

Trabalho de Conclusão de Curso

**Desempenho de plântulas de duas espécies arbóreas
(*Rudgea jasminoides* e *Guapira opposita*) transplantadas
sob uma palmeira de sub-bosque (*Lytocaryum hoehnei*)
num fragmento de Mata Atlântica**

Aluno: Marcel Caritá Vaz

Orientador: Alexandre Adalardo de Oliveira

Departamento de Ecologia

Instituto de Biociências

Universidade de São Paulo

Junho de 2008

À professora Aparecida Alice Guzzi Campos

Resumo

O presente trabalho consiste de um experimento realizado no interior da mata (fragmento de Mata Atlântica ombrófila densa situado em Piedade, SP) onde 864 plântulas de duas espécies de árvores (*Guapira opposita* e *Rudgea jasminoides*) foram transplantadas debaixo de palmeiras de sub-bosque da espécie *Lytocaryum hoehnei*. O desenho experimental escolhido foi o fatorial de blocos randômicos (com quadrados de 0,25m² como unidade amostral), envolvendo a manipulação de três fatores: luz, camada de serrapilheira e competição subterrânea, que suspeita-se sejam alterados por essa palmeira. Os tratamentos consistiam em remover as folhas da palmeira, substituir a serrapilheira por fina camada de plástico e cavar trincheiras entre as palmeiras e os quadrados. Para medir o desempenho das plântulas foram calculados os aumentos relativos médios do diâmetro basal do caule, da altura e do número de folhas, a variação média no índice de dano foliar e a taxa de mortalidade para cada um dos quadrados entre os meses de fevereiro e junho de 2008. A análise das variâncias entre os tratamentos revelou que apenas *G. opposita* respondeu ao fator luz quanto ao crescimento em altura e ao aumento do número de folhas, embora o desempenho das duas espécies tenha sido pior na sombra. Não houve correlação entre danos foliares e queda de crescimento ou mortalidade, ou seja, a pressão de herbivoria e de ataque de patógenos foi a mesma para ambas as espécies. Concluímos que essa espécie de palmeira realmente pode estar agindo como um filtro de diversidade, inibindo o estabelecimento das plântulas de certas espécies sob sua copa.

Introdução

Árvores de florestas tropicais enfrentam ao longo de suas vidas uma enorme variedade de situações potencialmente letais, mas é nos estágios iniciais de seu ciclo de vida que elas são mais vulneráveis (Clark & Clark 1991). Fenner, em 1987, advertiu que havia uma grande lacuna nos trabalhos de então a respeito de quem eram os agentes causadores da alta mortalidade enfrentada pelas plântulas, que devia ser maior nos estágios entre a germinação e a emergência. Parece que a advertência de Fenner surtiu efeito, pois hoje dispomos de uma lista enorme desses agentes e fatores.

Os principais desses fatores, apontados como determinantes no desempenho das plântulas, são: o ambiente de luz, citado em quase todos os trabalhos (Augspurger 1984a e b, Augspurger & Kelly 1984, Nicotra *et al.* 1999, Souza & Válio 2001 e 2003, Duz *et al.* 2004, Montgomery 2004), a quantidade de serrapilheira no solo (Molofsky & Augspurger 1992, Farris-Lopez *et al.* 2004), o tamanho da semente (Souza & Válio 2001, Farris-Lopez 2004, Baraloto *et al.* 2005a), eventos climáticos estocásticos como inundações, incêndios e secas ou de ciclos muito longos (Connell & Green 2000, Delissio & Primack 2003), dano físico provocado pela queda de folhas, galhos ou troncos (Clark & Clark 1991, Scariot 2000), herbivoria (Eichhorn *et al.* 2006), dispersão dos propágulos e densidade das plântulas (Augspurger 1984a, Augspurger & Kelly 1984, De Steven 1994, Connell & Green 2000), disponibilidade de nutrientes e tipo de solo (Farris-Lopez *et al.* 2004, Eichhorn *et al.* 2006), alelopatia (Farris-Lopez *et al.* 2004), potencial e velocidade de crescimento (Augspurger & Kelly 1984), ataque de patógenos (Augspurger 1984a, Augspurger & Kelly 1984) e até o tipo de cotilédone (Kitajima 2003) e a data de germinação (Fowler 1988).

A descoberta dos fatores envolvidos, contudo, não foi acompanhada pela contrapartida experimental, onde tais fatores fossem devidamente controlados e testados, como sugere Nicotra *et al.* (1999). O resultado é que hoje temos uma miríade de agentes responsáveis pela grande mortalidade das plântulas, porém pouco se sabe sobre a importância de cada um ou das interações entre eles.

Há inclusive vários trabalhos envolvendo a interação entre um ou mais desses fatores em função do desempenho de plântulas. Um exemplo clássico são os trabalhos de Augspurger (1984a) e Augspurger & Kelly (1984), onde foi possível traçar a relação entre o ataque de plântulas por fungos patógenos e a amplitude de dispersão das sementes pela árvore parental (o primeiro mostrou-se inversamente proporcional ao segundo). Outros trabalhos como este tentam desvendar as relações entre, por exemplo, herbivoria e espécie da plântula (Eichhorn *et al.* 2007), herbivoria e competição (Rees & Brown 1992), herbivoria e ataque de patógenos e camada de serrapilheira (Garcia-Guzmán

& Benitez-Malvido 2003), serrapilheira e competição (Facelli 1994), luz e serrapilheira (Vázquez-Yanes *et al.* 1990).

Uma constante que é facilmente observada nesses trabalhos é que o padrão de variação desses fatores se dá numa escala muito pequena (Molofsky & Augspurger 1992, Forget 1997, Nicotra *et al.* 1999, Scariot 2000, Baraloto & Goldberg 2004, Montgomery 2004), e são fundamentais na criação de inúmeros micro-habitats que se distribuiriam pela floresta formando um grande mosaico. Fenner (1987) já havia postulado que a melhor estratégia de sobrevivência de uma plântula num ambiente tão imprevisível seria o desenvolvimento de uma grande plasticidade fenotípica.

