

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Estrutura de Uma População de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa
Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil**

Archimedes Grangeiro Furtado

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, como
parte dos requisitos necessários para a
obtenção do título de Mestre em Biologia
Vegetal.

Campinas

2005

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



**Estrutura de Uma População de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa
Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil**

Archimedes Grangeiro Furtado

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
ARCHIMEDES GRANGEIRO FURTADO
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fernando R. Martins
13/05/2005

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas,
como parte dos requisitos necessários para
a obtenção do título de Mestre em Biologia
Vegetal.

Campinas

2005

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

F984e

Furtado, Archimedes Grangeiro
Estrutura de uma população de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa floresta estacional semidecídua no sudeste do Brasil / Fernando Roberto Martins. -- Campinas, SP: [s.n.], 2005.

Orientador: Fernando Roberto Martins.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Alometria. 2. *Esenbeckia leiocarpa*. 3. Plantas - Ontogenia. 4. Morfologia vegetal. I. Fernando Roberto Martins. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdet/ib)

Título em inglês: Structure of a population of *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) in a seasonal semideciduous forest in southeast Brazil.

Palavras-chave em inglês: allometry, *Esenbeckia leiocarpa*, plants - ontogeny, vegetal morphology.

Área de concentração: Ecologia vegetal.

Titulação: Mestrado.

Banca examinadora: Fernando Roberto Martins, Flavio Antonio Maes dos Santos, Luciana Ferreira Alves.

Data da defesa: 13/05/2005.

Campinas, 13 de maio de 2005

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Fernando R. Martins

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

Flavio A. Maes dos Santos

Prof^a. Dr^a. Luciana Ferreira Alves

Luciana F. Alves

Prof^a. Dr^a. Kikyo Yamamoto

Dedico aos meus pais, Francisco e Francisca.

AGRADECIMENTOS

Sou muito grato a todos que contribuíram, direta ou indiretamente, para realização deste trabalho, em especial:

À CAPES e ao CNPq pela bolsa de estudo;

À FAEP/UNICAMP pelo auxílio financeiro durante as fases iniciais do projeto;

Ao Fernando pela orientação, confiança e por estar sempre presente quando precisei;

Aos membros da pré-banca e banca pelas valiosas sugestões que enriqueceram este trabalho: Flavio Santos, José Eugênio, Dalva Matos, Luciana Alves e Kikyo Yamamoto;

Ao professor Flavio (Flavião), que agradeço especialmente, pela ajuda com materiais e sugestões em várias etapas do trabalho;

Aos administradores e funcionários do Condomínio Colinas do Atibaia, especialmente ao Jorge e ao Marcelo (portaria) por serem sempre tão prestativos;

Às pessoas que me ajudaram no trabalho de campo pelo empenho e dedicação: Fabiano Berlimi, Karina Degaki, Mirela e Thiago;

À Karina pelo amor e companheirismo;

À Professora Cláudia por ter me cedido espaço para cultivar as plântulas na casa de vegetação;

Ao Fabiano Michelletto pela amizade e por ter sido meu anfitrião no departamento de Fisiologia Vegetal;

Ao professor Jorge Tamashiro pelas dicas de reconhecimento das plântulas;

Ao Professor Ivany pela boa vontade e pela cessão do sensor de luz;

Aos colegas do departamento de Botânica pelos momentos mais variados possíveis que compartilhamos: Aneliza (que foi quase uma co-orientadora!), Caiafa, Carol, Daniela, Flaviana, Flavinho, Edileide, Érico, Júlia, Leonardo, Marco, Rafael, Roque, Rose, Silvana, Vanessa...

Aos velhos amigos e amigas que indiretamente muito me ajudaram: Marcelão, Flavião, Rogerinho, Ricardinho, Ivan, Ricardo, Juliana, Sandra, Tânia, Andrey, Danilo, Fabiano, Dudu e Marcão (Vitão);

À fauna e à flora da Floresta Ribeirão Cachoeira que me acompanharam em cada minuto de campo;

A toda minha família especialmente ao meu pai e à minha mãe.

“Por que não há de ser o Norte o Sul?... O que está descoberto?...”
(Fernando Pessoa)

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	5

CAPÍTULO 1: Ontogenia e Relações Alométricas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil

RESUMO	8
INTRODUÇÃO	9
MATERIAL E MÉTODOS	12
RESULTADOS	16
DISCUSSÃO	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

CAPÍTULO 2: Estrutura Espacial de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil

RESUMO	42
INTRODUÇÃO	43
MATERIAL E MÉTODOS	46
RESULTADOS	51
DISCUSSÃO	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58

CONSIDERAÇÕES FINAIS	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76

RESUMO

O presente estudo investigou a estrutura de uma população de *Esenbeckia leiocarpa*, popularmente conhecida como guarantã, uma espécie de dossel, não pioneira e comum na região estudada. O estudo foi realizado numa área de 3.2 ha de floresta estacional semidecídua em Campinas – SP. Instalamos aleatoriamente 50 parcelas de 10 x 10 m, totalizando 0.5 ha. Em cada parcela de 100 m², amostramos todos os indivíduos da espécie, exceto plântulas, que foram amostradas em 50 sub-parcelas de 1 m², sorteadas dentre os vértices de cada parcela de 100 m². Registramos para todos os indivíduos o diâmetro do caule à altura do solo (DAS), a altura total, a presença de cotilédones, ramificações, atividades reprodutivas, rebrotas e infestação por lianas. Foram identificados seis estádios ontogenéticos na população: plântula, jovem 1, jovem 2, imaturo, adulto e senil. O padrão de ramificação apresentado por *E. leiocarpa* foi próprio do modelo arquitetural de Massart, que é bem adaptado às condições de pouca luz predominantes no interior da floresta onde o guarantã inicia o seu desenvolvimento. Houve pouca sobreposição de tamanho entre os estádios ontogenéticos, mostrando que a altura e o diâmetro podem auxiliar na determinação dos estádios ontogenéticos e que o surgimento de certas estruturas como, por exemplo, flores ou frutos, só ocorrem após a planta atingir um tamanho mínimo. Os estádios iniciais plântula e jovem 2 apresentaram menor aumento em diâmetro por incremento em altura, ocorrendo o inverso com os estádios mais avançados imaturo e adulto. O maior investimento em altura durante os estádios ontogenéticos iniciais permite que os indivíduos alcancem rapidamente as boas condições de luminosidade próximas ao dossel da floresta. Esses dados indicam que *E. leiocarpa* apresenta um padrão de crescimento semelhante ao encontrado em outras espécies comuns nas florestas tropicais úmidas e temperadas e que compartilham alguns aspectos das suas histórias de vida, tais como, posição no dossel da floresta e status sucessional. A densidade de plântulas foi bastante alta, apresentando um padrão espacial agrupado próximo aos indivíduos adultos. Plântulas apresentaram altas taxas de mortalidade, principalmente nos locais com dossel mais fechado. O grau de agregação diminuiu ao longo da ontogenia e os estádios ontogenéticos posteriores a plântula apresentaram padrão espacial aleatório em todas as classes de distância. Diferentes estádios ontogenéticos apresentaram-se correlacionados no espaço, indicando que a dispersão das sementes é limitada ou que a favorabilidade ambiental pode ser mantida entre diferentes estádios ontogenéticos. As estruturas ontogenética e de tamanho da população apresentaram distribuição contínua com relativamente poucos indivíduos jovens e imaturos. Estes resultados, juntamente com outras características como alta mortalidade de plântulas, fecundidade moderada, distribuição espacial não relacionada à abertura do dossel e as diferentes arquiteturas - considerando a altura do ponto de inversão morfológica - observadas, indicam que *E. leiocarpa* é uma espécie com características tanto de tolerância quanto de intolerância à sombra. Embora estudos adicionais sejam necessários para verificar como as características observadas variam no tempo e no espaço, essa relativa flexibilidade ecológica permite que a espécie ocupe ambientes diferentes dentro da floresta, de forma que *E. leiocarpa* pode ser uma boa opção na recuperação de áreas degradadas.

ABSTRACT

The present study investigated the structure of a population of *Esenbeckia leiocarpa*, popularly known as “guarantã”, a canopy species, not pioneer and common in the region studied. The study was carried out in an area of 3.2 ha of seasonal semi-deciduous forest in Campinas – SP. We randomly installed 50 plots of 10 x 10 m, in a total of 0.5 ha. In each 100 m² plot we sampled all the individuals of this specie, except from seedlings, that were sampled in 50 sub-plots of 1 m², randomly chosen among the vertices of each 100 m² plot. For all the individuals we registered the diameter of the trunk at ground level, the presence of cotyledons, branches, reproductive activity, budding and infestation by lianas. We identified six ontogenetic stages within this population: seedlings, juvenile 1, juvenile 2, immature, adult and senile. The branching pattern presented by *E. leiocarpa* was similar to the architectural model of Massart that is well adapted to the dimly lit conditions predominant in the interior of forests, where the guarantã initiates its development. There was little size overlap between the ontogenetic stages, indicating that the height and diameter may help in the determination of the ontogenetic stages and that certain structures such as the flowers and fruits can only be found after the plant has reached a minimum height. The initial stages of seedling and juvenile 2 presented less increase in diameter per increase in height, while the opposite occurred in the later stages. The greater investment in height during the first ontogenetic stages allows the individuals to rapidly reach the good conditions of light of the forest canopy. These data indicate that *E. leiocarpa* presents a growth pattern similar to other common species of the humid tropical forests and the temperate forests that share some aspects of its life history, such as the position in the forest's canopy and the successional status. The seedlings density was quite high, presenting a spatial pattern grouped close to the adult individuals. The seedlings presented high rates of mortality, mainly in the sites with closed canopy. The level of aggregation decreases during the ontogeny and in the latest ontogenetic stages the plants presented random spatial patterns in all of the distance classes. Different ontogenetic stages were correlated in space, indicating that the dispersion of the seeds is limited or that the environmental favorability may be kept in the different ontogenetic stages. The size and ontogenetic structures presented continuous distributions, with relatively few juvenile and immature individuals. These results, together with other characteristics such as the high seedling mortality, the moderate fertility, the spatial distribution that is not related to the openness of the canopy and the different architectures – considering the height of the morphologic inversion point – observed, indicate that *E. leiocarpa* is a specie with characteristics both of tolerance and of intolerance to shadows. Although more studies are needed to confirm how these observed characteristics vary in time and space, this relative ecological flexibility allows this specie to occupy different environments inside the Forest, thus being *E. leiocarpa* a good option for the recuperation of degraded areas.

INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica (sentido amplo), que originalmente recobria boa parte do leste do Brasil, encontra-se atualmente bastante fragmentada ao longo de sua área de distribuição, tendo sido reduzida a menos de 10 por cento da sua cobertura original (Silva & Tabarelli 2000). Grande parte das áreas ainda existentes está localizada em trechos de relevo acidentado, dificultando o acesso e a utilização das áreas para fins agriculturáveis (Tabarelli *et al.* 1999). A floresta estacional semidecídua no interior do Estado de São Paulo é um exemplo claro desse processo de fragmentação. Atualmente, esse ecossistema está representado por pequenos fragmentos bastante isolados, imersos numa paisagem dominada pela agricultura e grandes centros urbanos (Viana *et al.* 1997, Nascimento *et al.* 1999). Nesses remanescentes, muitos trabalhos de caráter ecológico vêm sendo desenvolvidos, sobretudo para caracterizar as diferentes fisionomias encontradas (Leitão Filho 1992, 1995; Santos & Kinoshita 2003) e as conseqüências da ação humana nas diferentes comunidades (Nascimento *et al.* 1999). Entretanto, em nível populacional, são escassos os trabalhos, sendo uma área ainda pouco estudada no Brasil (Santos 2002).

Esenbeckia leiocarpa Engl. é uma espécie arbórea de floresta clímax, esciófita (Lorenzi 1992), comum nas florestas semidecíduas da região de Campinas. Sua madeira é dura e vem sendo utilizada como postes, vigas de pontes, batentes de portas e janelas, tábuas e tacos para assoalhos, cabos de ferramentas, entre outros (Lorenzi 1992). Assim, a espécie tem sido intensivamente e extensivamente explorada para extração de madeira o que pode estar causando um grande desequilíbrio nas populações. Considerando a deficiência nos estudos de ecologia de populações e a necessidade de informações que possam fornecer uma boa base para decisões sobre o manejo e conservação de áreas

naturais, o presente estudo teve como objetivo investigar a estrutura de uma população de *E. leiocarpa* num fragmento de floresta estacional semidecídua.

Desenvolver um modelo estático básico da população de guarantã poderá dar uma idéia do estado atual da população, como, por exemplo, se a população como um todo é jovem (neste caso, espera-se a ausência de grandes indivíduos na população) ou se estaria em vias de extinção local (neste caso, espera-se ausência de estádios ontogenéticos iniciais). Poderá, por exemplo, fornecer informações sobre a ocorrência ou não de efeitos de gargalo (bottleneck effect) em alguma das transições entre estádios ontogenéticos. Também será possível ter uma idéia das probabilidades de transição entre os estádios, considerando o número estático de indivíduos em cada um deles, de modo a identificar as transições mais problemáticas, que demandariam atenção do pesquisador, caso se queira fazer o manejo populacional. Uma alteração do padrão espacial ao longo da ontogenia indicaria que a mortalidade é diferenciada no espaço e poderia indicar a necessidade de medir variáveis ambientais nos locais do espaço em que os indivíduos teriam maior sucesso. Enfim, um modelo populacional básico é o mínimo necessário para o planejamento de estudos mais minuciosos.

O primeiro capítulo tratou do desenvolvimento ontogenético e das relações alométricas da espécie. A caracterização dos estádios ontogenéticos de uma espécie pode ser realizada por meio de critérios biológicos que representam o estado de desenvolvimento dos organismos (Gatsuk *et al.* 1980). Os estádios ontogenéticos são caracterizados por um conjunto de marcadores morfológicos típicos (Zhukova & Glotov 2001), sendo que cada estágio pode ser definido pelo aparecimento de novas estruturas ou pela perda de estruturas que estavam presentes nos estádios anteriores (Gatsuk *et al.* 1980).

O entendimento das relações entre o tamanho e a forma dos indivíduos é fundamental para a compreensão da estrutura e dinâmica das florestas e das diferenças adaptativas entre as espécies (Shugart *et al.* 1981). Assim, neste primeiro capítulo, investigamos também as alterações na forma dos indivíduos ao longo da ontogenia bem como a influência da heterogeneidade do ambiente luminoso.

No segundo capítulo, analisamos a estrutura espacial, as taxas de mortalidade, a estrutura ontogenética e a arquitetura (Torquebiau 1986) de *E. leiocarpa*, que são aspectos fundamentais da história de vida de uma espécie (Silvertown & Doust 1993).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- GATSUK, E., O. V. SMIRNOVA, I. VORONTZOVAL, L. B. ZALGONOVA, & L. A. ZHUKOVA. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- LEITÃO FILHO, H. F. 1992. Flora arbórea da Serra do Japi. *In* L. P. C. MORELLATO (Org.). História natural da Serra do Japi, pp. 40-63. Editora da UNICAMP, Campinas.
- LEITÃO FILHO, H. F. 1995. A vegetação. *In* P. C. MORELLATO & H. F. LEITÃO FILHO (Orgs.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra, pp. 19-36. Editora da UNICAMP, Campinas.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa.
- NASCIMENTO, H. E. M., A. da S. DIAS, A. A. J. TABANEZ, & V. M. VIANA. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 59: 329-342.
- SANTOS, F. A. M. 2002. Ecologia de populações de plantas – região sudeste do Brasil. *In* E. L. ARAÚJO, A. N. MOURA, E. V. S. B. SAMPAIO, L. M. S. GESTINARI & J. M. T.

- CARNEIRO (Orgs.). Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil, pp. 143-146. Editora da UFRPE, Recife.
- SANTOS, K., & L. S. KINOSHITA. 2003. Flora arbustivo-arbórea do fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, município de Campinas, SP. *Acta Botanica Brasilica* 17: 325-341.
- SHUGART, H. H., D. C. WEST, & W. R. EMANUEL. 1981. Patterns and dynamics of forests: an application of simulation models. *In* D. C. West, H. H. Shugart & D. Botkin. *Forest succession: concepts and application*, pp. 74-79. Springer-Verlag, New York.
- SILVA, J. M. C., & M. TABARELLI. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- SILVERTOWN, J. W., & J. L. DOUST. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Pub., Oxford.
- TABARELLI, M., W. MANTOVANI, & C. A. PERES. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2: 301-325.
- VIANA, V. M., A. A. J. TABANEZ, & J. L. F. BATISTA. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist forest. *In* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*, pp. 351-365. University of Chicago Press, Chicago.
- ZHUKOVA, L. A., & N. V. GLOTOV. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 381-387. (traduzido de *Ontogenez* 32: 455-461).

