarya saligna</i>	6	1	0	5	-0,035	3,49	0	—	19,88	—	—	2,89	3,89

Continua...

## Apêndice 3.1. Continuação.

Família	espécie	N0	Nm	Ni	Nl	r	Me (%)	Ic (%)	T2 (anos)	T½ (anos)	R (anos)	E (anos)	$\mu$ mm/ano	S mm/ano
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i>	4	0	1	5	0,0427	0	4,27	16,58	—	—	—	0,20	0,35
Lauraceae	<i>Licaria armeniaca</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Lauraceae	<i>Nectandra oppositifolia</i>	24	0	0	24	0	0	0	—	—	—	—	6,82	4,61
Lauraceae	<i>Ocotea brachybotra</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Lauraceae	<i>Ocotea dispersa</i>	9	0	0	9	0	0	0	—	—	—	—	1,39	1,10
Lauraceae	<i>Ocotea elegans</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	2,43	—
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	10,96	—
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	2	1	0	1	-0,133	13,25	0	—	5,23	—	—	0,00	—
Melastomataceae	<i>Henrietella glabra</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	5,48	—
Melastomataceae	<i>Miconia dodecandra</i>	3	1	1	3	0	7,75	7,75	9,29	8,94	9,12	0,35	2,13	—
Melastomataceae	<i>Miconia pinguabae</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	—	—
Melastomataceae	<i>Miconia prasina</i>	2	1	0	1	-0,133	13,25	0	—	5,23	—	—	0,61	—
Melastomataceae	<i>Miconia rigidiuscula</i>	5	2	7	10	0,1325	9,77	23,02	3,35	7,10	5,23	3,75	2,23	3,35
Melastomataceae	<i>Miconia rubiginosa</i>	3	2	0	1	-0,21	21,01	0	—	3,30	—	—	0,61	—
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i>	25	3	3	25	0	2,44	2,44	28,75	28,36	28,56	0,39	1,80	1,82
Meliaceae	<i>Trichilia silvatica</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	1,47	1,18
Memecilaceae	<i>Mouriri chamissoana</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,83	—
Mimosaceae	<i>Abarema lusoria</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,22	—
Mimosaceae	<i>Inga capitata</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,61	—
Mimosaceae	<i>Inga edulis</i>	6	3	1	4	-0,078	13,25	5,50	12,95	5,23	9,09	7,72	3,85	4,32
Mimosaceae	<i>Inga marginata</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	11,56	—
Mimosaceae	<i>Inga striata</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	2,59	1,75
Mimosaceae	<i>Inga subnuda</i>	17	0	2	19	0,0213	0	2,13	32,89	—	—	—	3,64	3,14
Mimosaceae	<i>Inga tenuis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	—	—
Mimosaceae	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	32,87	—
Monimiaceae	<i>Mollinedia aff. corcovadensis</i>	3	0	0	3	0	0	0	—	—	—	—	0,30	—
Monimiaceae	<i>Mollinedia gilgiana</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	0,29	—
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	47	6	0	41	-0,026	2,61	0	—	26,54	—	—	1,27	1,77
Monimiaceae	<i>Mollinedia uleana</i>	6	0	0	6	0	0	0	—	—	—	—	1,52	2,03
Moraceae	<i>Brosimum guianensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	—	—
Moraceae	<i>Ficus gomelleira</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	10,35	—
Moraceae	<i>Ficus insipida</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	13,39	—

Continua...

Apêndice 3.1. Continuação.