Estudos como o de Montgomery (2004) nos mostram que a composição da vegetação, em especial da de sub-bosque pode ser crucial na determinação dos ambientes de luz no chão da floresta e dessa forma afetar significativamente a performance das plântulas. Certas espécies, como demonstrou Torti *et al.* (2001), podem alterar de tal forma o ambiente debaixo de suas copas, através do sombreamento, do acúmulo de serrapilheira e da escassez de nutrientes no solo, que pouca ou nenhuma plântula consegue ali se estabelecer ou sobreviver. É o que pode estar ocorrendo debaixo de palmeiras de *Lytocaryum hoehnei*, que formam grandes manchas monodominantes (obs. pess.) em alguns dos fragmentos de Floresta Atlântica do Planalto Paulista (Piedade, SP).

Palmeiras, aliás, são muito abundantes no sub-bosque de florestas tropicais podendo chegar a compor 70% desse estrato (Farris-Lopez *et al.* 2004), como é o caso da palmeira *Bactris elegans* na parcela KM41 na Amazônia (Montgomery 2004), por exemplo. Em alguns trabalhos envolvendo palmeiras (Denslow *et al.* 1991, Farris-Lopez 2004, Wang & Augspurger 2004) verificou-se que embaixo delas a densidade de plântulas era significativamente menor e atribuíram a isso vários fatores entre eles a baixa disponibilidade de luz, embora ela sozinha não explicasse muito bem o fenômeno; citaram também a quantidade supra-normal de serrapilheira, podendo esta constituir desde barreira física para a emergência das plântulas até um meio de facilitar o ataque de patógenos, uma vez que essa matéria orgânica reteria mais umidade além de poder ser fonte de compostos alelopáticos (Farris-Lopez *et al.* 2004). De fato há evidências de que há um acúmulo diferencial de serrapilheira sobre palmeiras pequenas (Vasconcelos 1990, por exemplo). Além disso, o dano físico provocado pela queda das grandes folhas de palmeiras foi o responsável por 25% das mortes de plântulas no estudo de Clark & Clark (1991).

Assim, baseando-se em trabalhos como o de Denslow *et al.* (1991), Farris-Lopez *et al.* (2004), Eichhorn *et al.* (2006), entre outros, propomos aqui um experimento que lide com o efeito de palmeiras de pequeno porte no crescimento e sobrevivência de plântulas sob suas copas. Para tanto foram escolhidos alguns fatores com os quais trabalhar: sombreamento, quantidade e qualidade de serrapilheira e competição subterrânea por nutrientes e água, causados direta ou indiretamente pela

simples presença da palmeira. Como plântulas consideraremos indivíduos recém-germinados e que ainda não tenham se estabelecido.

Justificativa

Os padrões de mortalidade e recrutamento de plântulas podem afetar fortemente o padrão de distribuição dos adultos no hábitat (Augspurger 1984a, Clark 1986, Connell & Green 2000). E apesar dessa sua importância na dinâmica das populações e comunidades de árvores tropicais, poucos trabalhos de longo prazo com o estabelecimento, crescimento e mortalidade de plântulas recém-recrutadas foram feitos em florestas tropicais (Connell & Green 2000). Vários estudos multi-fatoriais envolvendo plântulas de árvores têm sido desenvolvidos (e. g., Osunkoya *et al.* 1992, Baraloto *et al.* 2005b, Eichhorn *et al.* 2006), porém não encontramos nenhum que envolvesse os fatores que sugerimos aqui.

No Brasil, apesar de haver vários estudos com plântulas (e. g., Souza & Válio 2001 e 2003, Duz *et al.* 2004), há poucos enfocando o impacto que palmeiras de sub-bosque podem causar na regeneração de espécies arbóreas, e estudos desse tipo seriam fundamentais em programas de manejo de áreas de floresta em regeneração, por exemplo.

Finalmente, este trabalho se insere no Projeto “Fragmentação de florestas e sua influência na demografia e diversidade de árvores no Planalto Atlântico de São Paulo” aprovado pela FAPESP (Processo n. 2006/56054-8) e coordenado pelo Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira. Além disso, a área de estudo é a mesma do Projeto “Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo – II” selecionada pela equipe do Laboratório de Ecologia da Paisagem e Conservação (LEPaC) do IBUSP, sob a coordenação do Prof. Dr. Jean Paul Metzger.

Objetivos

Do presente trabalho espera-se que responda às seguintes questões:

1. O impacto da palmeira influencia negativamente o desempenho das plântulas?
2. Qual a hierarquia de importância entre os três fatores estudados (luz, serrapilheira e competição subterrânea) para as plântulas, ou seja, qual desses fatores é capaz de alterar mais drasticamente o seu desempenho?
3. Há interações entre esses fatores?
4. Há diferenças na resposta das plântulas entre as duas espécies estudadas?

Hipóteses

Tomando como ponto de partida as teorias gerais geradas até o momento é possível fazermos algumas previsões:

1. As plântulas dos quadrados submetidos aos tratamentos terão melhor desempenho do que as plântulas nos quadrados controles, uma vez que supõem-se que a palmeira tem efeito negativo no desempenho das plântulas;
2. O sombreamento será o principal fator envolvido na performance das plântulas, seguido pela competição subterrânea e pela camada de serrapilheira;
3. Haverá interação entre os fatores, ou seja, seu efeito conjunto não será apenas soma de seus efeitos isolados;
4. Espera-se que *R. jasminoides* seja mais sensível aos fatores competição e serrapilheira e *G. opposita*, ao fator luz, com base nas características de cada espécie.