**CAPÍTULO 1: Ontogenia e Relações Alométricas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl.
(Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil**

ARCHIMEDES GRANGEIRO FURTADO ¹ & FERNANDO ROBERTO MARTINS ²

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil. e-mail: furtadoag@yahoo.com.br

² Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

CAPÍTULO 1 - Ontogenia e Relações Alométricas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil

Resumo

O presente estudo investigou a ontogenia e as relações alométricas entre o diâmetro do caule e a altura da planta de *Esenbeckia leiocarpa*, ou guarantã, uma espécie de dossel, não pioneira e comum na região estudada. O estudo foi realizado numa área de 3.2 ha de floresta estacional semidecídua em Campinas – SP. Instalamos aleatoriamente 50 parcelas de 10 x 10 m, totalizando 0.5 ha. No período de agosto a setembro de 2003, em cada parcela de 100 m², amostramos todos os indivíduos da espécie, exceto plântulas. Em dezembro de 2003, amostramos as plântulas em 50 sub-parcelas de 1 m², sorteadas dentre os vértices de cada parcela de 100 m². Registramos, para todos os indivíduos, o diâmetro do caule à altura do solo (DAS), a altura total, a presença de cotilédones, de ramificações, de atividades reprodutivas, de rebrotas e de infestação por lianas. Com base nesses dados, foram identificados seis estádios ontogenéticos na população: plântula, jovem 1, jovem 2, imaturo, adulto e senil. O padrão de ramificação apresentado por *E. leiocarpa* foi próprio do modelo arquitetural de Massart, que é bem adaptado às condições de pouca luz predominantes no interior da floresta, onde o guarantã inicia o seu desenvolvimento. Houve pouca sobreposição de tamanho entre os estádios ontogenéticos, mostrando que os descritores altura e diâmetro podem auxiliar na determinação dos estádios ontogenéticos e que o surgimento de estruturas como ramos plagiotrópicos, ramos ortotrópicos, flores ou frutos só ocorrem após a planta atingir um tamanho mínimo. Os estádios iniciais plântula e jovem 2 apresentaram menor aumento em diâmetro por incremento em altura, ocorrendo o inverso com os estádios mais avançados imaturo e adulto, que apresentaram relativamente maior aumento em diâmetro por incremento em altura. O maior investimento em altura durante os estádios ontogenéticos iniciais permite que os indivíduos alcancem rapidamente as boas condições de luminosidade próximas ao dossel da floresta. Esses dados indicam que *E. leiocarpa* apresenta um padrão de crescimento e arquitetura semelhante ao encontrado em outras espécies comuns nas florestas tropicais úmidas e temperadas e que compartilham alguns aspectos das suas histórias de vida, tais como, posição no dossel da floresta e status sucessional.

Palavras-Chave: alometria, *Esenbeckia leiocarpa*, estádios ontogenéticos.

INTRODUÇÃO

O desenvolvimento de um indivíduo desde o seu nascimento até sua morte é chamado de ontogenia, durante o qual as plantas passam por diferentes etapas conhecidas como estádios ontogenéticos (Gatsuk *et al.* 1980, Smirnova *et al.* 2002). O tempo médio de duração de um estágio ontogenético é fixado geneticamente e depende da espécie, porém indivíduos em ambientes diferentes podem atingir o mesmo estágio em idades cronológicas diferentes (Gatsuk *et al.* 1980). Indivíduos de estádios ontogenéticos diferentes podem apresentar propriedades ecológicas distintas e exercem diferentes papéis dentro da população e da comunidade, resultando numa complexa utilização dos recursos ambientais no espaço e no tempo, promovendo a coexistência das espécies e contribuindo para a diversidade das comunidades (Grubb 1977). Assim, a determinação dos estádios ontogenéticos pode ser mais relevante do que da idade cronológica (Hutchings 1997, Smirnova *et al.* 2002) e, portanto, identificar e caracterizar os estádios ontogenéticos em uma população é um passo fundamental no estudo de ecologia de populações.

Cada estágio ontogenético pode ser reconhecido por um conjunto de características morfológicas qualitativas ou quantitativas (Gatsuk *et al.* 1980, Zhukova & Glotov 2001) que resultam na arquitetura do indivíduo em um determinado momento. As sucessivas arquiteturas apresentadas por um indivíduo ou espécie ao longo da ontogenia têm como resultado a realização de seu modelo arquitetural (Hallé *et al.* 1978). Em árvores tropicais, Hallé *et al.* (1978) encontraram 23 principais modelos arquiteturais, que podem ser definidos através de características qualitativas resultantes da atividade dos meristemas primários, tais como direção do crescimento (ortotrópico ou plagiotrópico), atividade (contínua ou rítmica) e longevidade (determinada ou indeterminada).

Segundo Kohyama (1987), o padrão de ramificação pode estar relacionado com algumas características arquiteturais expressas quantitativamente através de relações alométricas. Assim, o entendimento das relações entre o tamanho e a forma dos indivíduos é fundamental para a compreensão da estrutura e dinâmica das florestas e das diferenças adaptativas entre as espécies (Shugart *et al.* 1981).

Próximo ao solo nos ambientes florestais, a disponibilidade de luz varia muito com pequenas variações na altura e, assim, existe uma forte seleção para o crescimento em altura, que eleva as folhas acima de competidores (Claussen & Maycock 1995, O' Brien *et al.* 1995). Porém, para poder atingir uma determinada altura, é necessário um crescimento mínimo em diâmetro que evite a quebra do caule devido ao próprio peso da planta (McMahon 1973) ou à ação dos ventos (Dean & Long 1986). Conseqüentemente, crescer em diâmetro ou em altura representa uma relação de custo/benefício (trade-off) na história de vida de uma árvore (King 1990b, Sumida *et al.* 1997, Alves *et al.* 2004).

Três modelos teóricos de estabilidade mecânica têm sido usados para descrever a relação entre a altura e o diâmetro do caule nas plantas. No modelo de similaridade geométrica, estruturas de diferentes tamanhos mantêm as mesmas proporções, sendo um incremento em altura (H) acompanhado de um incremento proporcional em diâmetro (D), segundo a relação $D \propto H^1$ (Rich *et al.* 1986). No modelo de similaridade elástica, a altura varia na proporção de 2/3 do diâmetro, segundo a relação $D \propto H^{3/2}$ (McMahon 1973). No modelo de similaridade de estresse, o tamanho do caule, em qualquer ponto da sua extensão, varia de forma a equilibrar as pressões dos ventos de acordo com a relação $D \propto H^2$ (Dean & Long 1986). Porém, essas relações alométricas podem não permanecerem constantes ao longo da ontogenia (Niklas 1995, Sterk & Bongers 1998, Alves & Santos 2002) e diferem entre espécies de diferentes grupos ecológicos. Em árvores tropicais,

foram encontrados coeficientes próximos a 1 em indivíduos jovens de espécies de dossel ou sub-bosque (King 1990a, 1996; Kohyama & Hotta 1990) e em espécies dos estádios iniciais da sucessão (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Claussen & Maycock 1995, Sposito & Santos 2001). Geralmente, indivíduos adultos de espécies de dossel ou emergentes apresentam coeficientes maiores ou iguais a 1,5 (King 1990a, 1996; Kohyama & Hotta 1990; O'Brien *et al.* 1995; Thomas 1996; Sterck & Bongers 1998). Resultados semelhantes foram encontrados em regiões temperadas (*e.g.*, Niklas 1995).

Embora as relações alométricas entre diâmetro e altura pareçam estar bem estabelecidas para algumas espécies de florestas temperadas e tropicais pluviais, poucos são os trabalhos realizados em ambientes diferenciados como as florestas estacionais semidecíduas, sendo a maioria deles com monocotiledôneas (*e.g.*, Alves *et al.* 2004). Nas florestas semidecíduas há uma maior diversidade nos regimes de luz devido às clareiras de deciduidade que aparecem principalmente na estação seca, quando muitas árvores do dossel perdem suas folhas (Gandolfi 2000). Neste trabalho, pretendemos verificar se os padrões alométricos observados ao longo da ontogenia em espécies de florestas temperadas e tropicais pluviais se aplicam a *Esenbeckia leiocarpa*, uma espécie comum nas florestas estacionais semidecíduas do sudeste do Brasil, que representam um ambiente diferente do das florestas pluviais, em que a maioria dos estudos correlatos foi feita. *E. leiocarpa* é uma espécie de dossel, esciófita, que ocorre nos estádios mais avançados da sucessão (Lorenzi 1992). Considerando essas características da história de vida da espécie, esperamos que os estádios ontogenéticos iniciais apresentem coeficientes próximos a 1 (similaridade geométrica), de acordo com King (1990a, 1996), Kohyama & Hotta (1990), entre outros; e que os estádios ontogenéticos mais avançados apresentem coeficientes próximos a 1.5 (similaridade elástica) ou 2 (similaridade de estresse), de acordo com O'Brien *et al.* (1995), King (1996), entre outros.

Especificamente, o objetivo deste estudo foi responder às seguintes questões: 1) Quais são e como podem ser identificados os estádios ontogenéticos pós-germinativos de *Esenbeckia leiocarpa*? 2) Características quantitativas como o diâmetro e altura variam dentro e/ou entre estádios, podendo auxiliar na determinação dos estádios ontogenéticos? 3) As relações alométricas entre o diâmetro e a altura se alteram ao longo da ontogenia conforme o esperado pelas características da história de vida da espécie?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na floresta Ribeirão Cachoeira (22°50'S, 46°55'W), pertencente ao condomínio rural "Colinas do Atibaia" na Área de Proteção Ambiental (APA) dos distritos de Sousas e Joaquim Egídio, no nordeste do município de Campinas, interior do estado de São Paulo. A reserva tem área de 233.7 ha, com 2584 m de comprimento no sentido leste-oeste e 1360 m no sentido norte-sul (Miranda 1996). Na porção meridional da maior extensão da mata, corre o ribeirão Cachoeira, um dos afluentes do rio Atibaia, o maior abastecedor do município de Campinas e um dos principais formadores da bacia do rio Piracicaba (Fig. 1).

O clima é Cwa de Koeppen, temperado macrotérmico com inverno seco não rigoroso, com pluviosidade média anual de 1409 mm (Mello *et al.* 1994). O período chuvoso corresponde à primavera-verão e o período seco corresponde ao outono-inverno. As temperaturas médias anuais oscilam em torno de 21.8°C, com temperatura mínima absoluta de 0.0°C e máxima absoluta de 37.6°C (dados registrados pelo Instituto Agrônomo de Campinas no período de 1956 a 2004). O relevo é constituído por morrotes paralelos (declividade de 10-20%) e morros e morrotes (declividade de 12% a mais que 45%), variando a altitude entre 660 e 795 m. O solo é Podzólico Vermelho-Amarelo

distrófico (Miranda 1996). A cobertura florestal é floresta estacional semidecídua (Velloso 1992), densa, com dossel variando entre 15 e 25 m e árvores emergentes com mais de 30 m.

Espécie estudada

Esenbeckia leiocarpa Engl. (Rutaceae) é popularmente conhecida como guarantã, pau-duro, goiabeira, antã-forte ou guarataia. É uma espécie arbórea, de floresta clímax (Lorenzi 1992), comum nas florestas semidecíduas da região de Campinas. Sua madeira é bastante densa (0.96 g/cm^3), muito utilizada para postes, construção civil e cabos de ferramentas (Lorenzi 1992). A floração ocorre a partir de setembro e prolonga-se até janeiro (Lorenzi 1992). A polinização é miofílca, sendo a espécie predominantemente alógama (Crestana *et al.* 1982). A maturação dos frutos ocorre entre os meses de julho e agosto (Lorenzi 1992), desenvolvendo-se em uma cápsula seca com deiscência explosiva e dispersão autocórica das sementes.

Desenho amostral e coleta de dados

A área amostral possui 3.24 ha e situa-se na porção meridional da mata, na margem esquerda do Ribeirão Cachoeira (Fig. 1). Instalamos, de acordo com a técnica de aleatorização restrita (Greig-Smith 1983), 50 parcelas de 10 x 10 m, totalizando 0.5 ha. No período de agosto a setembro de 2003, em cada parcela de 100 m², amostramos todos os indivíduos da espécie, exceto plântulas. Em dezembro de 2003, período em que ocorre a germinação, amostramos as plântulas em 50 sub-parcelas de 1 m², sorteadas dentre os vértices de cada parcela de 100 m².

De cada indivíduo registramos a altura total, o diâmetro do caule à altura do solo (DAS), a presença de cotilédones, ramificações, flores, frutos, rebrotas e infestação por lianas.

Para obtermos informações sobre a influência da porcentagem de abertura do dossel no tamanho de plântulas, foram tomadas, em abril de 2004, fotografias hemisféricas no centro de cada parcela, à altura de 1.50 m, utilizando-se uma câmera digital e lente olho de peixe.

Análise de dados

Para classificar os indivíduos nos estádios ontogenéticos, consideramos a presença ou ausência de estruturas morfológicas como cotilédones, ramos, flores, frutos, rebrotas e infestação por lianas, seguindo as recomendações de Gatsuk *et al.* (1980).

Para determinar o modelo arquitetural de *Esenbeckia leiocarpa*, utilizamos a chave de identificação proposta por Hallé *et al.* (1978), com observações, no campo, de características como tipo de crescimento em altura (monopodial ou simpodial), diferenciação dos meristemas (sexual ou vegetativo), orientação dos eixos (ortotrópico ou plagiotrópico) e atividade do meristema (rítmica ou contínua).

Analisamos a variação da altura e do diâmetro dos indivíduos em cada estágio ontogenético por diagramas de caixa (box plot) através do programa Systat 10.0 (Wilkinson 1990). Nos diagramas de caixa, o retângulo compreende 50 por cento dos dados, o maior estreitamento da caixa representa a mediana e a região estreita ao redor da mediana é o seu intervalo de confiança (95%). A linha horizontal superior do retângulo indica o limite superior do terceiro quartil (75%) e a linha inferior, o do primeiro quartil (25%). As linhas verticais inferior e superior indicam o primeiro e o último quartis, respectivamente. Os asteriscos representam valores extremos e os círculos, os muito

extremos. Se os intervalos de confiança de distribuições diferentes não se sobrepõem, significa que as medianas diferem no nível de significância de 5 por cento (Wilkinson 1990).

A porcentagem de abertura do dossel foi estimada através da análise das fotografias hemisféricas no programa Gap Light Analyzer versão 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Com o objetivo de verificar se o tamanho das plântulas estava relacionado à abertura do dossel, analisamos a variação da altura e do diâmetro dos indivíduos nas diferentes condições de abertura do dossel por meio de diagramas de caixa (box plot), considerando todas as parcelas que continham plântulas (quarenta e quatro parcelas).

Usamos as relações alométricas entre o diâmetro (cm) e a altura (m) para verificar variações da forma alométrica dos indivíduos ao longo do desenvolvimento ontogenético. Inicialmente, foi feita uma análise de regressão linear no programa ANCOVA33 (Santos 1997), com os dados transformados em logaritmos decimais. Posteriormente, no mesmo programa, realizamos uma análise de covariância para testar diferenças significativas ($P < 0.05$) entre os coeficientes angulares (b) e lineares (a) das regressões. Fizemos comparações múltiplas entre retas com coeficientes angulares semelhantes através do teste *a posteriori* de Scheffé (Zar 1999).

Para testar diferenças significativas ($P < 0.05$) entre os coeficientes angulares das regressões com os coeficientes propostos para similaridade geométrica ($b = 1$), similaridade elástica ($b = 1.5$) e similaridade de estresse ($b = 2$), fizemos comparações através do teste t (Zar 1999) no programa ANCOVA33.

RESULTADOS

Caracterização dos estádios

Com base, principalmente, nos critérios macromorfológicos observados, foram definidos os seguintes estádios ontogenéticos:

Plântula: apresenta um ou dois cotilédones (Fig. 2). *E. leiocarpa* apresenta germinação epigéia e fanerocotiledonar, com cotilédones carnosos que emergem da casca da semente tornando-se totalmente expostos e um par de folhas primárias opostas. Essas folhas primárias, quando completamente expandidas, possuem formato oval e apresentam entre 4 e 5 cm de comprimento por 1.5 cm de largura.

Jovem 1: indivíduo caracterizado pela ausência de cotilédones e de ramificações, constituindo-se de um eixo ortotrópico monopodial que pode conter, acima das folhas primárias, uma ou mais folhas dispostas de forma alterna espiralada (Fig. 2). Essas folhas possuem formato elíptico, com tamanho entre 6 e 12 cm de comprimento por 2.5 a 4.5 cm de largura, e os indivíduos mais desenvolvidos já apresentam folhas iguais às encontradas nos indivíduos adultos, isto é, com formato oblongo e tamanho entre 15 e 20 cm de comprimento por 8 a 10 cm de largura.

Jovem 2: apresenta ramos plagiotrópicos monopodiais com folhas dispostas de forma alterna dística como consequência da torção dos pecíolos. Devido ao crescimento rítmico do tronco, esses ramos surgem em grupos de três, sendo separados por intervalos regulares (Fig. 2).

Imaturo: presença de ramos ortotrópicos monopodiais e tamanho (altura ou diâmetro) inferior ao observado para o menor adulto reprodutivo (Fig. 2). Neste estágio, completa-se a realização do modelo arquitetural da espécie, identificado como modelo de Massart.

Adulto: apresenta estruturas de reprodução (adultos reprodutivos) ou indivíduos que não se reproduziram durante o período de estudo (adultos vegetativos), mas apresentaram altura e diâmetro iguais ou maiores que os observados para o menor adulto reprodutivo (Fig. 2).

Senil: indivíduo caracterizado pelo seu aspecto degradado. Trata-se de plantas bastante danificadas, cobertas por lianas, apresentando muitos ramos mortos e/ou quebrados, além de rebrotas e diminuição da atividade reprodutiva (Fig. 2).

Variações morfométricas entre estádios

Os valores de altura e diâmetro aumentaram progressivamente ao longo da ontogenia, ou seja, jovem 2 foi maior que jovem 1 e assim sucessivamente. As exceções foram o estágio plântula, que apresentou diâmetro maior que jovem 1 (porém, menor que jovem 2) e o estágio senil, que apresentou altura similar ao estágio imaturo e diâmetro semelhante ao estágio adulto (Fig. 3).

Variações morfométricas dentro de um mesmo estágio

Nas parcelas com dossel fechado (abertura do dossel entre 6% e 7%), o diâmetro dos indivíduos do estágio plântula foi significativamente maior ($P < 0.05$) que nas parcelas com dossel mais aberto (Fig. 4b). Porém, a altura das plântulas não apresentou relação com a abertura do dossel (Fig. 4a).