Família	espécie	N0	Nm	Ni	N1	r	Me (%)	Ic (%)	T2 (anos)	T½ (anos)	R (anos)	E (anos)	μ mm/ano	S mm/ano	
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i>	1	0	1	2	0,1325	0	13,25	5,57	—	—	—	0,61	—	
Moraceae	<i>Sorocea jureiana</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	1,46	1,26	
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	14	3	0	11	-0,046	4,61	0	—	15,03	—	—	1,16	1,93	
Myrsinaceae	<i>Myrsine ferruginea</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	4,14	3,20	
Myrsinaceae	<i>Myrsine hermogenesii</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—	
Myrsinaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	21	2	5	24	0,0255	1,91	4,47	15,85	36,22	26,04	20,37	1,65	1,98	
Myrsinaceae	<i>Stylogine laevigata</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	0,46	0,58	
Myrtaceae	<i>Calycorectes australis</i>	9	3	0	6	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	1,19	1,32	
Myrtaceae	<i>Calyptranthes concina</i>	6	0	1	7	0,0295	0	2,95	23,84	—	—	—	1,41	1,36	
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i>	10	0	0	10	0	0	0	—	—	—	—	1,83	1,72	
Myrtaceae	<i>Calyptranthes rufa</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—	
Myrtaceae	<i>Calyptranthes strigipes</i>	4	0	1	5	0,0427	0	4,27	16,58	—	—	—	2,28	3,04	
Myrtaceae	<i>Campomanesia guaviroba</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	4,87	5,29	
Myrtaceae	<i>Eugenia aff. monosperma</i>	8	0	0	8	0	0	0	—	—	—	—	0,70	0,82	
Myrtaceae	<i>Eugenia brasiliensis</i>	3	1	0	2	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	6,39	—	
Myrtaceae	<i>Eugenia cerasiflora</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	1,70	1,39	
Myrtaceae	<i>Eugenia cf handroana</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,61	—	
Myrtaceae	<i>Eugenia cf plicata</i>	8	0	0	8	0	0	0	—	—	—	—	0,43	0,91	
Myrtaceae	<i>Eugenia lanceolata</i>	26	1	1	26	0	0,75	0,75	92,77	92,43	92,6	0,34	0,64	0,93	
Myrtaceae	<i>Eugenia mosenii</i>	13	1	0	12	-0,015	1,53	0	—	45,29	—	—	0,73	1,34	
Myrtaceae	<i>Eugenia multicostata</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	0,61	—	
Myrtaceae	<i>Eugenia neolanceolata</i>	0	0	1	1	—	—	—	—	—	—	—	0,91	1,45	
Myrtaceae	<i>Eugenia oblongata</i>	5	0	1	6	0,0349	0	3,49	20,21	—	—	—	—	0,73	1,09
Myrtaceae	<i>Eugenia prasina</i>	9	3	0	6	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	—	1,01	1,27
Myrtaceae	<i>Eugenia riedeliana</i>	5	0	4	9	0,1124	0	11,24	6,51	—	—	—	—	0,00	—
Myrtaceae	<i>Eugenia santensis</i>	3	2	0	1	-0,21	21,01	0	—	3,30	—	—	—	0,20	0,35
Myrtaceae	<i>Eugenia sp1</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	—	—	
Myrtaceae	<i>Eugenia sp2</i>	4	1	0	3	-0,055	5,50	0	—	12,60	—	—	—	2,68	2,42
Myrtaceae	<i>Eugenia speciosa</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	0,30	—	
Myrtaceae	<i>Eugenia subavenia</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	—	0,26	0,33
Myrtaceae	<i>Eugenia tinguyensis</i>	12	1	1	12	0	1,66	1,66	42,10	41,66	41,88	0,44	0,26	0,69	
Myrtaceae	<i>Eugenia umbelliflora</i>	10	1	0	9	-0,02	2,01	0	—	34,41	—	—	1,32	—	

Continua...

Apêndice 3.1. Continuação.