Materiais e métodos

Área de estudo

A área de estudo localiza-se no Planalto Atlântico Paulista, mais especificamente no Planalto de Ibiúna, constituindo-se numa paisagem fragmentada que apresenta 42% de cobertura florestal. Foi escolhido um fragmento em estágio avançado de regeneração e de tamanho médio (115,9ha), situado nos limites de uma propriedade particular, a Fazenda Theomar (Piedade, SP). (Figura 1.)

Essa região, situada acima das Serras do Mar e de Paranapiacaba, está sob embasamentos cristalinos, entre 800 e 1.100 m.n.m. (Ponçano *et al.* 1981). O clima, segundo a classificação de Köppen é do tipo Cfb, nas maiores altitudes, ou Cfa, mais próximo da Depressão Periférica, sendo a precipitação média anual em torno de 1.300 mm (Sabesp 1997). A vegetação florestal que cobria originalmente a região é classificada como Floresta Ombrófila Densa Montana (Veloso *et al.* 1991).

Descrição das espécies

A espécie de palmeira escolhida foi a *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) porque é uma planta muito abundante na área de estudo, chegando a formar grandes manchas coesas e homogêneas dentro da mata (obs. pess.). É uma palmeira de sub-bosque restrita aos arredores da cidade de São Paulo, SP, em florestas de topo de morro, entre 800 e 1000m de altitude (Henderson *et al.* 1995 apud Ferraz 2004). Os adultos possuem estipe solitário e podem chegar a 5m de altura (Ferraz 2004).

As espécies arbóreas escolhidas foram *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll.Arg. (Rubiaceae) e *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) pela sua abundância na área de estudo e também porque está sendo um dos alvos do projeto de dinâmica populacional anteriormente citado. *R. jasminoides* é uma árvore de sub-bosque de pequeno porte muito comum em formações florestais (Souza & Lorenzi 2005). *G. opposita* é tipicamente uma árvore de sub-dossel, mas que pode chegar ao dossel (Reitz 1970), especialmente em áreas alteradas (obs. pess.).

As duas espécies são zoocóricas e são classificadas ora como umbrófilas (Catharino *et al.* 2006) ora como secundárias tardias (Alves & Metzger 2006) na mesma região da área de estudo. Ambas possuem um vasto banco de plântulas no chão da mata (obs. pess.), suas sementes são pequenas (sendo a da *R. jasminoides* um pouco menor que a da *G. opposita*) e suas plântulas possuem cotilédones epígeos, foliáceos e persistentes.