Dentro do estágio adulto, indivíduos pertencentes à fase adulto reprodutivo apresentaram altura e diâmetro significativamente maior que o observado na fase adulto vegetativo (Fig. 3).

Relações alométricas e modelos de similaridade

As relações alométricas entre o diâmetro e a altura se alteraram ao longo da ontogenia ($F = 173.84$, $P < 0.05$), sendo as inclinações das retas alométricas dos estádios ontogenéticos significativamente diferentes de zero ($P < 0.05$), exceto no estágio senil (Tabela 1). O estágio plântula apresentou o menor coeficiente angular, seguido do estágio jovem 2, indicando maior incremento em altura por unidade de diâmetro nesses estádios (Fig. 5; Tabela 1). Os coeficientes angulares dos estádios jovem 1, imaturo e adulto não foram significativamente diferentes entre si (Tabela 1). Logo, esses estádios mantiveram uma proporção de crescimento em diâmetro semelhante para uma mesma variação do crescimento em altura.

O coeficiente de determinação foi bastante baixo no estágio plântula ($R^2 = 0.01$) e relativamente baixo no estágio adulto ($R^2 = 0.60$), indicando maior variabilidade na forma dos indivíduos (Tabela 1). Ao contrário, os estádios jovem 1, jovem 2 e imaturo apresentaram valores dos coeficientes de determinação relativamente altos (0.68, 0.84 e 0.79, respectivamente), indicando baixa variabilidade na forma dos indivíduos nestes estádios (Tabela 1).

A comparação dos coeficientes angulares em cada estágio com os modelos alométricos mostrou que os estádios plântula ($b = 0.05$), jovem 1 ($b = 1.20$) e jovem 2 ($b = 0.78$) se aproximaram mais do modelo de similaridade geométrica ($b = 1$), embora não tenham se conformado ao modelo (Fig. 6). Os estádios imaturo ($b = 1.27$) e adulto ($b = 1.36$) apresentaram coeficiente angular mais próximo ao modelo de similaridade elástica ($b = 1.5$), mas somente o estágio adulto se conformou ao modelo (Fig. 6). Os estádios iniciais jovem 1 e jovem 2 juntos ($b = 1.09$) - plântulas foram excluídas desta análise por apresentarem baixos valores de b e R^2 - se aproximaram mais do modelo de similaridade geométrica ($b = 1$) e os estádios avançados imaturo e adulto juntos ($b = 1.68$) apresentaram coeficiente angular mais próximo ao modelo de similaridade elástica ($b =$

1.5) (Fig. 7). O fator de segurança diminuiu com a altura até o estágio imaturo, depois do qual houve um pequeno aumento nas margens de segurança (Figs. 5 e 8). Esses dados mostram que, nos estádios iniciais da ontogenia, os indivíduos investem relativamente mais em altura por unidade de diâmetro, sendo esta situação invertida nos estádios mais avançados.

DISCUSSÃO

Modelo arquitetural e caracterização dos estádios

O modelo arquitetural de Massart, apresentado por *Esenbeckia leiocarpa*, é caracterizado por um tronco ortotrópico monopodial de crescimento rítmico que produz verticilos de ramos plagiotrópicos monopodiais a intervalos regulares, conforme a atividade do meristema apical (Hallé *et al.* 1978). Espécies do gênero *Araucaria* são bons exemplos para ilustrar o modelo de Massart. O crescimento rítmico é determinado de forma endógena, mas sua velocidade pode ser influenciada por fatores externos, como a disponibilidade de luz e/ou água, que, por sua vez, são afetados pela estação do ano (Hallé *et al.* 1978). O plagiotropismo, isto é, a orientação aproximadamente horizontal, dos ramos otimiza a interceptação de luz e favorece a sobrevivência dos indivíduos em ambientes menos iluminados, como os estratos inferiores de uma floresta tropical (Hallé *et al.* 1978). De fato, Vester & Cleef (1998), ao estudarem o espectro arquitetural de uma floresta tropical úmida em diferentes estádios de sucessão, mostraram que o número de espécies que apresentam o modelo arquitetural de Massart tornava-se progressivamente maior à medida que se passava de uma floresta jovem, em que há maior disponibilidade de luz, para uma floresta madura, em que a disponibilidade de luz abaixo do dossel é relativamente menor. Estudos anteriores mostraram que *E. leiocarpa* é a espécie mais comum na área estudada da floresta Ribeirão Cachoeira (Cielo Filho *et al.* 2002) e este

relativo sucesso pode estar relacionado, entre outros, ao padrão arquitetural da espécie, que otimiza a interceptação de luz e é bem adaptado à estacionalidade presente na floresta Ribeirão Cachoeira.

Segundo Gatsuk *et al.* (1980), podem-se utilizar como indicadores externos dos estádios ontogenéticos as mudanças morfológicas relacionadas às anatômicas, fisiológicas e bioquímicas, de forma que cada estágio pode ser caracterizado pela ausência ou presença de certas estruturas.

Plântulas são caracterizadas por apresentarem nutrição parcialmente heterotrófica e estruturas primárias como cotilédones e caule e raízes primários (Gatsuk *et al.* 1980). Essas características foram observadas na plântula de *E. leiocarpa*.

O estágio juvenil é estruturalmente simples, não possui cotilédones, embora possa ter alguma estrutura embrionária, apresentando características diferentes das plantas maduras, como a forma das folhas, do caule e do sistema radicular (Gatsuk *et al.* 1980). O estágio jovem 1 de *E. leiocarpa* caracterizou-se pela ausência de cotilédones e de ramificações, porém algumas estruturas embrionárias como, por exemplo, folhas primárias, poderiam estar presentes. Embora alguns indivíduos já apresentassem folhas com o mesmo formato das encontradas em adultos, a maioria dos indivíduos pertencente ao estágio jovem 1 apresentou folhas menores e relativamente mais estreitas que as encontradas em adultos.

Os indivíduos do estágio jovem 2 de *E. leiocarpa* foram caracterizados pela presença de ramos plagiotrópicos monopodiais, porém ainda não apresentam ramos ortotrópicos, sendo este estágio ainda uma fase de conformação ao modelo arquitetural da espécie. As características do estágio jovem 2 estão presentes nos imaturos da classificação de Gatsuk *et al.* (1980).

Em *E. leiocarpa* o estágio imaturo finaliza a realização do modelo arquitetural da espécie. A separação entre o estágio imaturo e a fase seguinte, adulto vegetativo, não foi possível utilizando apenas características qualitativas, sendo necessário também o uso das variáveis diâmetro do caule e altura da planta como critério de separação. Segundo Gatsuk *et al.* (1980) a distinção entre imaturos e virgens é muitas vezes difícil de ser feita, uma vez que ambos os estádios representam uma transição entre jovens e adultos.

A fase adulto vegetativo em *E. leiocarpa* pode ser comparada ao estágio virgem da classificação de Gatsuk *et al.* (1980). Segundo estes autores, indivíduos virgens apresentam as principais características típicas de indivíduos maduros, porém os órgãos reprodutivos ainda estão ausentes. Embora o adulto vegetativo não apresente órgãos reprodutivos, não podemos afirmar que eles nunca se reproduziram, o que torna a denominação virgem imprópria.

O estágio adulto reprodutivo é caracterizado pelo desenvolvimento de órgãos sexuais e pode conter três subdivisões, conforme o balanço quantitativo entre a formação e a morte de estruturas: reprodutivo jovem, reprodutivo maduro e reprodutivo velho (Gatsuk *et al.* 1980). Não fizemos subdivisões para a fase adulto reprodutivo de *E. leiocarpa*, pois consideramos apenas dados qualitativos.

Nos estádios pós-reprodutivos subsenil e senil, o desenvolvimento de flores e frutos praticamente cessa e as estruturas vegetativas se tornam simplificadas (Gatsuk *et al.* 1980). Apenas um dos oito indivíduos classificados como senis apresentou estruturas de reprodução concordando com o proposto por Gatsuk *et al.* (1980). Os métodos adotados no presente trabalho não permitiram a diferenciação, geralmente quantitativa, entre os estádios subsenil e senil.

De maneira geral, os critérios macromorfológicos utilizados para distinguir os estádios ontogenéticos de *E. leiocarpa* raramente deixaram dúvidas na classificação das plantas em campo.

Variações morfométricas entre estádios

Além das características macromorfológicas, caracteres quantitativos têm auxiliado, entre outros, na determinação dos estádios ontogenéticos (*e.g.*, Souza *et al.* 2000, 2003). Neste trabalho, usamos os descritores altura e diâmetro como características quantitativas. As plantas geralmente aumentaram em altura e diâmetro ao longo do desenvolvimento. Houve pouca sobreposição dessas variáveis entre os estádios ontogenéticos, mostrando que, de maneira geral, a análise da variação dos descritores altura e diâmetro corrobora a classificação baseada em caracteres qualitativos, podendo auxiliar na determinação dos estádios ontogenéticos. A não sobreposição de tamanho sugere que o surgimento de estruturas como ramos plagiotrópicos, ramos ortotrópicos, flores ou frutos só ocorrem após a planta atingir um tamanho mínimo.

O estágio jovem 1 apresentou diâmetro menor que o estágio plântula. Este resultado pode estar relacionado à maior exigência de nutrientes e água no estágio plântula (Larcher 2000). Plântulas, ao contrário dos demais estádios, só puderam ser encontradas durante a estação chuvosa (verão) e, provavelmente, num estado relativamente maior de hidratação, que aumentaria a turgescência das células do parênquima e conseqüentemente o diâmetro do caule. Como a maioria dos indivíduos pertencentes ao estágio jovem 1 apresentou tamanho reduzido, eles provavelmente eram indivíduos recrutados em eventos recentes de reprodução, mas apresentaram um menor grau de hidratação. Ausência de crescimento ou mesmo diminuição do diâmetro do caule na estação seca foi observada em indivíduos adultos de *E. leiocarpa*, podendo ser

resultado da diminuição ou cessação da atividade cambial e/ou da contração dos tecidos no período de maior déficit hídrico (Ferreira-Fedele *et al.* 2004).

O estágio senil de *E. leiocarpa* apresentou valores de diâmetro do caule semelhantes aos encontrados na fase adulto reprodutivo, porém a altura dos indivíduos senis foi significativamente menor quando comparada à fase anterior. Segundo Vester & Cleef (1998), árvores podem ser suprimidas e apresentar características de senescência sem ter necessariamente passado pelos estádios imediatamente anteriores. Porém, o diâmetro semelhante entre adultos reprodutivos e senis, indica que o estágio senil é composto por indivíduos que no passado pertenceram à fase adulto reprodutivo, ou seja, são indivíduos que passaram pelos estádios ontogenéticos anteriores. A diminuição na altura do estágio senil deve-se provavelmente à morte e/ou quebra dos ramos presentes na periferia da copa dessas árvores, pois a senescência pode ser caracterizada também pela degeneração ou simplificação da estrutura dos indivíduos (Gatsuk *et al.* 1980).

Variações morfométricas dentro de um mesmo estágio

O diâmetro reduzido das plântulas encontradas nas parcelas com dossel mais aberto deve-se, provavelmente, à perda de água e à contração dos tecidos por maior exposição à radiação solar e, portanto, variações significativas no diâmetro de indivíduos pertencentes a um mesmo estágio podem ocorrer tanto no tempo, isto é, entre as estações seca e úmida (Ferreira-Fedele *et al.* 2004), quanto no espaço.

Dentro do estágio adulto, os indivíduos classificados como adultos vegetativos apresentaram diâmetro e altura menores que os indivíduos pertencentes à fase adulto reprodutivo, indicando que os indivíduos maiores apresentam uma maior probabilidade de se reproduzirem. Adultos vegetativos representam ainda uma fase de crescimento tanto em altura quanto em diâmetro e, portanto, menos recursos podem estar disponíveis para a

reprodução nesses indivíduos, visto que a formação de flores e frutos em abundância está em competição com o crescimento vegetativo (Larcher 2000, Kohyama *et al.* 2003).

Relações alométricas e modelos de similaridade

Esenbeckia leiocarpa é considerada uma espécie de dossel, tolerante à sombra e que ocorre em estádios avançados da sucessão (Lorenzi 1992, Souza e Válio 2001). Assim, seria esperado, segundo King (1990a, 1996), que os indivíduos jovens apresentassem retas alométricas com valores de b próximos ao esperado pelo modelo de similaridade geométrica e que os indivíduos adultos apresentassem valores de b mais próximos ao esperado pelo modelo de similaridade elástica, mantendo constante sua margem de segurança contra falha mecânica (Rich *et al.* 1986, Claussen & Maycock 1995). De fato, os estádios ontogenéticos iniciais jovem1 e jovem 2, embora não tenham se conformado ao modelo de similaridade geométrica, apresentaram reta alométrica com baixo valor de b , ou seja, uma estratégia de crescimento em altura com diminuição do fator de segurança. Ao contrário, os estádios mais avançados imaturo e adulto apresentaram valor de b mais próximo ao modelo de similaridade elástica, sugerindo uma estratégia para crescimento em diâmetro sem diminuição do fator de segurança, favorecendo a estabilidade em vez do rápido crescimento em altura. Manter ou aumentar a margem de segurança contra falha mecânica é uma estratégia esperada para espécies de vida relativamente longa (Rich *et al.* 1986).

O valor reduzido da relação diâmetro/altura nos estádios ontogenéticos iniciais pode ser devido à baixa estatura desses indivíduos, que, conseqüentemente, necessitam de pequeno diâmetro para sua sustentação mecânica. Além disso, os indivíduos jovens ocorrem nos estratos inferiores do interior da floresta, sob a sombra dos indivíduos maiores, onde estão relativamente protegidos da ação dos ventos, podendo, portanto,

investir mais recursos para o crescimento em altura e menos em segurança ou diâmetro do caule. Assim, a relação diâmetro/altura pode ser menor em indivíduos crescendo no interior da floresta, protegidos da ação dos ventos (Holbrook & Putz 1989). Nessas áreas menos iluminadas, ocorre também maior competição por luz, favorecendo o crescimento em altura com investimento menor em diâmetro, de forma que essas plantas passariam mais rapidamente pelo sub-bosque até atingirem as alturas mais iluminadas, quando começariam a expandir suas copas, necessitando neste momento de maiores investimentos em diâmetro para suportar a copa e resistir aos ventos. Assim, alterações nas relações alométricas entre o diâmetro do caule e a altura das plantas ao longo da ontogenia, observadas também por Niklas (1995) e Sterk & Bongers (1998), indicam que diferentes estádios enfrentam condições ambientais distintas, havendo uma forma alométrica ótima para cada estágio ou conjunto de estádios, permitindo a melhor relação de compromisso (trade-off) entre o diâmetro do caule e a altura da planta.

Os valores relativamente baixos do coeficiente de determinação (R^2) indicam maior variação na forma dos indivíduos pertencentes aos estádios plântula e adulto. Este resultado foi encontrado em outras espécies comuns na floresta estacional semidecídua, como, por exemplo, *Croton floribundus* (Danciguer 1996). Plântulas são bastante sensíveis à luz, e suas taxas de crescimento podem variar significativamente, inclusive dentro de uma mesma espécie, em resposta a pequenas variações na quantidade de luz disponível no interior da floresta (Montgomery & Chazdon 2002). Indivíduos adultos freqüentemente apresentam reiteraões como uma forma de ajuste ao ambiente, que é particularmente heterogêneo no local, e essas reiteraões exercem um grande peso vertical sobre o tronco e tendem a deslocar o centro de gravidade do conjunto, quanto menos simétrica for a copa, representando uma força de aceleração lateral que conseqüentemente alteraria a forma da planta. A heterogeneidade ambiental, principalmente das condições de

luminosidade, é particularmente mais intensa numa floresta estacional semidecídua, onde há grande variação espacial e temporal na intensidade luminosa em decorrência da presença de clareiras formadas após a queda de árvores e também pela ocorrência de “clareiras de deciduidade” formadas sazonalmente sob o dossel das árvores decíduas e semidecíduas e que podem se repetir por muitos anos, implicando num padrão particular de regime de luz, diferente dos que podem ocorrer em florestas tropicais úmidas (Gandolfi 2000). A menor variabilidade na forma dos indivíduos pertencentes aos estádios jovem 1, jovem 2 e imaturo pode estar indicando uma convergência da forma dos indivíduos como resposta às condições de luz menos favoráveis sob o dossel da floresta, local onde encontramos esses indivíduos.

Este estudo mostrou que os estádios ontogenéticos de *E. leiocarpa* podem ser identificados, principalmente, com base em características qualitativas e que a altura e o diâmetro podem auxiliar essa classificação. *E. leiocarpa* apresentou um padrão de crescimento semelhante ao encontrado em outras espécies comuns nas florestas temperadas e tropicais pluviais e que compartilham alguns aspectos das suas histórias de vida, tais como posição no dossel da floresta e status sucessional.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R., & M. MARTINEZ-RAMOS. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pionner tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- ALVES, L. F., & F. A. M. SANTOS. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 245–260.