Família	Espécie	N0	Nm	Ni	N1	r	Me (%)	Ic (%)	T2 (anos)	T½ (anos)	R (anos)	E (anos)	$\mu$ mm/ano	S mm/ano
Myrtaceae	<i>Gomidesia anacardiaefolia</i>	3	0	0	3	0	0	0	—	—	—	—	0,41	0,70
Myrtaceae	<i>Gomidesia schaueriana</i>	64	3	1	62	-0,006	0,92	0,31	223,94	75,51	149,73	148,43	3,85	5,16
Myrtaceae	<i>Gomidesia spectabilis</i>	8	0	0	8	0	0	0	—	—	—	—	0,60	0,52
Myrtaceae	<i>Gomidesia tijucensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	7,30	—
Myrtaceae	<i>Marlierea bipennis</i>	5	0	0	5	0	0	0	—	—	—	—	0,30	0,35
Myrtaceae	<i>Marlierea involucrata</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	0,61	0,61
Myrtaceae	<i>Marlierea obscura</i>	33	2	0	31	-0,012	1,20	0	—	57,98	—	—	2,17	3,58
Myrtaceae	<i>Marlierea strigipes</i>	5	2	0	3	-0,098	9,77	0	—	7,10	—	—	1,45	—
Myrtaceae	<i>Marlierea tomentosa</i>	12	2	2	12	0	3,49	3,49	20,21	19,88	20,05	0,33	1,95	1,42
Myrtaceae	<i>Myrcia acuminatissima</i>	43	0	10	53	0,04	0	4,00	17,67	—	—	—	2,10	1,97
Myrtaceae	<i>Myrcia fallax</i>	7	1	0	6	-0,03	2,95	0	—	23,52	—	—	6,09	6,41
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i>	68	6	1	63	-0,015	1,77	0,31	223,94	39,24	131,59	184,7	0,77	0,93
Myrtaceae	<i>Myrciaria floribunda</i>	11	0	0	11	0	0	0	—	—	—	—	1,11	1,21
Myrtaceae	Myrtaceae	2	2	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Myrtaceae	<i>Neomitranthes glomerata</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	0,61	—
Myrtaceae	<i>Plinia edulis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,83	—
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	0,30	0,35
Myrtaceae	<i>Szygium jambos</i>	2	0	1	3	0,0775	0	7,75	9,29	—	—	—	6,69	—
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	36	5	4	35	-0,005	2,86	2,32	30,22	24,24	27,23	5,98	2,06	2,15
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i>	4	0	0	4	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	3,65	—
Olacaceae	<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	9	0	0	9	0	0	0	—	—	—	—	0,35	0,69
Polygonaceae	<i>Coccoloba glaziovii</i>	4	1	0	3	-0,055	5,50	0	—	—	—	—	2,02	—
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	12,60	—	—	0,00	—
Proteaceae	<i>Euplassa cantareirae</i>	21	2	1	20	-0,009	1,91	0,98	71,08	36,22	53,65	34,86	4,24	6,12
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	2,74	—
Rosaceae	<i>Prunus brasiliensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	4,87	—
Rubiaceae	<i>Alibertia myrciifolia</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Rubiaceae	<i>Alseis floribunda</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Rubiaceae	<i>Amaioua intermedia</i>	2	0	2	4	0,1325	0	13,25	5,57	—	—	—	2,43	—
Rubiaceae	<i>Amaioua</i> sp	1	1	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncae</i>	37	3	5	39	0,0101	1,62	2,62	26,80	42,87	34,84	16,07	0,98	1,31

Continua...

## Apêndice 3.1. Continuação.

Família	Espécie	N0	Nm	Ni	N1	r	Me (%)	Ic (%)	T2 (anos)	T½ (anos)	R (anos)	E (anos)	$\mu$ mm/ano	S mm/ano
Rubiaceae	<i>Bathysa meridionalis</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	12,78	—
Rubiaceae	<i>Coussarea nodosa</i>	42	1	0	41	-0,005	0,46	0	—	150,44	—	—	0,61	0,90
Rubiaceae	<i>Coussarea porophylla</i>	33	4	4	33	0	2,47	2,47	28,41	28,06	28,24	0,35	1,11	1,50
Rubiaceae	<i>Faramea cf. latifolia</i>	3	0	1	4	0,055	0	5,50	12,95	—	—	—	5,07	3,67
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Rubiaceae	<i>Genipa infundibuliformis</i>	2	0	1	3	0,0775	0	7,75	9,29	—	—	—	7,91	—
Rubiaceae	<i>Psychotria nuda</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	—	—
Rubiaceae	<i>Psycotria</i> sp	1	1	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubiaceae	<i>Rudgea vellerea</i>	9	3	0	6	-0,078	7,75	0	—	8,94	—	—	0,97	1,02
Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	20	0	1	21	0,0093	0	0,93	74,88	—	—	—	0,68	1,25
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i> sp	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,22	—
Sapindaceae	<i>Allophylus menbranifolius</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i>	8	1	0	7	-0,026	2,55	0	—	27,15	—	—	3,25	3,10
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i>	3	0	0	3	0	0	0	—	—	—	—	4,56	5,56
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i>	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	2,74	—
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	43	0	0	43	0	0	0	—	—	—	—	0,52	0,83
Sapotaceae	<i>Ecclinusa ramiflora</i>	8	1	0	7	-0,026	2,55	0	—	27,15	—	—	1,91	2,09
Sapotaceae	<i>Micropholis compta</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Sapotaceae	<i>Micropholis crassipedicellata</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	11,56	—
Sapotaceae	<i>Pouteria caitito</i>	1	1	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sapotaceae	<i>Pouteria psammophila</i>	9	0	0	9	0	0	0	—	—	—	—	0,52	0,55
Sapotaceae	Sapotaceae	2	0	0	2	0	0	0	—	—	—	—	0,00	—
Theophrastaceae	<i>Clavija lancifolia</i>	1	0	0	1	0	0	0	—	—	—	—	1,52	—
Total	Total	1843	151	253	1945	0,0103	1,63	2,66	28,18	42,41	35,29	14,23	2,19	3,41

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo oferece uma visão ampla de vários aspectos da estrutura e dinâmica das espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP.