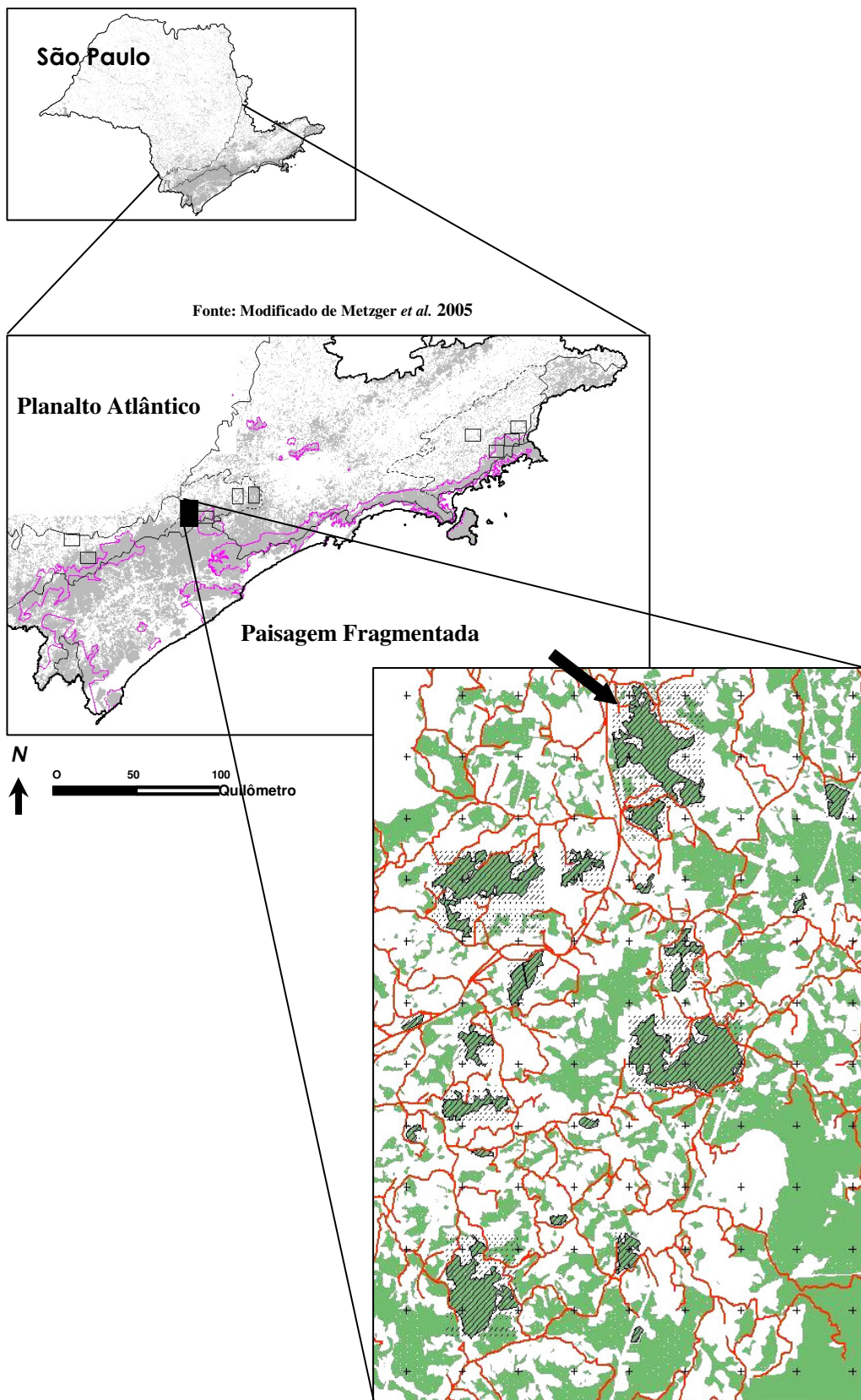
Escolha dos locais do experimento

Em função da distribuição altamente agregada que apresentam (obs. pess.), torna-se muito difícil tomar uma palmeira isoladamente e como os fatores estudados (serrapilheira, luz e competição subterrânea) variam numa escala espacial muito pequena no interior da floresta, instalamos as réplicas experimentais no interior das manchas que essas palmeiras formam. Foram escolhidas, pelo método de procura ativa, pelo menos seis manchas distanciadas entre si em pelo menos 50m a fim de se evitar qualquer dependência espacial entre os blocos. As manchas escolhidas estão ao largo da trilha principal do fragmento florestal. Em cada mancha só foram utilizadas plântulas de uma espécie.

Desenho experimental

O desenho experimental foi elaborado seguindo-se os preceitos de Krebs (1998), i. e., foi construída uma tabela (tabela 1) com todas as combinações possíveis entre os fatores testados (sombreamento, competição e serrapilheira), e como estes tinham apenas dois níveis (presença/ausência), o resultado foi a elaboração de oito diferentes tratamentos. A justificativa para esse desenho fatorial seria a de permitir uma posterior análise de variância entre as unidades amostrais, análise essa que será feita com o auxílio de Underwood (1997). Ele também permite a quantificação das interações desses fatores entre si.

O modelo de amostragem escolhido foi o que Krebs (1998) chama de desenho de blocos aleatórios, i. e., as unidades amostrais (no caso oito) ficam agrupadas em blocos, onde não há repetição de tratamentos, e a posição desses blocos no espaço é que é aleatoriamente definida.



Fonte: Laboratório de Ecologia da Paisagem e Conservação (LEPaC) do IBUSP.

Figura 1. Localização do Planalto Atlântico no estado de São Paulo, da paisagem fragmentada neste e do fragmento estudado (seta), localizado no município de Piedade.

Apesar desse posicionamento não ter sido aleatório no nosso caso, consideramos ser a distância entre os blocos muito grande (50m) em relação à escala em que foi feito o experimento (área inferior a 10m²), evitando, em tese, um enviesamento da amostragem. Nossa unidade amostral corresponderá a um quadrado no solo da floresta, dentro do qual serão transplantadas as plântulas.

Nesse experimento foram feitos seis blocos (réplicas) para cada uma das duas espécies, com oito tratamentos em cada bloco; como em cada quadrado foram transplantadas nove plântulas, o número final de indivíduos foi de 864, ou seja, 432 de cada espécie.

Tabela 1. Nome dos oito tratamentos criados com base em cruzamentos dos três fatores que serão manipulados (luz, serrapilheira, competição subterrânea); a sigla de cada quadrado contém a descrição do procedimento que será utilizado; (+) indica presença de um fator e (-) indica supressão do mesmo; L = quadrado iluminado; S = quadrado sombreado; t = quadrado com trincheira; p = quadrado com serrapilheira artificial.

Fatores	LUZ	Controle (L-)		Retirada das folhas da palmeira (L+)	
	SERRAPILHEIRA	Controle (S+)	Substituição (S-)	Controle (S+)	Substituição (S-)
COMPETIÇÃO	Controle (C+)	Sc	Sp	Lc	Lp
SUBTERRÂNEA	Trincheira (C-)	St	Stp	Lt	Ltp

Em cada mancha, duas palmeiras de porte semelhante foram escolhidas e sob a copa de cada uma quatro quadrados foram instalados (figura 2). Os quadrados têm área equivalente a 0,25m² para que ocupassem uma área pequena minimizando a variação ambiental. A densidade das sementes pode alterar a taxa de mortalidade das plântulas (e. g., Augspurger 1984a, Augspurger & Kelly 1984, Connel & Green 2000), por isso a escolha de nove plântulas por quadrado, estando as plântulas aproximadamente 10cm distantes umas das outras. Da área de cada quadrado foi retirada toda a vegetação (herbáceas, plântulas, etc) bem como detritos (troncos e galhos caídos), antes do plantio das plântulas.

Tratamentos

Os tratamentos constituíram-se de pequenas instalações e/ou intervenções que visam isolar os fatores escolhidos (sombreamento, serrapilheira e competição) e também combiná-los gradualmente.

Para se isolar o efeito do sombreamento as folhas da palmeira que estiverem sobre os quadrados *Lc*, *Lt*, *Lp* e *Ltp*, serão amarradas umas às outras, de forma a permitir uma maior iluminação das plântulas; os quadrados *Sc*, *St*, *Sp* e *Stp* serão o controle para esse tratamento. Para anular a competição subterrânea foram feitas trincheiras de pelo menos 40cm de profundidade e 2cm de largura entre os quadrados *Lt*, *Ltp*, *St* e *Stp*, e a palmeira. Por fim, para retirarmos o efeito da serrapilheira, nos quadrados *Lp*, *Ltp*, *Sp* e *Stp* toda a serrapilheira encontrada no solo foi removida e

em seu lugar foi adicionado uma fina camada de plástico preto (saco de lixo doméstico), de forma muito parecida com feita por Sydes & Grime (1981). A queda de folhas da palmeira, sabidamente um fator importante na mortalidade das plântulas, foi evitada através da retirada constante das folhas secas.