- ALVES, L. F., F. R. MARTINS, & F. A. M. SANTOS. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. Acta Botanica Brasilica 18: 369-374
- CIELO FILHO, R., F. R. MARTINS, & M. A. GNERI. 2002. Fitting abundance distribution models in tropical arboreal communities of SE Brazil. Community Ecology 3: 169-180.
- CLAUSSEN, J. W., & C. R. MAYCOCK. 1995. Stem allometry in a north Queensland tropical rainforest. Biotropica 27: 421-426.
- CRESTANA, C. S. M., I. S. DIAS, & P. Y. KAGEYAMA. 1982. Biologia floral do Guarantã *Esenbeckia leiocarpa* (Engl.). Silvicultura 8: 35-38.
- DANCIGUER, L. 1996. Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- DEAN, T., & J. N. LONG. 1986. Validity of constant-stress and elastic instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. Annals of Botany 58: 833-840.
- FERREIRA-FEDELE, L., M. T. FILHO, P. C. BOTOSSO, & E. GIANNOTTI. 2004. Periodicidade do crescimento de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (guarantã) em duas áreas da região sudeste do Estado de São Paulo. Scientia Forestalis 65: 141-149.
- FRAZER, G. W., C. D. CANHAM, & K. P. LERTZMAN. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0. Imaging software extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and The Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- GATSUK, E., O. V. SMIRNOVA, I. VORONTZOVAL, L. B. ZALGONOVA, & L. A. ZHUKOVA. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. University of California, Berkeley.
- GRUBB, P. J. 1977. Maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, & P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forests: An architectural analysis*. Springer-Verlag, New York.
- HOLBROOK, N. M., & F. E. PUTZ. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (swett gum). *American Journal of Botany* 76: 1740-1749.
- HUTCHINGS, M. J. 1997. The structure of plant populations. *In* M. J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology*, pp. 325-358. Blackwell Scientific, Oxford.
- KING, D. A. 1990a. Allometry of saplings and understory trees of Panamanian forest. *Functional Ecology* 4: 27-32.
- KING, D. A. 1990b. The adaptive significance of tree height. *American Naturalist* 135: 809-828.
- KING, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12: 25-44.
- KOHYAMA, T., & M. HOTTA. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515-521.
- KOHYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404.

- KOHYAMA, T., E. SUZUKI, T. PARTOMIHARDJO, T. YAMADA, & T. KUBO. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91: 797-806.
- LARCHER, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima, São Carlos.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Plantarum, Nova Odessa.
- McMAHON, T. A. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- MELLO, M. H. A., M. J. PEDRO JUNIOR, A. A. ORTOLANI, & R. R. ALFONSI. 1994. Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. *Boletim Técnico* 154. Instituto Agrônômico de Campinas.
- MIRANDA, Z. A. I. 1996. Plano de gestão da área de proteção ambiental da região de Sousas e Joaquim Egídio - APA Municipal. Relatório da Secretaria de planejamento e meio ambiente - SEPLAMA. Prefeitura Municipal de Campinas, SP.
- MONTGOMERY, R. A., & R. L. CHAZDON. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165–174.
- NIKLAS, K. J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. *Annals of Botany* 75: 217-227.
- O'BRIEN, S. T., S. P. HUBBELL, P. SPIRO, R. CONDIT, & R. B. FOSTER. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926-1939.
- RICH, P. M., K. HELENURM, D. KEARNS, S. R. MORSE, M. W. PALMER, & L. SHORT. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.

- SANTOS, F. A. M. 1997. Ancova33: Programa para cálculo de regressão e covariância. Versão 3.3. Departamento de Botânica. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SHUGART, H. H., D. C. WEST, & W. R. EMANUEL. 1981. Patterns and dynamics of forests: an application of simulation models. *In* D. C. West, H. H. Shugart & D. Botkin (Eds.). Forest succession: concepts and application, pp. 74-79. Springer-Verlag, New York.
- SMIRNOVA, O. V., M. M. PALENOVA, & A. S. KOMAROV. 2002. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. Russian Journal of Developmental Biology 33: 1-10. (traduzido de Ontogenez 33(1): 5-15).
- SOUZA, A. F., F. R. MARTINS, & L. C. BERNACCI. 2003. Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. Canadian Journal of Botany 81: 101-112.
- SOUZA, A. F., F. R. MARTINS, & D. M. SILVA-MATOS. 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. Canadian Journal of Botany 78: 1227-1237.
- SOUZA, R. P., & I. F. M. VÁLIO. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. Biotropica 33: 447-457.
- SPOSITO, T. C., & F. A. M. SANTOS. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. American Journal of Botany 88: 939-949.
- STERCK, F. J., & F. BONGERS. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. American Journal of Botany 85: 266-272.

- SUMIDA, A., H. ITO, & Y. ISAGI. 1997. Trade-off between height growth and stem diameter growth for an evergreen Oak, *Quercus glauca*, in a mixed hardwood forest. *Functional Ecology* 11: 300-309.
- THOMAS, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83: 556–566.
- VELOSO, H. P. 1992. Sistema fitogeográfico. *In* IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira, pp. 11-38. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- VESTER, H. F. M., & A. M. CLEEF. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development. A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* 193: 75-97.
- WILKINSON, L. 1990. SYSTAT: the system for statisticians. Evanston: SYSTAT INC.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.
- ZHUKOVA, L. A., & N. V. GLOTOV. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 381-387. (traduzido de *Ontogenez* 32(6): 455-461).

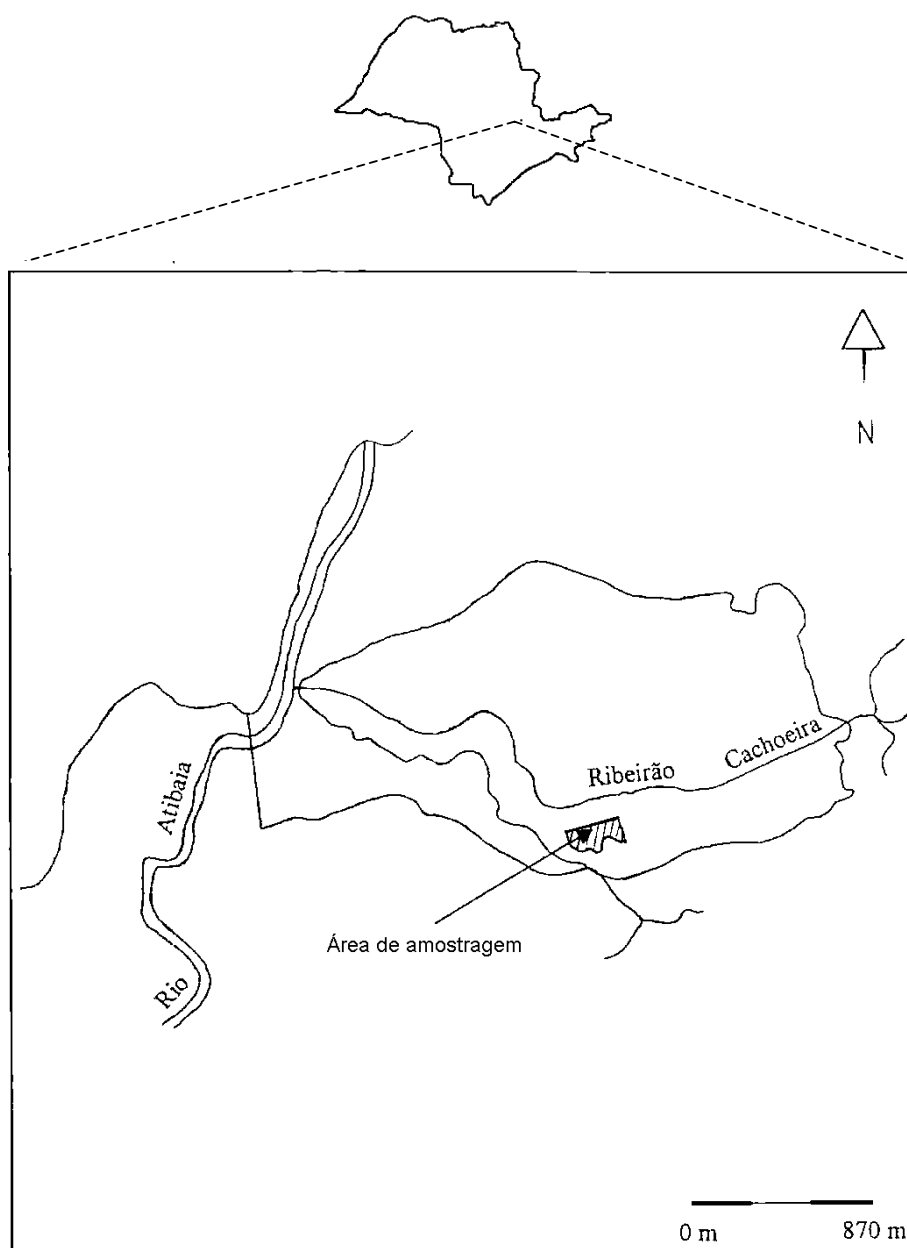


FIGURA 1. Localização da área de amostragem dentro da floresta Ribeirão Cachoeira, Campinas - SP.

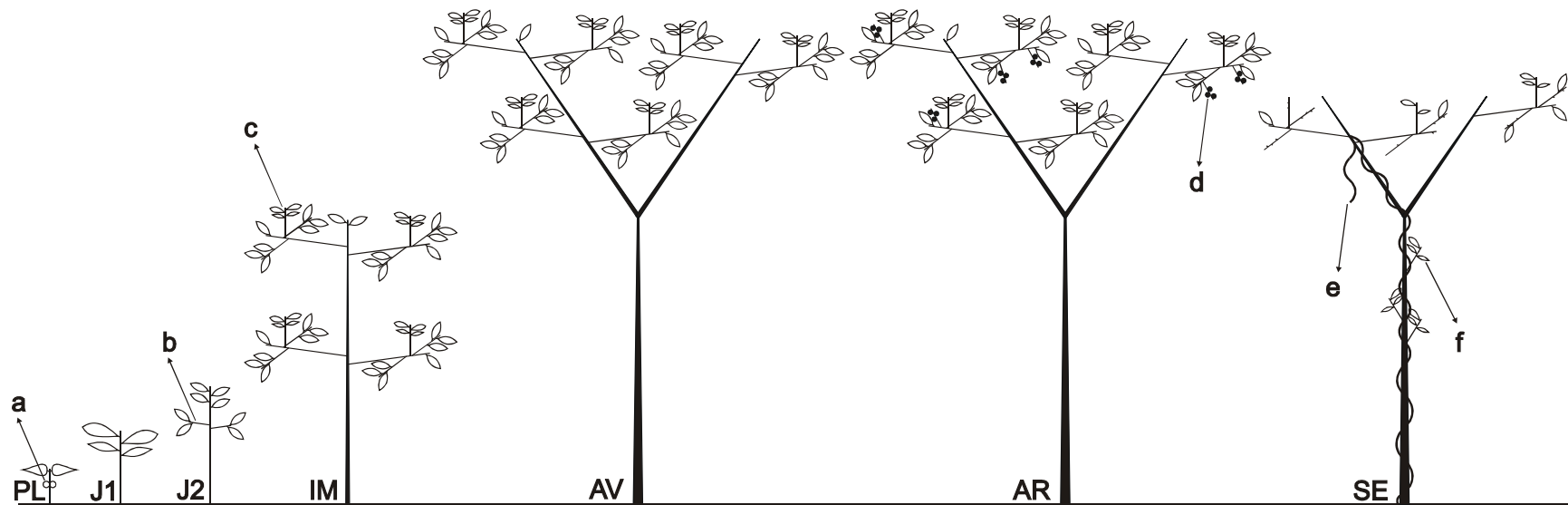
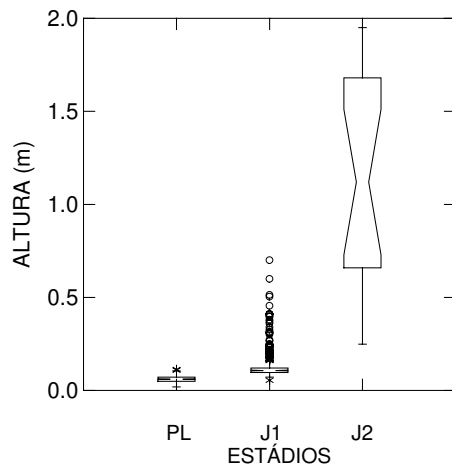
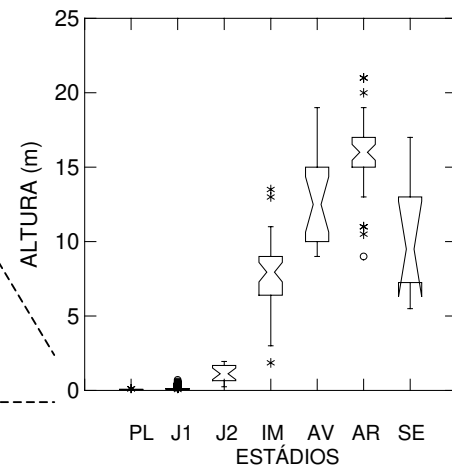


FIGURA 2. Esquema dos estádios ontogenéticos de *Esenbeckia leiocarpa*. Sendo PL = plântula, J1 = jovem 1, J2 = jovem 2, IM = imaturo, AV e AR = adulto e SE = senil. Onde a = cotilédono, b = ramo plagiotrópico monopodial, c = ramo ortotrópico, d = flores ou frutos, e = lianas e f = rebrotas.

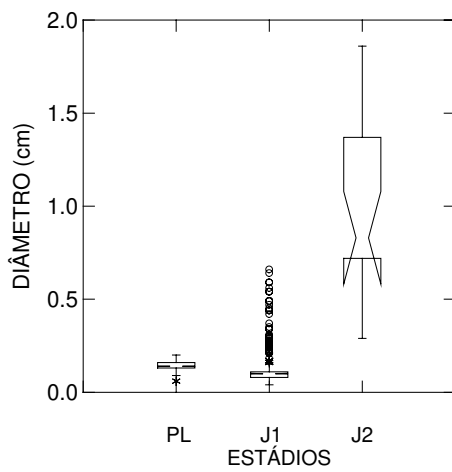
a)



b)



c)



d)

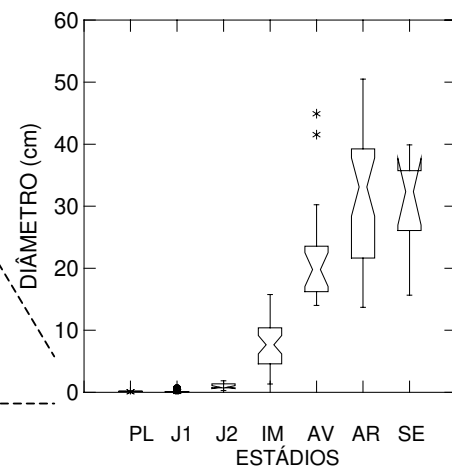
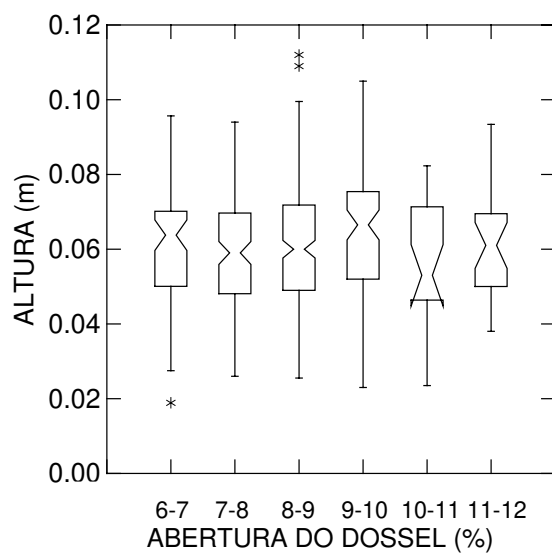


FIGURA 3. Box-plot da altura (m) (a e b) e diâmetro (cm) (c e d) dos estádios de *Esenbeckia leiocarpa*. PL = plântula, J1 = jovem 1, J2 = jovem 2, IM = imaturo, AV = adulto vegetativo, AR = adulto reprodutivo e SE = senil.

a)



b)

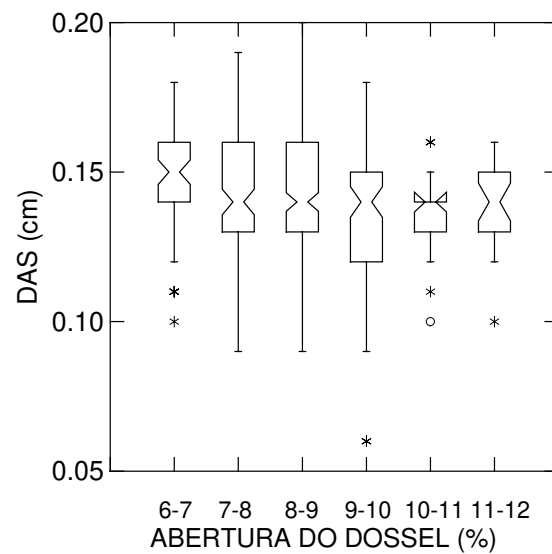


FIGURA 4. Box-plot da altura (m) (a) e diâmetro (cm) (b) das plântulas de *Esenbeckia leiocarpa* em ambientes com diferentes valores de abertura do dossel.