A maioria das espécies tanto na planície quanto encosta produzem frutos adaptados à dispersão por animais, entretanto o ritmo de frutificação nos dois ambientes não segue o mesmo padrão. Durante a estação mais úmida, um número maior de espécies zoocóricas produzem frutos na área da encosta, o que pode influenciar o deslocamento de animais frugívoros entre as duas áreas. Na encosta, a floresta apresenta maior estatura vertical, árvores de maior porte e maior número de espécies, oferecendo mais locais de abrigo para serem utilizados durante o verão, que é a estação reprodutiva da maioria das espécies animais e coincide com a maior oferta de recursos neste local.

O padrão de frutificação das espécies anemocóricas foi similar nas duas áreas, apresentando um pico no final da estação menos úmida, que é um período mais favorável para liberação de diásporos flutuantes e planadores. Estas espécies também ocorreram preferencialmente nos estratos superiores da floresta, que conferem um posicionamento vertical mais adequado a dispersão passiva realizada pelo vento.

O período de frutificação também pode ser crítico para o estabelecimento de algumas espécies, principalmente na planície litorânea, onde ocorre exposição sazonal do lençol freático em muitos pontos. É possível que espécies com sementes ou plântulas intolerantes a condições de solo encharcado não possam se estabelecer nas áreas inundadas, a menos que frutifiquem durante os períodos mais secos, quando não ocorrem afloramentos do lençol freático. Dessa forma, o período de frutificação também pode influenciar o

padrão espacial encontrado para muitas espécies. A maioria das espécies na planície litorânea apresenta padrão espacial agrupado, enquanto na encosta a maioria apresenta padrão aleatório. A ocorrência de espécies com populações agrupadas, mas separadas espacialmente em lados opostos da área amostrada na planície litorânea, indica a ocorrência de algum fator restritivo ao qual as espécies respondem. As diferentes condições de umidade nos solos da planície litorânea certamente são importantes na determinação dos padrões espaciais de muitas espécies neste local, mas os mecanismos fisiológicos que controlam a tolerância destas espécies precisam ser investigados. Na encosta parece não haver um fator restritivo importante, e a maior ocorrência de distúrbios naturais, como tempestades, pode favorecer a ocorrência de populações dispersas aleatoriamente.

Os períodos de exposição sazonal do lençol freático na planície litorânea, além de influenciarem os padrões espaciais, podem interferir nos processos dinâmicos das populações ao longo do tempo, afetando as taxas de mortalidade e recrutamento. As árvores que ocorrem nas áreas com alagamentos estão mais sujeitas a queda e mortalidade, o que promove a abertura de espaço e maior penetração de luz para estabelecimento e recrutamento de espécies tolerantes à inundação ou dependentes de luz. Nas áreas de encosta, a ocorrência de temporais, que danificam e derrubam árvores, parece ser um importante fator modificador dos processos dinâmicos neste local ou, pelo menos, foi importante durante o período estudado. A planície e a encosta apresentam processos dinâmicos distintos, refletidos no acúmulo de área basal e aumento da densidade na planície e manutenção da densidade e área basal na encosta. Os fatores que determinam as diferenças ainda não estão claros e não é possível afirmar até quando a tendência de crescimento observada na planície será mantida, ou se a estabilidade observada na encosta

será quebrada para dar início a um novo período de crescimento. A continuidade das observações certamente contribuirá para responder estas questões.

Existem ainda muitos aspectos a serem compreendidos sobre a dinâmica das espécies arbóreas em Picinguaba, mas os aqui apresentados demonstram, em parte, como algumas espécies se estabelecem e se mantêm nos diferentes ambientes encontrados na área.

Mais do que respostas, as informações aqui obtidas oferecem novas perguntas e novos pontos de partida para o estudo e a compreensão da estrutura e dinâmica das comunidades arbóreas da Mata Atlântica.