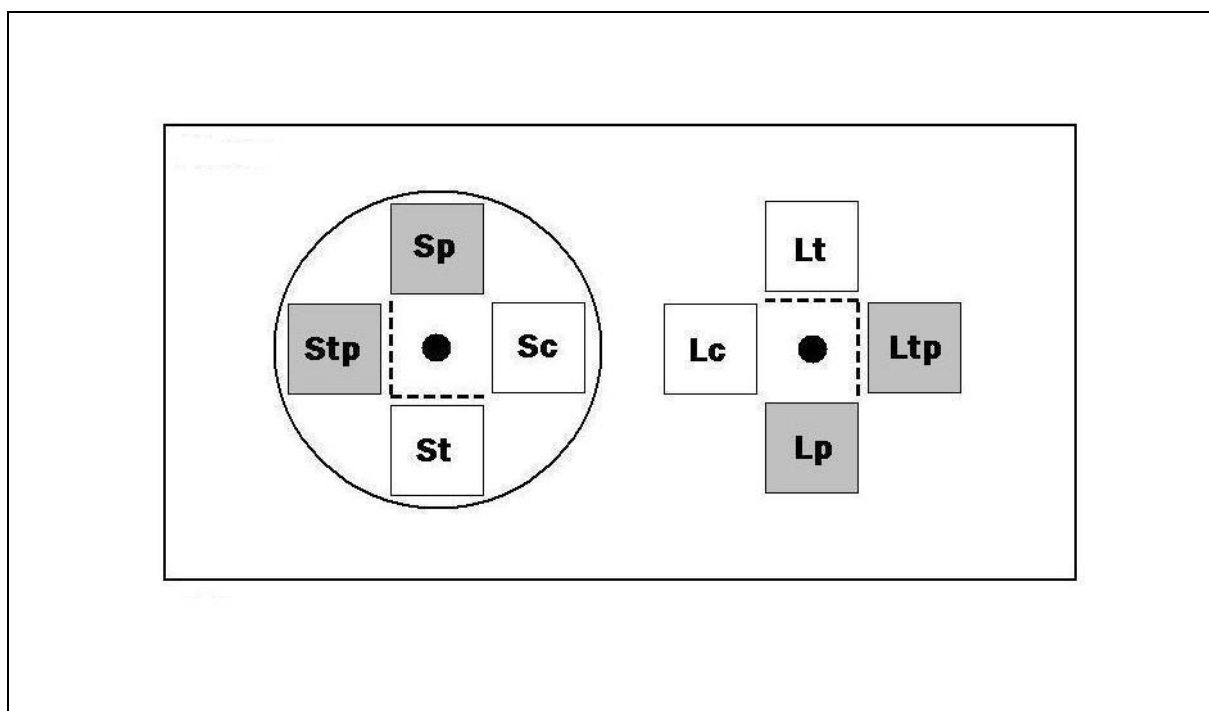


Figura 2. Desenho experimental detalhando os tratamentos a que cada um dos oito quadrados de cada bloco foram submetidos e as siglas que receberam; o quadrado representa a unidade amostral; o círculo fechado simboliza o centro (caule) da palmeira; o círculo aberto é a área da copa projetada no chão; linhas tracejadas indicam trincheiras cavadas no chão; e a cor cinza sinaliza os quadrados em que a serrapilheira foi substituída por pedaços de plástico inertes.

Transplantes

As plântulas utilizadas foram coletadas nos arredores mesmos dos blocos; essa coleta foi feita manualmente desenterrando-as do solo, tomando-se sempre o cuidado de descartar aquelas cujas raízes fossem muito danificadas. Só foram coletadas plântulas que ainda possuíssem os dois cotilédones intactos e de preferência ainda sem folhas, um modo de padronizar a amostragem e também garantir que aquelas plântulas haviam germinado recentemente. Como é praxe em trabalhos desse tipo (Eichhorn *et al.* 2006, por exemplo), as plântulas que após um mês morreram (entre janeiro e fevereiro de 2008) foram substituídas e a partir de então foram feitas as medidas. (a mortalidade entre janeiro e fevereiro foi de apenas 5% para *G. opposita* e de 4% para *R. jasminoides*).

Monitoramento, medições e taxas de crescimento, herbivoria e mortalidade

O monitoramento tem sido feito mensalmente desde fevereiro de 2008 (data dos últimos transplantes), apesar de em maio só havermos coletado os dados referentes ao índice de dano foliar, número de folhas e mortalidade.

Essa alta frequência de visitas inicial é uma forma de contornar o problema levantado por Fenner (1987) de que era impossível se identificar as causas da morte de plântulas (muito alta nos primeiros estágios) com intervalos muito longos entre as observações. Nessas visitas serão calculadas a sobrevivência e o crescimento das plântulas em cada um dos quadrados. A primeira variável será medida a partir do cálculo da taxa de mortalidade (TM). Neste trabalho, porém, só serão trabalhados os dados referentes ao intervalo de tempo entre fevereiro e junho de 2008, já que se constatou bem pouca alteração de um mês para o outro.

As medidas escolhidas para descrever o crescimento das plântulas foram o diâmetro à altura do solo (*DAS*), a altura a partir do solo (*H*) e o número de folhas (*NF*). Foi calculado também o índice de dano foliar (*IDF*), modificado a partir de Dirzo & Domingues (1995 apud Benitez-Malvido *et al.* 1999), onde para cada folha se dá um valor (área estimada em porcentagem do dano em relação à área total da folha) que vai de 0 a 5 (representam respectivamente, 0%, 1-6%, 6-12%, 12-25%, 25-50% e 50-100% de dano foliar), valores esses que são calculados pela seguinte fórmula:

$$IDF = \sum n_i (C_i) / N$$

Onde C_i é o ponto mediano de cada categoria ($C_1 = 3,5\%$, $C_2 = 9\%$, $C_3 = 18,5\%$, $C_4 = 37,5\%$ e $C_5 = 75\%$), n_i é o número de folhas na categoria i e N é o número total de folhas da planta. Este é um método de se estimar a herbivoria sofrida pela planta e também danos causados nas folhas por outros agentes como fungos, patógenos etc. Por danos consideramos qualquer área da superfície foliar que não seja fotossintetizante ou que tenha sido fisicamente retirada. Finalmente, a taxa de mortalidade (*TM*) será calculada como a porcentagem de mortos encontrada até então.