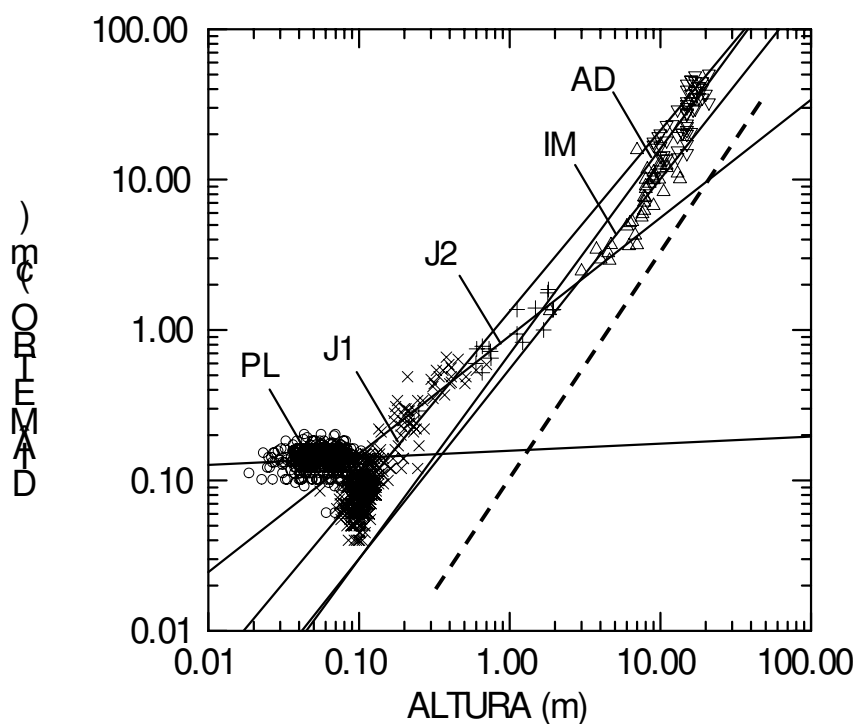


FIGURA 5. Regressões lineares significativas ($\log d = a + b \log h$) entre o diâmetro à altura do solo (DAS) (cm) e altura (m) ao longo da ontogenia de *Esenbeckia leiocarpa*. PL = plântula (O), J1 = jovem 1 (X), J2 = jovem 2 (+), IM = imaturo (Δ), AD = adulto (∇). A linha tracejada indica o diâmetro mínimo teórico que o caule deve apresentar para suportar o próprio peso da planta ($\log d = 1,5 \log h$) (McMahon 1973). Os parâmetros das equações podem ser obtidos na Tabela 1.

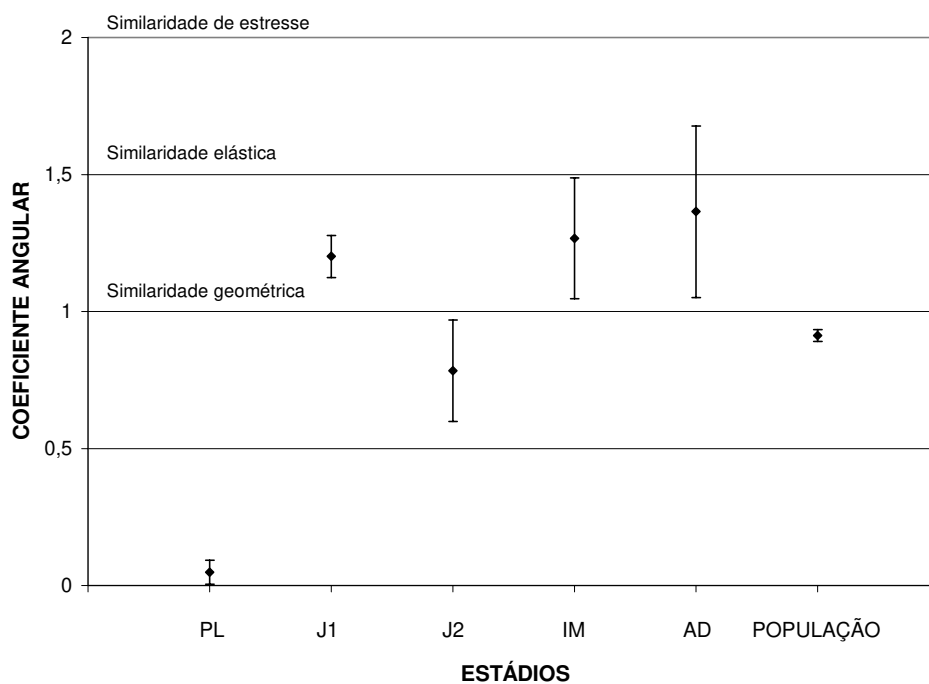


FIGURA 6. Valores do coeficiente angular das regressões lineares significativas dos estádios ontogenéticos de *Esenbeckia leiocarpa*. As barras verticais indicam o intervalo de confiança ao nível de 95 por cento. Os valores esperados para os três modelos teóricos estão indicados na figura. Sendo PL = plântula, J1 = jovem 1, J2 = jovem 2, IM = imaturo, AD = adulto.

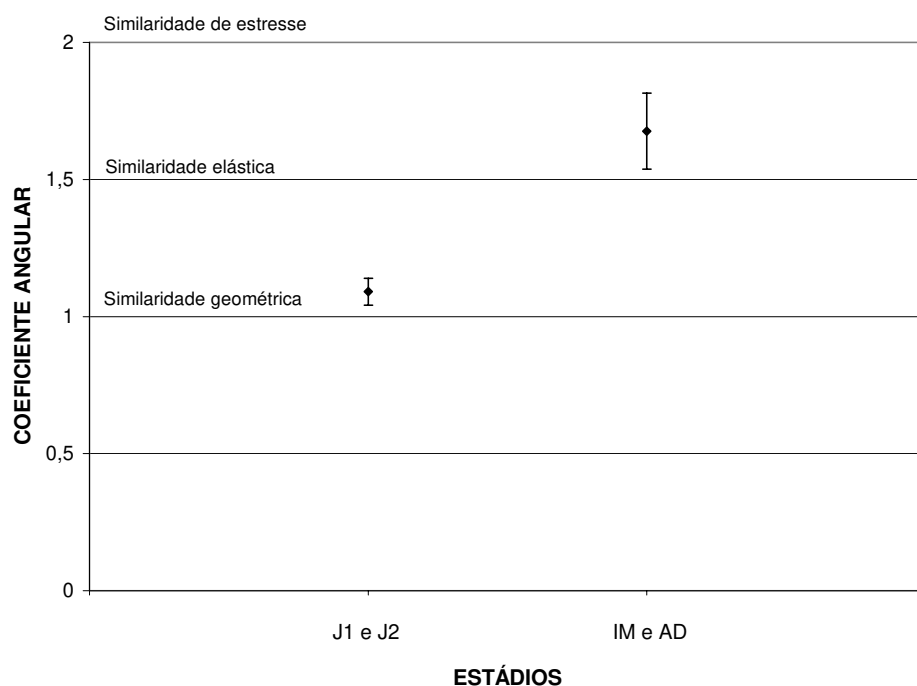


FIGURA 7. Valores do coeficiente angular das regressões lineares dos estádios ontogenéticos iniciais (J1 e J2) e avançados (IM e AD) de *Esenbeckia leiocarpa*. As barras verticais indicam o intervalo de confiança ao nível de 95 por cento. Os valores esperados para os três modelos teóricos estão indicados na figura. Sendo J1 e J2 = jovem 1 e jovem 2 juntos, IM e AD = imaturo e adulto juntos.

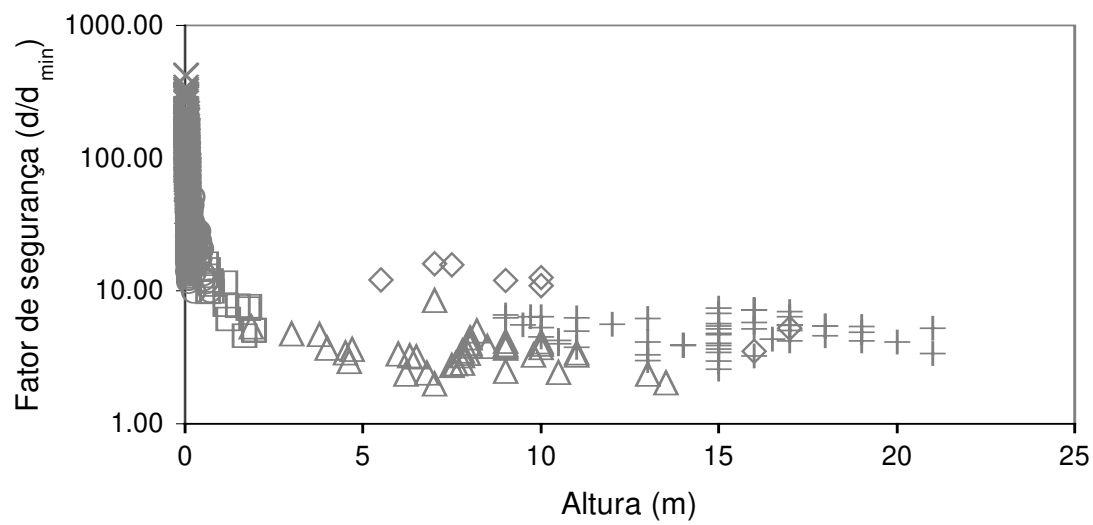


FIGURA 8. Log do fator de segurança ($d/d_{\min}$) em função da altura, onde d é o diâmetro observado e $d_{\min}$ é o diâmetro mínimo teórico que o caule deve apresentar para suportar o próprio peso da planta ($d_{\min} = 0.1 h^{3/2}$) (McMahon 1973). Sendo X = plântula, O = jovem 1, $\square$ = jovem 2, Δ = imaturo, + = adulto, $\diamond$ = senil.

TABELA 1. Parâmetros das regressões lineares entre $\log_{10}$ diâmetro (cm) e $\log_{10}$ altura (m) nos estádios ontogenéticos de *Esenbeckia leiocarpa*. N = número de indivíduos, a = intercepto, b = coeficiente angular, R^2 = coeficiente de determinação, P = significância das regressões. Letras diferentes na coluna b indicam diferença estatística (ANCOVA, $P < 0.05$ e teste *a posteriori* de Sheffé, $P < 0.05$).

<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	N	a	b	R^2	P
plântula	550	-0.818	0.048 ^a	0.008	<0.050
jovem 1	436	0.125	1.201 ^c	0.684	<0.001
jovem 2	17	-0.038	0.784 ^b	0.844	<0.001
imaturo	39	-0.257	1.268 ^c	0.786	<0.001
adulto	53	-0.158	1.365 ^c	0.600	<0.001
senil	8	1.155	0.319	0.160	0.244
população	1103	0.097	0.908 ^b	0.857	<0.001

**CAPÍTULO 2: Estrutura Espacial de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa
Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil**

ARCHIMEDES GRANGEIRO FURTADO ² & FERNANDO ROBERTO MARTINS ²

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil. e-mail: furtadoag@yahoo.com.br

² Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

CAPÍTULO 2 - Estrutura Espacial de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil

Resumo

Numa área de 3.2 ha de floresta estacional semidecídua no município de Campinas, estado de São Paulo, instalamos aleatoriamente 50 parcelas de 100 m², nas quais registramos o número de indivíduos de *E. leiocarpa* em cada estágio ontogenético, exceto plântulas. Plântulas foram amostradas em parcelas de 1 m² sorteadas dentro de cada parcela de 100 m² e a mortalidade neste estágio foi registrada durante cerca de dois meses. A densidade de plântulas foi bastante alta, apresentando um padrão espacial agrupado próximo aos indivíduos adultos. Plântulas apresentaram altas taxas de mortalidade, principalmente nos locais com dossel mais fechado. O grau de agregação diminuiu ao longo da ontogenia, de forma que os estágios ontogenéticos posteriores a plântula apresentaram padrão espacial aleatório em todas as classes de distância. Diferentes estágios ontogenéticos apresentaram-se correlacionados no espaço, indicando que a dispersão das sementes é limitada ou que a favorabilidade ambiental pode ser mantida entre diferentes estágios ontogenéticos. As estruturas ontogenética e de tamanho da população apresentaram distribuição contínua com relativamente poucos indivíduos jovens e imaturos. Estes resultados, juntamente com outras características como alta mortalidade de plântulas, fecundidade moderada, distribuição espacial não relacionada à abertura do dossel e as diferentes arquiteturas observadas, indicam que *E. leiocarpa* é uma espécie com características tanto de tolerância quanto de intolerância à sombra. No entanto, estudos adicionais são necessários para verificar como as características observadas variam no tempo e no espaço.

Palavras-Chave: *Esenbeckia leiocarpa*, estágios ontogenéticos, estrutura espacial, arquitetura, floresta estacional semidecídua.

INTRODUÇÃO

A ocupação do espaço é um pré-requisito para que uma planta possa adquirir os recursos necessários à sobrevivência, tais como água, luz e nutrientes (Silvertown & Doust 1993). Dentro da comunidade, a forma como as diferentes espécies ocupam o espaço resulta num padrão de distribuição que pode apresentar, dependendo da escala, diferentes graus de agregação. Este padrão de distribuição dos indivíduos depende da heterogeneidade ambiental, da síndrome de dispersão da espécie e dos sucessivos eventos de mortalidade que ocorrem ao longo da ontogenia (Hutchings 1997). De maneira geral, espécies arbóreas tropicais apresentam uma diminuição no grau de agregação ao longo da ontogenia (Henriques & Sousa 1989, Oliveira-Filho *et al.* 1996, He *et al.* 1997, Martens *et al.* 1997, Barot *et al.* 1999, Condit *et al.* 2000, Souza & Martins 2002, Fonseca *et al.* 2004) que, normalmente, é relacionada à mortalidade dependente de distância ou densidade provocada por inimigos naturais como predadores, herbívoros ou patógenos (Janzen 1970, Connell 1971). Além disso, outros fatores como competição entre plântulas ou entre plântulas e adultos (Howe & Smallwood 1982, Clark & Clark 1984), ou ainda, alterações ao longo da ontogenia na maneira de responder às condições ambientais podem causar segregação espacial entre diferentes estádios ontogenéticos (Clark & Clark 1992, Dalling *et al.* 2001).

Assim como a mortalidade diferenciada no espaço pode alterar a estrutura espacial em espécies tropicais ao longo da ontogenia, variações nas taxas de mortalidade e crescimento ao longo da ontogenia determinam a estrutura ontogenética e a estrutura de tamanho da população (Condit *et al.* 1998, Wright *et al.* 2003). Por exemplo, em florestas tropicais pluviais, espécies intolerantes à sombra têm altas taxas de mortalidade e crescimento durante os estádios iniciais do desenvolvimento, resultando numa distribuição de tamanho com poucos indivíduos jovens e muitos indivíduos adultos (Wright *et al.* 2003).

Ao contrário, espécies tolerantes à sombra apresentam baixas taxas de mortalidade e crescimento no início da ontogenia e, conseqüentemente, uma reduzida relação adultos/jovens (Wright *et al.* 2003).

A análise da arquitetura dos indivíduos em estádios avançados da ontogenia também pode fornecer informações importantes sobre as condições de luminosidade prevalentes nos locais onde eles se desenvolveram (Torquebiau 1986). Quando uma árvore atinge as condições de luz próximas ao dossel da floresta, ou se cresce em locais abertos, a dominância da gema apical é perdida e outros meristemas passam a agir como competidores, dando origem a reiteraões permanentes (Torquebiau 1986). O nível em que essas reiteraões começaram pode ser reconhecido como a bifurcação principal do caule, que marca o ponto de inversão morfológica (Oldeman 1990). Assim, um ponto de inversão morfológica mais próximo ao solo indica crescimento em condições relativamente abertas, enquanto que mais próximo ao dossel da floresta indica que o desenvolvimento ocorreu em condições mais fechadas (Torquebiau 1986).

Resumidamente, a estrutura espacial, as taxas de mortalidade, a estrutura ontogenética e a arquitetura são aspectos fundamentais da história de vida das espécies, isto é, da maneira como os indivíduos percebem, respondem e ocupam o ambiente ao longo da ontogenia (Silvertown & Doust 1993). No Brasil, ainda são poucos os estudos realizados em nível populacional (Santos 2002) e que consideram toda a ontogenia desde a germinação até a senescência.

Esenbeckia leiocarpa Engl. é uma espécie arbórea não pioneira, esciófita (Lorenzi 1992), comum nas florestas semidecíduas da região de Campinas. Sua madeira é bastante densa (0.96 g/cm^3) sendo utilizada como postes, vigas de pontes, batentes de portas e janelas, tábuas e tacos para assoalhos, cabos de ferramentas, entre outros (Lorenzi 1992). Assim, a espécie tem sido intensivamente e extensivamente explorada

para extração de madeira o que pode estar causando um grande desequilíbrio nas populações. Além disso, nas florestas semidecíduas paulistas, que estão representadas por fragmentos pequenos e isolados onde se têm detectado diminuição da diversidade vegetal (Viana *et al.* 1997, Nascimento *et al.* 1999), populações de *E. leiocarpa* também estão sujeitas à perda de variabilidade genética, o que pode comprometer a sua sobrevivência (Seoane *et al.* 2000). Por outro lado, não existem dados sobre a estrutura populacional da espécie, que fornece base para estudos de dinâmica e dá informações sobre como a espécie responde às diferentes pressões do ambiente, o que é imprescindível para fundamentar planos de manejo.