Cada quadrado terá um valor único de crescimento, herbivoria e mortalidade, ou seja, para cada quadrado será calculada a média das medidas das nove (ou menos) plântulas. As taxas de crescimento serão feitas com base na diferença relativa entre os dois tempos analisados, conforme as fórmulas:

$$DAS' = (DAS_{final} - DAS_{inicial}) / DAS_{inicial}$$

$$H' = (H_{final} - H_{inicial}) / H_{inicial}$$

$$NF' = (NF_{final} - NF_{inicial}) / NF_{inicial}$$

de modo que esses valores estarão na forma de porcentagens.

A variação no *IDF* foi feita simplesmente subtraindo-se do valor final o inicial, pois este é um dado que já está na forma de porcentagem:

$$IDF' = IDF_{final} - IDF_{inicial} .$$

Análise dos dados

O primeiro passo para se analisar os dados será rodar um teste de análise multivariada de variância (MANOVA), com a ajuda do programa de estatística Statistica 6.0; nesse teste será averiguada a significância das diferenças encontradas entre os diversos tratamentos no que diz respeito às cinco variáveis analisadas (*DAS*, *h*, *nF*, *IDF* e *TM*). Em seguida será realizado o teste de Wilks, que mostra, no caso de significância, qual dos fatores é o responsável.

As análises de variâncias serão ajustadas para considerar o desenho em blocos e o fato de os fatores serrapilheira e competição estarem aninhados dentro do fator luz (ver figura 2). Nesse tipo de desenho desconsidera-se o efeito espacial (representado pelo fator “bloco”) e também as possíveis interações bloco e os demais fatores (Gotelli & Ellison 2004).

No caso de resultado significativo, será feito um teste de homogeneidade de variâncias (teste de Levene), pois a heterogeneidade de variâncias entre os grupos testados tende a inflar o erro tipo I ou α (Underwood 1997). Se o teste de Levene der significativo para alguma das variáveis, então os dados daquela variável serão log-transformados e os testes, repetidos.

Para cada variável que se mostrar sensível aos tratamentos ($\alpha \leq 5$), será feita uma análise da variância (ANOVA) separadamente a fim de detectar melhor a significância de cada um dos fatores (luz, serrapilheira e competição).

Para se testar as diferenças entre as duas espécies serão feitos testes-t (de Student) entre as médias das diversas variáveis. No caso de heterogeneidade de variâncias o teste U de Mann-Whitney (não paramétrico) será utilizado. Para se testar os fatores isoladamente serão feitos testes de Wilcoxon para amostras pareadas; o arranjo dos testes ficará assim: *Sc* x *Lc* (luz), *Sc* x *Sp* (serrapilheira) e *Sc* x *St* (competição).

Adicionalmente serão feitas algumas correlações entre as variáveis medidas, com o objetivo maior de verificar se os danos causados por herbívoros e patógenos se prestam a explicar as taxas de mortalidade. E, finalmente, para se checar a confiabilidade dos dados, foi calculado o erro de medida através da repetição de mais de cem medições para as variáveis *DAS*, *h* e *IDF* (tabela 7 – apêndice).

Resultados

Tratamentos

Os resultados obtidos para cada combinação entre os tratamentos (L, S e C) estão resumidos na tabela 2.

Tabela 2. Médias (\pm desvio padrão) de crescimento, variação do dano foliar e taxa de mortalidade apresentadas pelas plântulas em cada tipo de tratamento (representado pelo nome do quadrado) entre os meses de fevereiro e junho de 2008.

Quadrados	Lc	Lp	Lt	Ltp	Sc	Sp	St	Stp
Tratamentos	L+S+C+	L+S-C+	L+S+C-	L+S-C-	L-S+C+	L-S-C+	L-S+C-	L-S-C-
<i>G. opposita</i>								
DAS'	6,9(\pm 7,5)	4,8(\pm 5,3)	-0,2(\pm 5,5)	5,2(\pm 8,2)	3,9(\pm 7,3)	4,4(\pm 3,6)	3,8(\pm 5,9)	3,3(\pm 6,6)
H'	17,1(\pm 14,0)	15,1(\pm 9,8)	15,2(\pm 5,7)	21,3(\pm 11,5)	5,8(\pm 9,4)	4,6(\pm 8,3)	11,7(\pm 5,4)	5,3(\pm 3,5)
NF'	4,3(\pm 6,7)	21,2(\pm 24,2)	9,2(\pm 15,6)	10,0(\pm 16,2)	-16,4(\pm 21,2)	-5,3(\pm 21,0)	0,1(\pm 18,3)	-8,8(\pm 15,7)
IDF'	2,9(\pm 3,1)	0,9(\pm 4,7)	-1,0(\pm 5,2)	0,7(\pm 3,0)	2,2(\pm 3,2)	1,6(\pm 3,3)	2,1(\pm 1,7)	-1,5(\pm 7,8)
TM	18,5(\pm 20,0)	18,5(\pm 24,6)	13,0(\pm 10,0)	5,6(\pm 8,5)	33,3(\pm 20,3)	7,4(\pm 8,3)	16,7(\pm 15,4)	37,0(\pm 29,2)
<i>R. jasminoides</i>								
DAS'	7,8(\pm 3,3)	6,9(\pm 4,8)	9,2(\pm 4,6)	10,2(\pm 4,2)	9,9(\pm 4,0)	5,5(\pm 5,8)	5,9(\pm 4,7)	8,8(\pm 5,1)
H'	33,1(\pm 21,2)	23,5(\pm 15,7)	21,3(\pm 13,6)	25,7(\pm 14,8)	21,0(\pm 10,2)	17,0(\pm 14,5)	12,5(\pm 6,00)	16,4(\pm 17,1)
NF'	16,8(\pm 27,4)	24,5(\pm 34,8)	15,4(\pm 34,0)	20,5(\pm 26,0)	1,8(\pm 6,9)	1,2(\pm 9,7)	10,6(\pm 16,4)	-3,3(\pm 6,8)
IDF'	2,4(\pm 0,9)	1,1(\pm 2,2)	0,9(\pm 2,8)	1,7(\pm 2,5)	1,8(\pm 1,8)	3,6(\pm 4,9)	-0,2(\pm 1,6)	1,8(\pm 1,4)
TM	7,4(\pm 5,2)	9,3(\pm 11,9)	24,1(\pm 24,4)	5,6(\pm 8,5)	9,3(\pm 10,0)	16,7(\pm 14,0)	18,5(\pm 8,3)	16,7(\pm 19,0)