O objetivo deste trabalho foi responder às seguintes questões: 1) Qual a taxa de mortalidade durante os estádios iniciais da ontogenia de *E. leiocarpa* e como ela está relacionada com fatores bióticos, como mecanismos dependentes de densidade, e abióticos, como a porcentagem de abertura do dossel? Dados experimentais indicam que a mortalidade de plântulas de *E. leiocarpa* é maior no interior da floresta que nas bordas (Souza & Válio 2001), provavelmente devido à maior disponibilidade de luz nestes últimos locais. Assim, esperamos que a mortalidade de plântulas seja negativamente relacionada à abertura do dossel. 2) O padrão espacial se altera ao longo da ontogenia? Considerando a síndrome de dispersão relativamente limitada de *E. leiocarpa*, que apresenta autocoria, sendo as sementes dispersas após a deiscência explosiva dos frutos, esperamos um padrão agrupado nos estádios ontogenéticos iniciais. Porém, se mecanismos dependentes de distância ou densidade (Janzen 1970, Connell 1971) estiverem atuando nestes agrupamentos, é esperada uma diminuição no grau de agregação ao longo da ontogenia. 3) Os diferentes estádios ontogenéticos ocorrem associados no espaço? Associações positivas ou negativas podem ser resultantes de processos de atração ou repulsão (Taylor & Taylor 1977) e/ou o resultado de respostas similares ou contrastantes de diferentes

estádios às condições ambientais (Ludwig & Reynolds 1988). Assumindo que diferentes estádios ontogenéticos não apresentam, necessariamente, as mesmas propriedades ecológicas (Rabotnov 1985), esperamos ausência de associação ou associações negativas entre os estádios. Porém, associações positivas são esperadas se as condições de favorabilidade ambiental forem semelhantes para diferentes estádios ontogenéticos, ou ainda devido à possibilidade de acúmulo de sementes próximo aos parentais. 4) A estrutura ontogenética e de tamanho da população, juntamente com outras características tais como mortalidade de plântulas e arquitetura, apóiam a idéia corrente de que *E. leiocarpa* é uma espécie esciófita (Lorenzi 1992)? É esperado que espécies tolerantes à sombra apresentem baixa fecundidade, bem como reduzidas taxas de mortalidade de plântulas e jovens, resultando em uma distribuição de tamanho com muitos indivíduos jovens e poucos indivíduos adultos (Wright *et al.* 2003).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na floresta Ribeirão Cachoeira (22°50'S, 46°55'W), pertencente ao condomínio rural "Colinas do Atibaia" na Área de Proteção Ambiental (APA) dos distritos de Sousas e Joaquim Egídio, no nordeste do município de Campinas, interior do estado de São Paulo. A reserva tem área de 233.7 ha, com 2584 m de comprimento no sentido leste-oeste e 1360 m no sentido norte-sul (Miranda 1996). Na porção meridional da maior extensão da mata, corre o ribeirão Cachoeira, um dos afluentes do rio Atibaia, o maior abastecedor do município de Campinas e um dos principais formadores da bacia do rio Piracicaba (Fig. 1).

O clima é Cwa de Koeppen, temperado macrotérmico com inverno seco não rigoroso, com pluviosidade média anual de 1409 mm (Mello *et al.* 1994). O período

chuvoso corresponde à primavera-verão e o período seco corresponde ao outono-inverno. As temperaturas médias anuais oscilam em torno de 21.8°C, com temperatura mínima absoluta de 0.0°C e máxima absoluta de 37.6°C (dados registrados pelo Instituto Agronômico de Campinas no período de 1956 a 2004). O relevo é constituído por morrotes paralelos (declividade de 10-20%) e morros e morrotes (declividade de 12% a mais de 45%), variando a altitude entre 660 e 795 m. O solo é Podzólico Vermelho-Amarelo distrófico (Miranda 1996). A cobertura florestal é floresta estacional semidecídua (Velloso 1992), densa, com dossel variando entre 15 e 25 m e árvores emergentes com mais de 30 m.

Espécie estudada

Esenbeckia leiocarpa Engl. (Rutaceae) é popularmente conhecida como guarantã, pau-duro, goiabeira, antã-forte ou guarataia. É uma espécie arbórea, de floresta clímax (Lorenzi 1992), comum nas florestas semidecíduas da região de Campinas. Sua madeira é bastante densa (0.96 g/cm³), muito utilizada para postes, construção civil e cabos de ferramentas (Lorenzi 1992). A floração ocorre a partir de setembro e prolonga-se até janeiro (Lorenzi 1992). A polinização é miofíllica, sendo a espécie predominantemente alógama (Crestana *et al.* 1982). A maturação dos frutos ocorre entre os meses de julho e agosto (Lorenzi 1992), desenvolvendo-se em uma cápsula seca com deiscência explosiva e dispersão autocórica das sementes.

Desenho amostral e coleta de dados

A área amostral possui 3.24 ha e situa-se na porção meridional da mata, na margem esquerda do Ribeirão Cachoeira (Fig. 1). Instalamos, de acordo com a técnica de aleatorização restrita (Greig-Smith 1983), 50 parcelas de 10 x 10 m, totalizando 0.5 ha. No

período de agosto a setembro de 2003, em cada parcela de 100 m², amostramos todos os indivíduos da espécie, exceto plântulas. Em dezembro de 2003, período em que ocorre a germinação no campo, amostramos as plântulas em 50 sub-parcelas de 1 m², sorteadas dentre os vértices de cada parcela de 100 m². A mortalidade neste estágio foi verificada através da contagem dos indivíduos no máximo de germinação em dezembro de 2003 e 10, 20, 30, 45 e 65 dias após esse primeiro censo.

De cada indivíduo registramos o diâmetro do caule à altura do solo (DAS), o diâmetro do caule à altura do peito (DAP), a altura total, a altura do ponto de inversão morfológica (fuste), a presença de cotilédones, ramificações, estruturas de reprodução como flores e frutos, rebrotas e infestação por lianas.

Foram tomadas, em abril de 2004, fotografias hemisféricas no centro de cada parcela, à altura de 1.50 m, utilizando-se uma câmera digital e lente olho de peixe. Posteriormente, as fotografias foram analisadas no programa Gap Light Analyzer versão 2.0 (Frazer *et al.* 1999) para obter a estimativa da porcentagem de abertura do dossel.

Análise de dados

Registramos o estágio ontogenético para cada indivíduo considerando, principalmente, a presença ou ausência de estruturas morfológicas como cotilédones, ramos, flores, frutos, rebrotas, ou ainda a presença de infestação por lianas. Assim, plântula apresentou um ou dois cotilédones; jovem 1 não possuía cotilédones nem ramificações; jovem 2 apresentou ramificação plagiotrópica do caule e ausência de ramos ortotrópicos; imaturo apresentou ramos ortotrópicos e tamanho (altura e diâmetro) inferior ao observado para o menor adulto reprodutivo; adultos foram subdivididos em duas fases: adulto reprodutivo, isto é, indivíduo que apresenta estruturas de reprodução, e adulto vegetativo, que é o indivíduo que não se reproduziu durante o período de estudo, mas

apresentou altura e diâmetro iguais ou maiores que os observados para o menor adulto reprodutivo.

Com o objetivo de verificar se a mortalidade de plântulas estava relacionada a mecanismos dependentes de densidade de plântulas e/ou com a porcentagem de abertura do dossel, utilizamos o coeficiente de correlação parcial (Sokal & Rohlf 1995).

Para analisar o padrão espacial de cada estágio ontogenético, fez-se um correlograma utilizando o programa Passage (Rosenberg 2001). O correlograma é um gráfico construído através do cálculo dos valores de autocorrelação, nesse caso, utilizando o coeficiente I de Moran (Legendre & Legendre 1998), com os dados de densidade de cada estágio para diferentes classes de distância entre as parcelas. O coeficiente I de Moran assume valores entre -1 e 1 (Legendre & Legendre 1998). Primeiramente, foi realizado um teste global de significância verificando se o correlograma possuía pelo menos um coeficiente com valor significativo segundo o nível de significância corrigido pelo critério de Bonferroni, isto é, α/K , onde α é o nível de significância escolhido (neste caso, $\alpha = 0.05$) e K é o número de classes de distância (neste caso, $K = 15$) (Legendre & Legendre 1998). Um correlograma não significativo pelo critério de Bonferroni indica aleatoriedade na distribuição espacial dos indivíduos. A existência de autocorrelação, positiva ou negativa, indica que há possibilidade de prever a densidade de indivíduos em um determinado local a partir dos valores de densidade de uma outra localidade de posição conhecida (Legendre & Fortin 1989). Se a autocorrelação for positiva para uma determinada classe de distância, então os valores de densidade são semelhantes nas parcelas que se encontram dentro daquela classe de distância. Autocorrelação negativa indica que as densidades são distintas nas parcelas que se encontram dentro da classe de distância considerada.

Para saber se estádios ontogenéticos diferentes tenderiam ou não a ocupar o mesmo ambiente, verificamos a existência de correlação entre a abundância de indivíduos de diferentes estádios no espaço, utilizando o teste de Mantel, por aleatorização, no programa Passage (Rosenberg 2001), seguido da correção seqüencial de Bonferroni (Rice 1989). Este mesmo teste foi utilizado para verificar se havia alguma relação entre a densidade de indivíduos de cada estágio ontogenético e a porcentagem de abertura do dossel.

Com o objetivo de comparar a distribuição de tamanho da população de *E. leiocarpa* com outras espécies, permitindo fazer inferências sobre aspectos do seu nicho de regeneração, calculamos o coeficiente de assimetria da distribuição de tamanho (g_1) (Bendel *et al.* 1989), incluindo todos os indivíduos com DAP maior ou igual a 1 cm, como fizeram Wright *et al.* (2003). O coeficiente de assimetria (g_1) é positivo quando a distribuição de tamanho apresenta muitos indivíduos jovens ou imaturos e poucos indivíduos adultos, e é negativo quando a distribuição apresenta poucos indivíduos jovens e abundância de adultos:

$$g_1 = \frac{n \sum_i (x_i - \bar{x})^3}{(n-1)(n-2)s^3}$$

onde n , x_i , $\bar{x}$ e s representam o número de indivíduos, o logaritmo decimal do DAP do indivíduo i , a média de x_i e o desvio padrão de x_i , respectivamente.

Para fundamentar inferências sobre as condições de luminosidade que prevaleceram durante o desenvolvimento dos indivíduos, foi utilizada a abordagem proposta por Torquebiau (1986), analisando a arquitetura das árvores do presente, isto é, aqueles indivíduos que apresentam reiteraões – repetições do modelo arquitetural (Hallé *et al.* 1978) – visíveis como bifurcações sucessivas do tronco. Esta análise considera a

meia altura da árvore como uma referência, podendo, dependendo da altura em que se encontra o ponto de inversão morfológica da árvore (Oldeman 1990), distinguir dois tipos principais de arquitetura e condições de crescimento. Um ponto de inversão morfológica abaixo da meia altura da árvore indica que o indivíduo se desenvolveu em condições relativamente abertas, enquanto locais relativamente fechados induzem à formação de um ponto de inversão acima da meia altura da árvore (Torquebiau 1986).

RESULTADOS

Mortalidade de plântulas

A densidade de plântulas foi estimada em 110000 indivíduos por hectare durante o máximo de germinação em dezembro de 2003. Trata-se de um estágio efêmero, em que o tempo decorrido desde a germinação até a passagem para o estágio jovem 1 foi de, no mínimo, 37 dias e, no máximo, 62 dias. Durante este período de 62 dias, 99.27 por cento das 550 plântulas acompanhadas morreram e as plântulas sobreviventes foram recrutadas para o estágio jovem 1 (Fig. 2). Não foram observados efeitos dependentes de densidade atuando na mortalidade de plântulas (Tabela 1). Porém, a mortalidade de plântulas, entre 20 e 45 dias do primeiro censo, diminuiu com o aumento na abertura do dossel (Tabela 2).

Estrutura espacial e relações entre estádios

E. leiocarpa apresentou padrão espacial aleatório em todos os estádios ontogenéticos, exceto plântulas (Figs. 3 e 4). Estas apresentaram padrão agregado, sendo a autocorrelação positiva até cerca de 40 m e negativa entre 75 m e 94 m, indicando a presença de um único grande grupo (Figs. 3 e 4a).

Houve correlação positiva entre a abundância de indivíduos pertencentes a diferentes estádios ontogenéticos. Plântulas apresentaram correlação espacial positiva

com a fase adulto reprodutivo. O estágio jovem 2 apresentou correlação espacial positiva com estágio imaturo. Os demais pares de estádios ocorreram ao acaso no espaço, isto é, não houve exclusão nem atração, mas aleatoriedade (Tabela 3).

A densidade de cada estágio não apresentou relação com a porcentagem de abertura do dossel (Tabela 4).

Estrutura ontogenética, distribuição de tamanho e arquitetura

Foram amostrados 1103 indivíduos, sendo 550 plântulas, 436 jovens 1, 17 jovens 2, 39 imaturos, 53 adultos e 8 senis. Dos 53 adultos, 35 eram reprodutivos e 18 vegetativos. A análise visual da estrutura de estádios ontogenéticos, representada pelo número estimado de indivíduos por hectare em cada estágio, indica que, de maneira geral, a densidade de indivíduos foi reduzida ao longo da ontogenia, porém, observou-se um número relativamente pequeno de indivíduos pertencentes aos estádios jovem 2 e imaturo (Fig. 5). O coeficiente de assimetria foi relativamente baixo ($g_1 = -0.82$), indicando que a população apresenta relativamente poucos indivíduos nas menores classes de diâmetro (Fig. 6).

A análise da arquitetura dos indivíduos pertencentes aos estádios mais avançados da ontogenia mostrou que 57 por cento das árvores do presente apresentaram ponto de inversão morfológica abaixo da meia altura da árvore, indicando que esses indivíduos se desenvolveram sob condições relativamente abertas. Por outro lado, 43 por cento dos indivíduos apresentaram ponto de inversão morfológica acima da meia altura da árvore, indicando crescimento sob condições relativamente fechadas.

DISCUSSÃO

Mortalidade de plântulas

A densidade de 110000 plântulas por hectare na área amostrada da floresta Ribeirão Cachoeira é um valor relativamente alto, quando comparado a outras espécies comuns da Mata Atlântica como, por exemplo, *Croton priscus*, *Croton floribundus* (floresta estacional semidecídua) e *Carapa guianensis* (floresta ombrófila densa), que apresentaram, respectivamente, densidades estimadas em 23100, 4500 (Danciguer 1996) e 3408 indivíduos/ha (Henriques & Sousa 1989). A alta densidade de plântulas de *E. leiocarpa* está de acordo com a alta taxa de germinação observada para a espécie, que foi de aproximadamente 70 por cento, sendo a segunda maior taxa de germinação dentre 15 espécies arbóreas de uma floresta estacional semidecídua (Souza & Válio 2001).

O estágio plântula apresentou alta taxa de mortalidade (acima de 99%), sugerindo que a transição deste para o estágio jovem 1 é um período crítico do ciclo de vida de *E. leiocarpa*. Valores de mortalidade próximos a 100 por cento só foram encontrados em duas espécies num total de 33 espécies abundantes em uma floresta tropical úmida (Wright *et al.* 2003). Assim, a utilização de *E. leiocarpa* visando à recuperação de áreas degradadas pode ser mais efetiva utilizando-se o plantio de mudas em estádios ontogenéticos a partir de jovem 1. Embora não tenha sido feito acompanhamento dos estádios ontogenéticos posteriores a plântula, outros estudos (*e.g.*, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992) corroboram a hipótese de maior proporção de mortes na transição entre os estádios de plântula e jovem 1. Segundo Larcher (2000), plântulas representam um período particularmente sensível do ciclo de vida da planta, pois exigem um pleno abastecimento de nutrientes, necessários para suprir o aumento de energia e metabólitos utilizados na biossíntese, bem como um estado de hidratação suficiente para manter a turgescência durante o rápido crescimento em extensão e diferenciação da parede celular.

Além disso, a autocoria e as baixas taxas ou ausência de dispersão de sementes a longas distâncias podem reduzir a probabilidade de as sementes alcançarem habitats adequados ao desenvolvimento e sobrevivência de plântulas. Os dados de distribuição espacial corroboram esta hipótese, pois plântulas apresentaram padrão agregado e densidade de indivíduos positivamente correlacionada com a densidade de adultos reprodutivos, ou seja, a distribuição de plântulas está relativamente restrita ao ambiente pouco iluminado nas proximidades da planta mãe. Um padrão semelhante de distribuição e mortalidade de plântulas foi observado em outras espécies abundantes na Mata Atlântica, como, por exemplo, *Carapa guianensis* (Henriques & Sousa 1989) e *Euterpe edulis* (Silva Matos & Watkinson 1998).

A mortalidade de plântulas de *E. leiocarpa* não está relacionada a mecanismos dependentes de densidade, mas sim à abertura do dossel. Observamos que a mortalidade, ao menos em alguns momentos, foi menor nas parcelas que apresentaram maior abertura de dossel, sendo, provavelmente, consequência das melhores condições de luminosidade nesses locais. Souza e Válio (2001), observando plântulas se desenvolvendo em bandejas com solo, demonstraram que a sobrevivência de plântulas de *E. leiocarpa* é, aproximadamente, 84 por cento maior na borda da floresta, onde há maior disponibilidade de luz, que no interior.

Estrutura espacial e relações entre estádios

Plântulas apresentaram padrão espacial agregado, porém, a partir do estágio jovem 1, *E. leiocarpa* apresentou padrão espacial aleatório em todas as classes de distância. Essa diminuição no grau de agregação ao longo da ontogenia foi observada também em outras espécies abundantes na Mata Atlântica (e.g., Henriques & Sousa 1989, Souza & Martins 2002, Fonseca *et al.* 2004), porém pode não ser uma característica estável da

espécie, podendo variar mesmo entre áreas aparentemente similares (Fonseca *et al.* 2004). Segundo Hubbell (1979), uma diminuição no grau de agregação é esperada quando a mortalidade é dependente de densidade, o que parece não ocorrer, ao menos em plântulas de *E. leiocarpa*, ou distância (Janzen 1970, Connell 1971), pois as maiores taxas de mortalidade nos grupos mais densos de indivíduos ou sob a sombra nas proximidades da planta mãe tendem a diminuir o grau de agrupamento ao longo da ontogenia. Além disso, as condições de favorabilidade, isto é, o conjunto das condições necessárias para uma planta sobreviver e ser bem sucedida, variam no tempo e no espaço (Terborgh 1973), podendo contribuir para o padrão aleatório observado nos estádios ontogenéticos posteriores ao de plântula.