Valores dados em porcentagem.

Análise das variâncias

Somente *G. opposita* apresentou desempenho diferencial entre os tratamentos, isso em relação ao crescimento em altura (MANOVA, $F = 3,04$; $p = 0,02$; g.l. = 5,42) e ao aumento do número de folhas (MANOVA, $F = 2,53$; $p = 0,04$; g.l. = 5,42). Não houve heterogeneidade de variâncias entre os grupos testados quanto a essas duas variáveis (teste de Levene, $F = 1,36$; $p = 0,27$; g.l. = 3,44 ; e $F = 1,76$; $p = 0,17$; g.l. = 3,44 , para *H'* e *NF'*, respectivamente), o que confirma o resultado da MANOVA. Finalmente, apenas o fator luz foi o responsável pelas diferenças observadas (teste de Wilks, $F = 3,70$; $p < 0,01$; g.l. = 5,38). ANOVAs feitas para *H'* e *NF'* isoladamente revelaram uma significância ainda maior para o fator luz ($F = 13,14$; $p < 0,001$; g.l. = 1,42 ; e $F = 10,64$; $p = 0,002$; g.l. = 1,42). Para um melhor detalhamento dos resultados desses testes

ver tabelas 8, 9 e 10 (Apêndice). A comparação a posteriori entre as combinações possíveis dos tratamentos revelou que somente diferem aqueles que manipularam a luz (tabela 3).

Para *R. jasminoides* não houve uma resposta muito evidente ao experimento, pelo menos até o momento. (Para mais detalhes ver tabela 9 no Apêndice.)

Tabela 3. Análise *a posteriori* dos fatores envolvidos no experimento para *G. opposita*. Valores de p do teste de Fisher (LCD) para as variáveis H' e NF' (g.l. = 42), sendo que os fatores serrapilheira (SP) e competição subterrânea (CS) estão aninhados no fator luz (LUZ). L+, S- e C- referem-se aos tratamentos de retirada das folhas de palmeira, substituição da serrapilheira por camada de plástico e escavação de trincheira entre a palmeira e as plântulas, respectivamente, e L-, S+ e C-, aos seus respectivos controles.

H'	SP(LUZ)	L+ S+	L+ S-	L- S+	CS(LUZ)	L+ C+	L+ C-	L- C+
	L+ S-	0,62			L+ C-	0,59		
	L- S+	0,07	0,02*		L- C+	0,01*	<0,01*	
	L- S-	<0,01*	<0,01*	0,35	L- C-	0,07	0,02*	0,42
NF'	SP(LUZ)	L+ S+	L+ S-	L- S+	CS(LUZ)	L+ C+	L+ C-	L- C+
	L+ S-	0,70			L+ C-	0,70		
	L- S+	0,27	0,03*		L- C+	<0,01*	0,02*	
	L- S-	0,34	0,04*	0,99	L- C-	0,04*	0,09	0,43

Os valores de p significativos estão assinalados por (*).

Diferenças entre as espécies

No geral, as plântulas de *R. jasminoides* tiveram um melhor desempenho, tanto em termos de crescimento (DAS' , H' e NF' maiores), quanto de mortalidade (TM menor), embora tenham apresentado um padrão de respostas semelhante a *G. opposita* (figura 3). Quanto aos danos causados por herbívoros e patógenos, não houve ataque diferencial entre as duas espécies (tabela 4). Quando comparamos os desempenhos entre as espécies somente nos quadrados controle (Sc) e nos quadrados Lt houve diferenças significativas (testes U de Mann-Whitney: $p = 0,03$ para H' e $p = 0,04$ para DAS' , respectivamente; tabela 4, figura 4).

Fatores isolados

Ainda analisando-se a figura 3a, observa-se que para as duas espécies o aumento da luminosidade (tratamento L+) favoreceu o desempenho das plântulas (maiores H' e NF' e menor TM). Já no caso de DAS' e de IDF' , a diferença entre os tratamentos L+ e L- foi muito sutil (figura 3a). No caso do tratamento de serrapilheira (S-) houve uma queda mais acentuada na TM e uma leve

queda de H' para ambas as espécies, mas só em *G. opposita* houve um maior aumento de NF' (figura 3b). Finalmente, nos tratamentos C-, as respostas das duas espécies são opostas, sendo *G. opposita*

Tabela 4. Resultados dos testes U de Mann-Whitney realizados comparando *G. opposita* e *R. jasminoides* em cada tipo de quadrado e para cada variável medida.

p	Sc	Sp	St	Stp	Lc	Lp	Lt	Ltp
DAS'	0,13	0,59	0,59	0,39	0,59	0,39	0,04*	0,49
H'	0,03*	0,24	0,82	0,70	0,24	0,39	0,59	0,59
NF'	0,31	0,70	0,49	0,70	0,82	0,59	0,94	0,49
IDF'	0,94	0,49	0,09	0,94	0,94	0,70	0,70	0,24
TM	0,07	0,31	0,70	0,39	0,59	0,82	0,70	0,94

Os valores de p significativos estão assinalados por (*).

beneficiada (maior crescimento e menor mortalidade).