Se a favorabilidade ambiental se alterasse ao longo da ontogenia, seria esperado que os diferentes estádios ontogenéticos não ocorressem juntos no espaço (Clark & Clark 1992, Dalling *et al.* 2001, Fonseca *et al.* 2004). Essa segregação entre estádios foi observada, por exemplo, em *Aspidosperma polyneurum*, uma espécie emergente também comum nas florestas semidecíduas, mas não foi uma característica constante na espécie, variando de acordo com a área estudada (Fonseca *et al.* 2004). *E. leiocarpa*, ao contrário, apresentou correlações positivas entre as abundâncias de diferentes estádios ontogenéticos, indicando que as condições de favorabilidade podem ser pouco alteradas em alguns momentos da ontogenia. Assim, os estádios jovem 2 e imaturo, que apresentaram correlação positiva no espaço, necessitam de condições ambientais semelhantes para o seu desenvolvimento. Porém, a existência de correlação positiva entre os estádios adulto, particularmente a fase adulto reprodutivo, e plântula deve-se à dispersão limitada das sementes, não significando, necessariamente, que estes estádios compartilham as mesmas condições de favorabilidade.

Estrutura ontogenética, distribuição de tamanho e arquitetura

Segundo Wright *et al.* (2003), a distribuição de tamanho está relacionada à história de vida de várias espécies de dossel em uma floresta tropical pluvial. Uma distribuição de tamanho com relativamente poucos indivíduos pequenos e muitos indivíduos grandes ($g_1 < 0$) caracteriza espécies intolerantes à sombra, com alta fecundidade, rápido crescimento de jovens (DAP entre 10 e 40 mm) e alta mortalidade de sementes, plântulas e jovens (Wright *et al.* 2003). Ao contrário, uma distribuição de tamanho com relativamente muitos indivíduos pequenos e poucos grandes ($g_1 > 0$) caracteriza espécies tolerantes à sombra, com baixa fecundidade, crescimento lento nos jovens e menor mortalidade de sementes, plântulas e jovens (Wright *et al.* 2003).

E. leiocarpa apresentou uma distribuição de tamanho que, segundo Wright *et al.* (2003), seria característica de espécie intolerante à sombra. Observamos na população estudada algumas características atribuídas a espécies intolerantes à sombra, como alta mortalidade no estágio plântula. Porém, *E. leiocarpa* apresenta também algumas características morfológicas relacionadas a espécies que crescem lentamente sob o dossel da floresta, como, por exemplo, madeira densa e um padrão de ramificação (modelo arquitetural de Massart) que otimiza a captação de luz, favorecendo a sobrevivência dos indivíduos em ambientes menos iluminados (Hallé *et al.* 1978). Além disso, não observamos relação entre a abundância de indivíduos e a abertura de dossel, ou seja, indivíduos jovens e imaturos, por exemplo, foram encontrados tanto em locais com relativamente baixos valores de abertura de dossel quanto em locais mais abertos, indicando que a regeneração pode ocorrer em diferentes condições de abertura de dossel ou luminosidade (Condit *et al.* 1992). O padrão contínuo de distribuição de tamanho observado na população de *E. leiocarpa* indica, ainda, que não são necessárias grandes clareiras para que ocorra a regeneração, de forma que os estádios iniciais podem se

manter vivos sob o dossel da floresta e se desenvolver quando pequenas clareiras naturais se abrem no dossel da floresta (Hubbell & Foster 1987). A análise da arquitetura dos indivíduos, conforme o sistema de Torquebiau (1986), corrobora esta hipótese, pois cerca de 43 por cento dos indivíduos classificados como árvores do presente apresentaram tronco longo, indicando crescimento em condições de floresta fechada, enquanto 57 por cento apresentou tronco curto, indicando que esses indivíduos cresceram em condições abertas. A fecundidade, isto é, a densidade de sementes por unidade de área, é moderada em *E. leiocarpa* (Lorenzi 1992, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002), e suporta a hipótese de que a espécie apresenta características intermediárias quanto ao grau de tolerância à sombra, isto é, a espécie encontra-se dentro de um contínuo entre as espécies extremamente dependentes de luz e aquelas extremamente tolerantes à sombra.

Em uma floresta tropical úmida no Panamá, foram encontradas poucas espécies com características extremas quanto ao grau de tolerância à sombra, tais como *Jacaranda copaia* ($g_1 = -1.14$) e *Licania platypus* ($g_1 = 1.86$), a maioria das espécies apresentando níveis intermediários entre estes dois extremos, com g_1 entre 0 e 1 (Wright *et al.* 2003). Embora *E. leiocarpa* apresente uma distribuição de tamanho que pode ser relacionada a espécies intolerantes à sombra, o valor de g_1 não é extremo e várias características observadas na população apontam para uma estratégia intermediária quanto ao grau de tolerância à sombra. Espécies que demandam maiores condições de luminosidade para o seu desenvolvimento ($g_1 < 0$) podem ser particularmente mais freqüentes em florestas estacionais semidecíduas que em florestas tropicais úmidas, pois, nas primeiras há maior disponibilidade de luz devido à presença de “clareiras de deciduidade” (Gandolfi 2000). Estas são formadas sazonalmente no dossel das árvores decíduas e semidecíduas e podem se repetir por muitos anos, implicando num padrão particular de regime de luz, diferente dos que podem ocorrer em florestas tropicais úmidas. Assim, estudos adicionais

são necessários para verificar como as características observadas variam no espaço (entre diferentes fragmentos florestais) e no tempo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- BAROT, S., J. GIGNOUX, & J. C. MENAUT. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analysis. *Ecology* 80: 1987-2005.
- BENDEL, R. B., S. S. HIGGINS, J. E. TEBERG, & D. A. PYKE. 1989. Comparison of Skewness Coefficient, Coefficient of Variation, and Gini Coefficient as Inequality Measures within Populations. *Oecologia* 78: 394-400.
- CLARK, D. A., & D. B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- CLARK, D. A., & D. B. CLARK. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain-forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- CONDIT, R., P. S. ASHTON, P. BAKER, S. BUNYAVEJCHEWIN, S. GUNATILLEKE, N. GUNATILLEKE, S. P. HUBBELL, R. B. FOSTER, A. ITOH, J. V. LA FRANKIE, H. S. LEE, E. LOSOS, N. MANOKARAN, R. SUKUMAR, & T. YAMAKURA. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- CONDIT, R., S. P. HUBBELL, & R. B. FOSTER. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140: 261-286.

- CONDIT, R., R.SUKUMAR, S. P. HUBBELL, & R. B. FOSTER. 1998. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* 152: 496- 509.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and forest trees. *In* P. J. den Boer & G. R. Gradwell (Eds.). *Dynamics of populations*, pp. 298-312. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- CRESTANA, C. S. M., I. S. DIAS, & P. Y. KAGEYAMA. 1982. Biologia floral do Guarantã *Esenbeckia leiocarpa* (Engl.). *Silvicultura* 8: 35-38.
- DALLING, J. W., K. WINTER, J. D. NASON, S.P. HUBBELL, D. A. MURAWSKI, & J. L. HAMRICK. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: A shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82: 933-945.
- DANCIGUER, L. 1996. Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- FONSECA, M. G., A. M. Z. MARTINI, & F. A. M. SANTOS. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15: 41-48.
- FRAZER, G. W., C. D. CANHAM, & K. P. LERTZMAN. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0. Imaging software extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Bunaby, British Columbia, and The Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California, Berkeley.
- GROMBONE-GUARATINI, M. T., & R. R. RODRIGUES. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 759-774.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, & P. B. TOMLINSON. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag, New York.
- HE, F., P. LEGENDRE, & J. V. LA FRANKIE. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- HENRIQUES, R. P. B., & E. C. E. G. SOUSA. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21: 204-209.
- HOWE, H. F., & J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- HUBBELL, S. P., & R. B. FOSTER. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 35: (supl. 1) 7-22.
- HUBBELL, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- HUTCHINGS, M. J. 1997. The structure of plant populations. *In* M. J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology*, pp. 325-358. Blackwell Scientific, Oxford.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- LARCHER, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima, São Carlos.
- LEGENDRE, P., & M. J. FORTIN. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.

- LEGENDRE, P., & L. LEGENDRE. 1998. Numerical ecology. 2^a ed. Developments in Environmental Modelling. Elsevier. Amsterdam.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa.
- LUDWIG, J. A., & J. F. REYNOLDS. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York.
- MARTENS, S. N., D. D. BRESHEARS, C. W. MEYER, & F. J. BARNES. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8: 655-664.
- MELLO, M. H. A., M. J. PEDRO JUNIOR, A. A. ORTOLANI, & R. R. ALFONSI. 1994. Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. Boletim Técnico 154. Instituto Agronômico de Campinas.
- MIRANDA, Z. A. I. 1996. Plano de gestão da área de proteção ambiental da região de Sousas e Joaquim Egídio - APA Municipal. Relatório da Secretaria de planejamento e meio ambiente - SEPLAMA. Prefeitura Municipal de Campinas, Campinas.
- NASCIMENTO, H. E. M., A. da S. DIAS, A. A. J. TABANEZ, & V. M. VIANA. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 59: 329-342.
- OLDEMAN, R. A. A. 1990. Forests: elements of silvology. Springer Verlag, Berlin.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., A. A. CAMISÃO-NETO, & M. M. L. VOLPATO. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semi-deciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 762-769.
- RABOTNOV, T. A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. *In* I. White (Ed.). The population structure of vegetation, pp. 121-142. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.

- ROSENBERG, M. S. 2001. Passage. Pattern analysis, spatial statistics and geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona. State University, Tempe. AZ.
- SANTOS, F. A. M. 2002. Ecologia de populações de plantas – região sudeste do Brasil. *In* E. L. ARAÚJO, A. N. MOURA, E. V. S. B. SAMPAIO, L. M. S. GESTINARI & J. M. T. CARNEIRO (Orgs.). Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil, pp. 143-146. Editora da UFRPE, Recife.
- SEOANE, C. E. S., P. Y. KAGEYAMA, & A. M. SEBBENN. 2000. Efeitos da fragmentação florestal na estrutura genética de populações de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Guarantã). *Scientia Forestalis* 57: 123-139.
- SILVA MATOS, D. M., & A. R. WATKINSON. 1998. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- SILVERTOWN, J. W., & J. L. DOUST. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Pub., Oxford.
- SOKAL, R. R., & F. G. ROHLF. 1995. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3rd edition. Freeman and Company, New York.
- SOUZA, A. F., & F. R. MARTINS. 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology* 164: 141-155.
- SOUZA, R. P., & I. F. M. VÁLIO. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447-457.
- TAYLOR, L. R., & R. A. TAYLOR. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. *Nature* 265: 415-421.
- TERBORGH, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist* 107: 481-501.

- TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2: 301-325.
- VELOSO, H. P. 1992. Sistema fitogeográfico. *In* IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira, pp. 11-38. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- VIANA, V. M., A. A. J. TABANEZ, & J. L. F. BATISTA. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist forest. *In* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*, pp. 351-365. University of Chicago Press, Chicago.
- WRIGHT, S. J., H. C. MULLER-LANDAU, R. CONDIT, & S. P. HUBBELL. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.

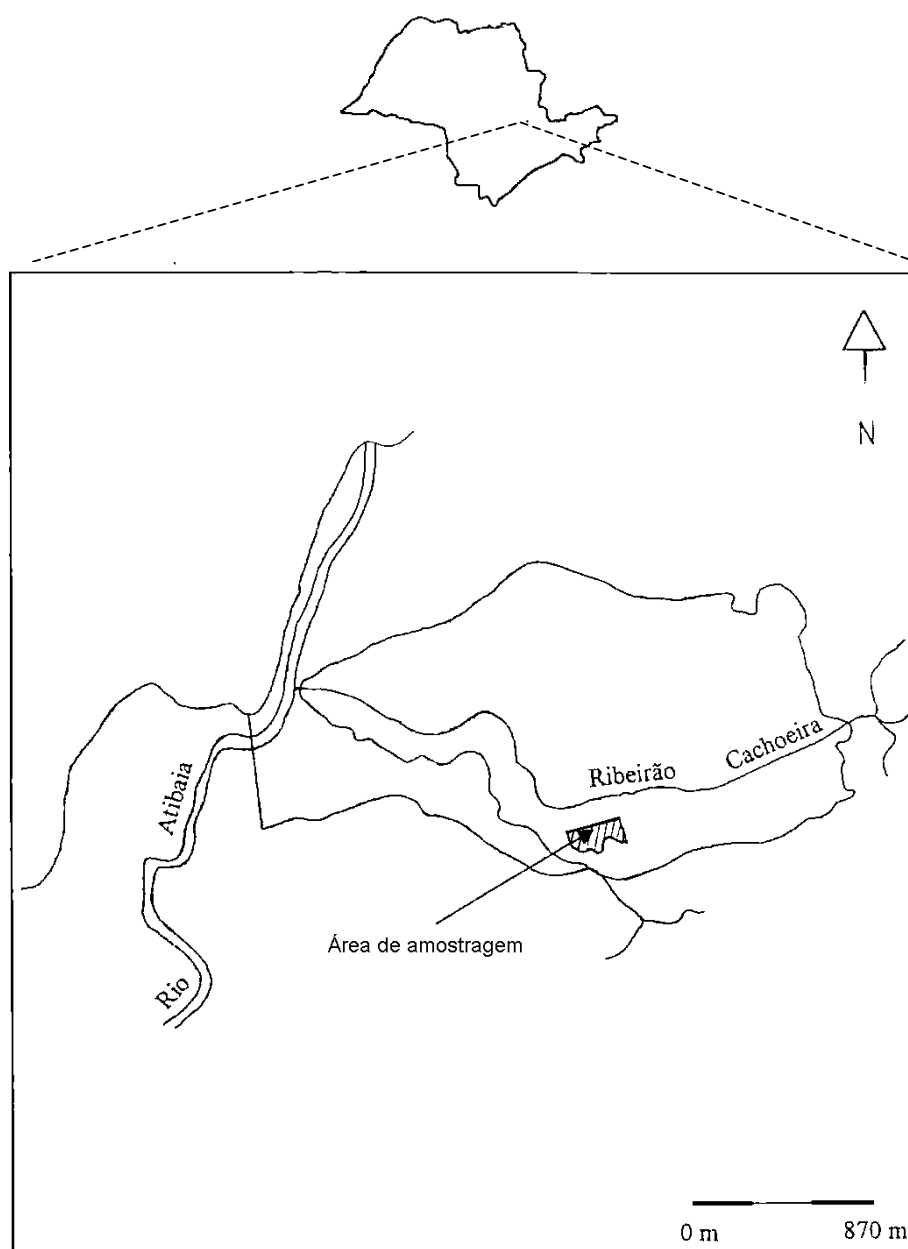


FIGURA 1. Localização da área de amostragem dentro da floresta Ribeirão Cachoeira, Campinas - SP.

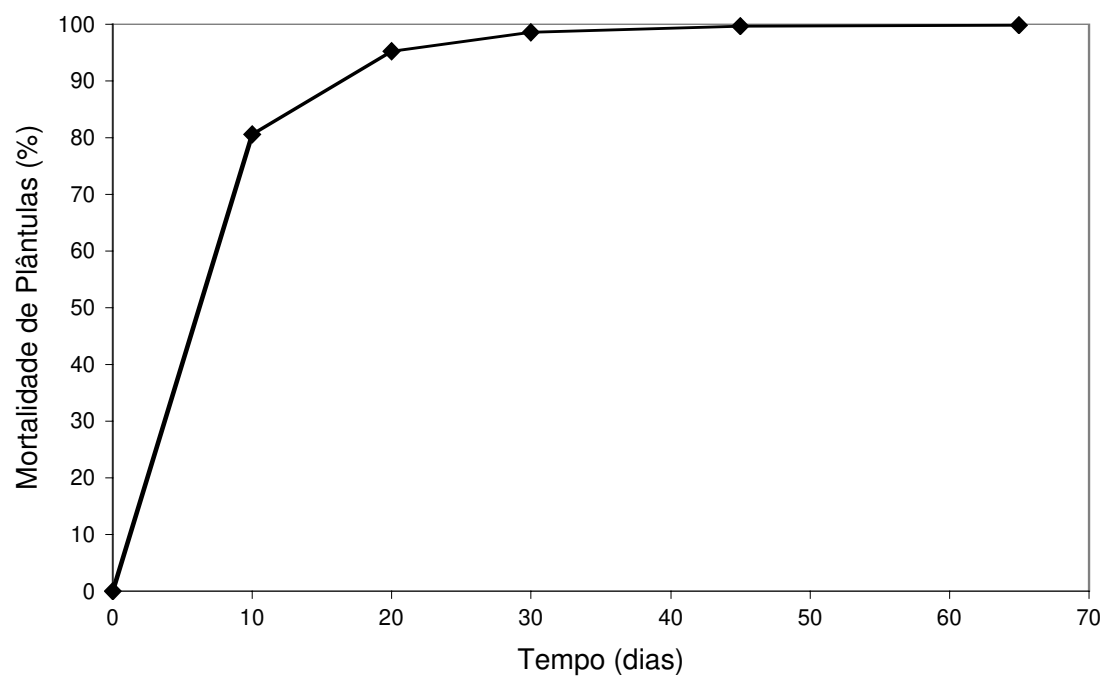


FIGURA 2. Mortalidade de plântulas (%) de *E. leiocarpa* durante 65 dias de observação.

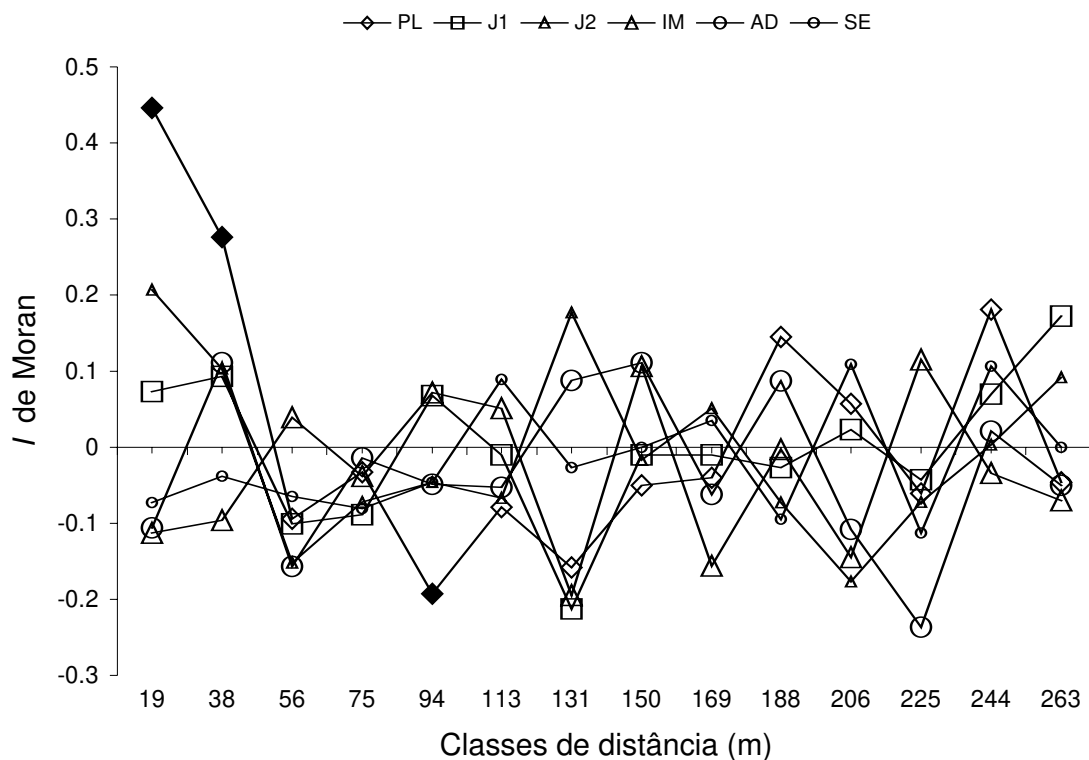


FIGURA 3. Correlograma espacial das densidades de plântulas (PL), jovens 1 (J1), jovens 2 (J2), imaturos (IM), adultos (AD) e senis (SE). A abscissa corresponde ao limite superior de cada classe de distância. A décima quinta classe de distância não é mostrada, pois possui apenas sete pares de valores. Símbolos cheios indicam valores do coeficiente I de Moran significativos no nível de 5 por cento (para correlogramas globalmente significativos).

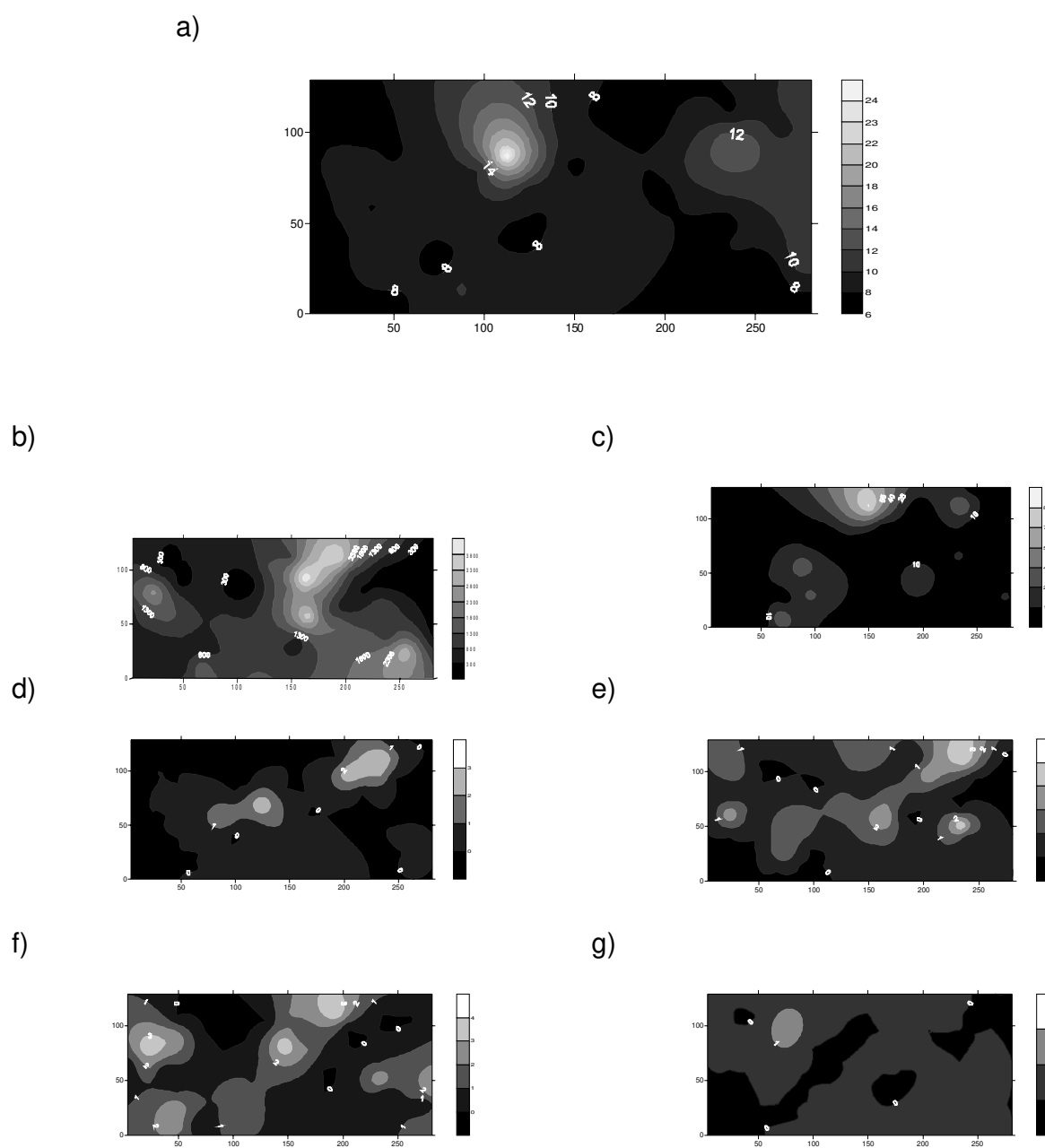


FIGURA 4. Distribuição da porcentagem de abertura do dossel (a) e do número de plântulas (b), jovens 1 (c), jovens 2 (d), imaturos (e), adultos (f) e senis (g) em 50 parcelas de 100 m² instaladas numa área de 270 x 120 m (3.24 ha) da floresta Ribeirão Cachoeira.

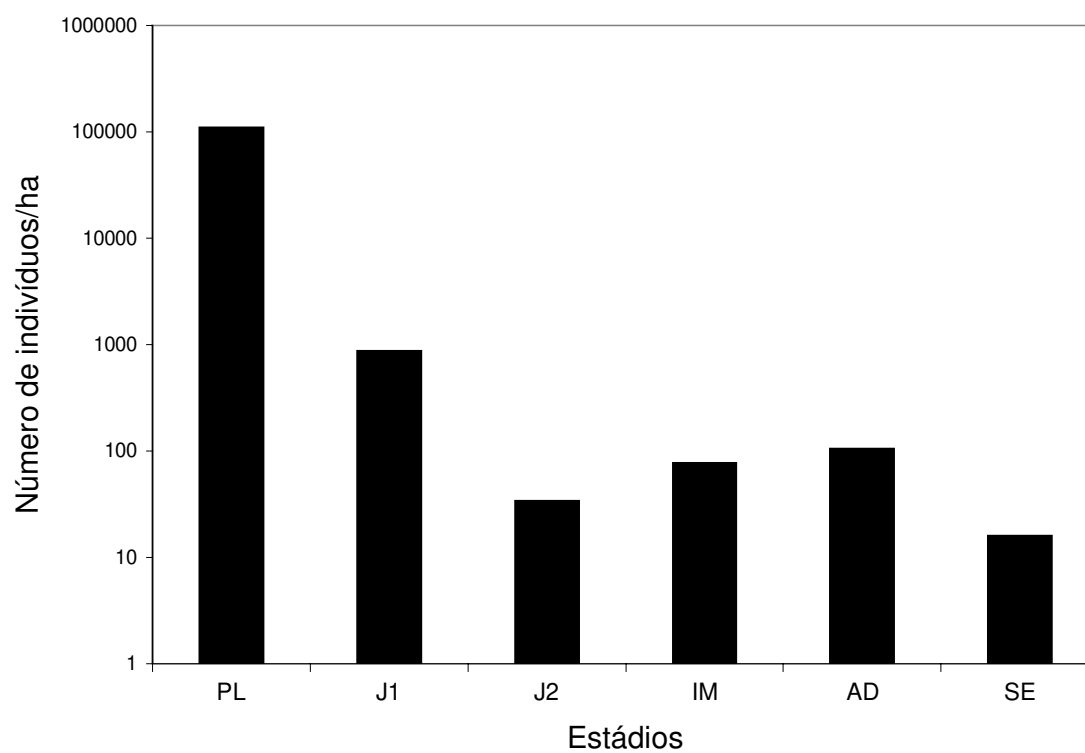


Figura 5. Estrutura de estádios ontogenéticos da população de *E. leiocarpa*. PL = plântula, J1 = jovem 1, J2 = jovem 2, IM = imaturo, AD = adulto e SE = senil.

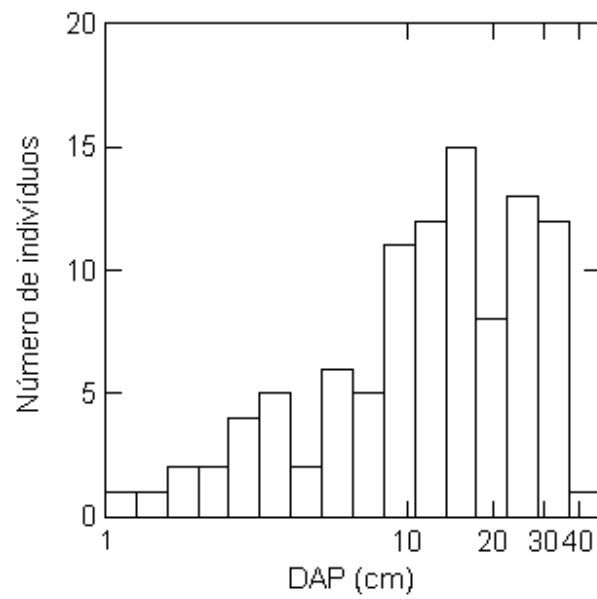


Figura 6. Distribuição do diâmetro à altura do peito (DAP) em escala logarítmica de todos os indivíduos com $DAP \geq 1\text{cm}$. *E. leiocarpa* apresentou coeficiente de assimetria negativo ($g_1 = -0.82$), indicando abundância de adultos e relativamente poucos indivíduos nas menores classes de diâmetro.

Tabela 1. Correlações parciais entre a mortalidade de plântulas (%) após 10, 20, 30, 45 e 65 dias do primeiro censo e a densidade inicial de plântulas, mantendo-se a abertura do dossel constante. Sendo, r_{parcial} = coeficiente de correlação parcial, P = significância das correlações e N = número de pares de valores das variáveis.

mortalidade x densidade	r_{parcial}	P	N
10 dias	0.184	0.237	44
20 dias	0.231	0.137	44
30 dias	0.235	0.129	44
45 dias	0.222	0.153	44
65 dias	0.147	0.348	44

Tabela 2. Correlações parciais entre a mortalidade de plântulas (%) após 10, 20, 30, 45 e 65 dias do primeiro censo e a abertura do dossel, mantendo-se a densidade de plântulas constante. Sendo, r_{parcial} = coeficiente de correlação parcial, P = significância das correlações e N = número de pares de valores das variáveis.

mortalidade x abertura do dossel	r_{parcial}	P	N
10 dias	-0.178	0.254	44
20 dias	-0.388	<0.010	44
30 dias	-0.405	<0.010	44
45 dias	-0.377	<0.050	44
65 dias	-0.264	0.087	44

Tabela 3. Correlações entre a densidade de diferentes estádios ontogenéticos de *E. leiocarpa* através do teste Mantel. *P* = significância da correlação (correção sequencial de Bonferroni).

<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	correlação	<i>P</i>
plântula x jovem 1	-0.124	0.985
plântula x jovem 2	-0.138	0.990
plântula x imaturo	-0.027	0.578
plântula x adulto (fase vegetativa)	-0.019	0.478
plântula x adulto (fase reprodutiva)	0.209	<0.010
plântula x senil	0.200	0.054
jovem 1 x jovem 2	0.115	0.152
jovem 1 x imaturo	0.114	0.119
jovem 1 x adulto (fase vegetativa)	0.174	0.076
jovem 1 x adulto (fase reprodutiva)	-0.086	0.966
jovem 1 x senil	-0.103	0.895
jovem 2 x imaturo	0.339	<0.010
jovem 2 x adulto (fase vegetativa)	-0.107	0.905
jovem 2 x adulto (fase reprodutiva)	-0.094	0.973
jovem 2 x senil	-0.084	0.785
imaturo x adulto (fase vegetativa)	0.043	0.280
imaturo x adulto (fase reprodutiva)	-0.034	0.606
imaturo x senil (fase reprodutiva)	0.019	0.366
adulto (fase vegetativa) x adulto (fase reprodutiva)	0.138	0.047
adulto (fase vegetativa) x senil	0.026	0.335
adulto (fase reprodutiva) x senil	0.255	0.015

Tabela 4. Correlações entre a densidade dos diferentes estádios ontogenéticos de *E. leiocarpa* e a porcentagem de abertura do dossel (transformada em arco seno da raiz quadrada) através do teste Mantel. *P* = significância da correlação.

densidade x abertura do dossel	correlação	<i>P</i>
plântula	0.054	0.161
jovem 1	-0.073	0.793
jovem 2	-0.038	0.519
imaturo	-0.072	0.771
adulto	-0.028	0.521
senil	-0.055	0.600

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os critérios macromorfológicos utilizados neste estudo permitiram distinguir seis estádios ontogenéticos na população de *Esenbeckia leiocarpa* – plântula, jovem 1, jovem 2, imaturo, adulto e senil – que, por sua vez, forneceram uma boa base para as análises alométricas e da estrutura da população. A pouca sobreposição de tamanho entre os estádios sugere que tanto a altura quanto o diâmetro podem auxiliar na identificação dos estádios ontogenéticos desta espécie, sendo que o surgimento de certas estruturas parece só ocorrer após a planta atingir um tamanho mínimo. O maior diâmetro das plântulas quando comparado ao estágio seguinte jovem 1, deve-se, provavelmente, ao maior grau de hidratação das primeiras, visto que não foram observadas reservas de nutrientes em cortes do caule das plântulas.

Altura máxima e status sucessional parecem ser características importantes associadas ao padrão de alocação de recursos ao longo da ontogenia, porém, são necessários estudos adicionais que contemplem outras espécies comuns nas florestas estacionais semidecíduas. A altura máxima, por exemplo, apresenta uma boa correlação com outras características associadas à forma dos indivíduos tais como o diâmetro da copa e a profundidade da copa (Kohyama *et al.* 2003, Poorter *et al.* 2003).

A presença de indivíduos dos mais variados tamanhos ou estádios ontogenéticos (desde plântulas até senis), indica que a população é relativamente antiga e está se regenerando no local.

E. leiocarpa apresentou características de intolerância à sombra tais como a presença de relativamente poucos indivíduos jovens e alta mortalidade de plântulas. As mudanças observadas no padrão espacial ao longo da ontogenia indicam que a

mortalidade é diferenciada no espaço, sendo a abertura do dossel uma variável importante atuando na mortalidade de plântulas.

Porém, *E. leiocarpa* apresentou também algumas características morfológicas relacionadas a espécies que crescem lentamente sob o dossel da floresta, como, por exemplo, madeira densa e um modelo arquitetural que otimiza a captação de luz, favorecendo a sobrevivência dos indivíduos em ambientes menos iluminados (Hallé *et al.* 1978). Além disso, poucos ou nenhum representante da espécie foi encontrado em clareiras (maiores que 100 m²). Indivíduos jovens e imaturos, por exemplo, foram encontrados tanto em locais com relativamente baixos valores de abertura de dossel quanto em locais mais abertos, indicando que a regeneração pode ocorrer em diferentes condições de abertura de dossel ou luminosidade (Condit *et al.* 1992). A análise da arquitetura dos indivíduos segundo o sistema de Torquebiau (1986) corrobora esta hipótese.

Essa relativa flexibilidade ecológica permite que a espécie ocupe ambientes diferentes dentro da floresta, de forma que *E. leiocarpa* pode ser uma boa opção na recuperação de áreas degradadas. Sugerimos a utilização de mudas em estádios ontogenéticos a partir de jovem 1, uma vez que na transição plântula-jovem 1 ocorre um grande “efeito gargalo” representando um momento crítico no ciclo de vida desta espécie. Para fins de manejo populacional, vale a pena ressaltar que as transições mais problemáticas ocorrem até o estágio jovem 2, período que demandaria maior atenção por parte do pesquisador.

Novos estudos que contemplem a análise da estrutura populacional bem como os fatores ambientais em diferentes localidades são necessários para uma melhor compreensão dos fatores que influenciam nos processos populacionais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CONDIT, R., S. P. HUBBELL, & R. B. FOSTER. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140: 261-286.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, & P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forests: An architectural analysis*. Springer-Verlag, New York.
- KOHYAMA, T., E. SUZUKI, T. PARTOMIHARDJO, T. YAMADA, & T. KUBO. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91: 797-806.
- POORTER, L., F. BONGERS, F. J. STERCK, & H. WOLL. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84: 602-608.
- TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2: 301-325.