Quando se fazem testes de Wilcoxon para amostras pareadas entre o controle (Sc) e os quadrados Lc , Sp e St , só foi encontrada significância em *G. opposita*: Lc x Sc (H' com $p = 0,03$ e NF' , $p = 0,04$) e Sc x Sp (TM com $p = 0,04$) (tabela 5).

Tabela 5. Resultados dos testes de Wilcoxon para amostras pareadas comparando o controle (Sc) e os quadrados Lc , Sp e St para as duas espécies.

<i>G. opposita</i>					
	DAS'	H'	NF'	IDF'	TM
Sc x Lc (luz)	0,60	0,03*	0,04*	0,35	0,23
Sc x Sp (serrapilheira)	0,75	0,92	0,60	0,60	0,04*
Sc x St (competição)	0,75	0,12	0,14	0,92	0,18
<i>R. jasminoides</i>					
	DAS'	H'	NF'	IDF'	TM
Sc x Lc (luz)	0,35	0,12	0,35	0,46	0,69
Sc x Sp (serrapilheira)	0,12	0,35	0,92	0,60	0,27
Sc x St (competição)	0,35	0,08	0,25	0,12	0,09

Os valores de p significativos estão assinalados por (*).

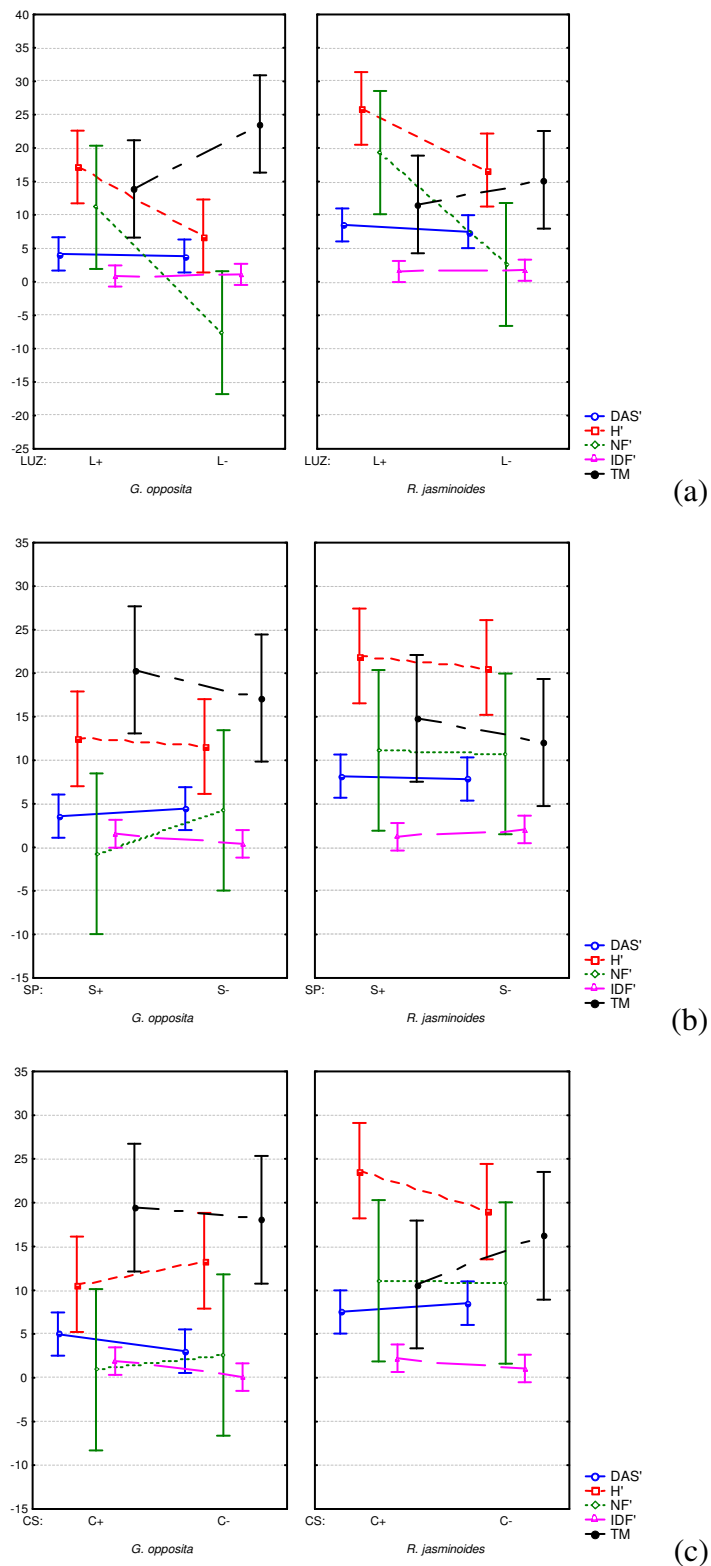


Figura 3. Desempenho das plântulas de *G. opposita* e *R. jasminoides*, com base nas médias de aumento relativo do diâmetro (DAS'), da altura (H') e do número de folhas (NF'), no aumento do índice de dano foliar (IDF') e na taxa de mortalidade (TM), no intervalo de quatro meses (fevereiro-junho/2008). Dados apresentados em porcentagem e barras de erro representam intervalo de confiança de 0,95. Em (a) são mostrados os efeitos do tratamento de luz (L), em (b), de serrapilheira (S) e em (c), de competição subterrânea (C); sinais positivos indicam presença do fator e sinais negativos, sua ausência (L+, S- e C- são os controles).

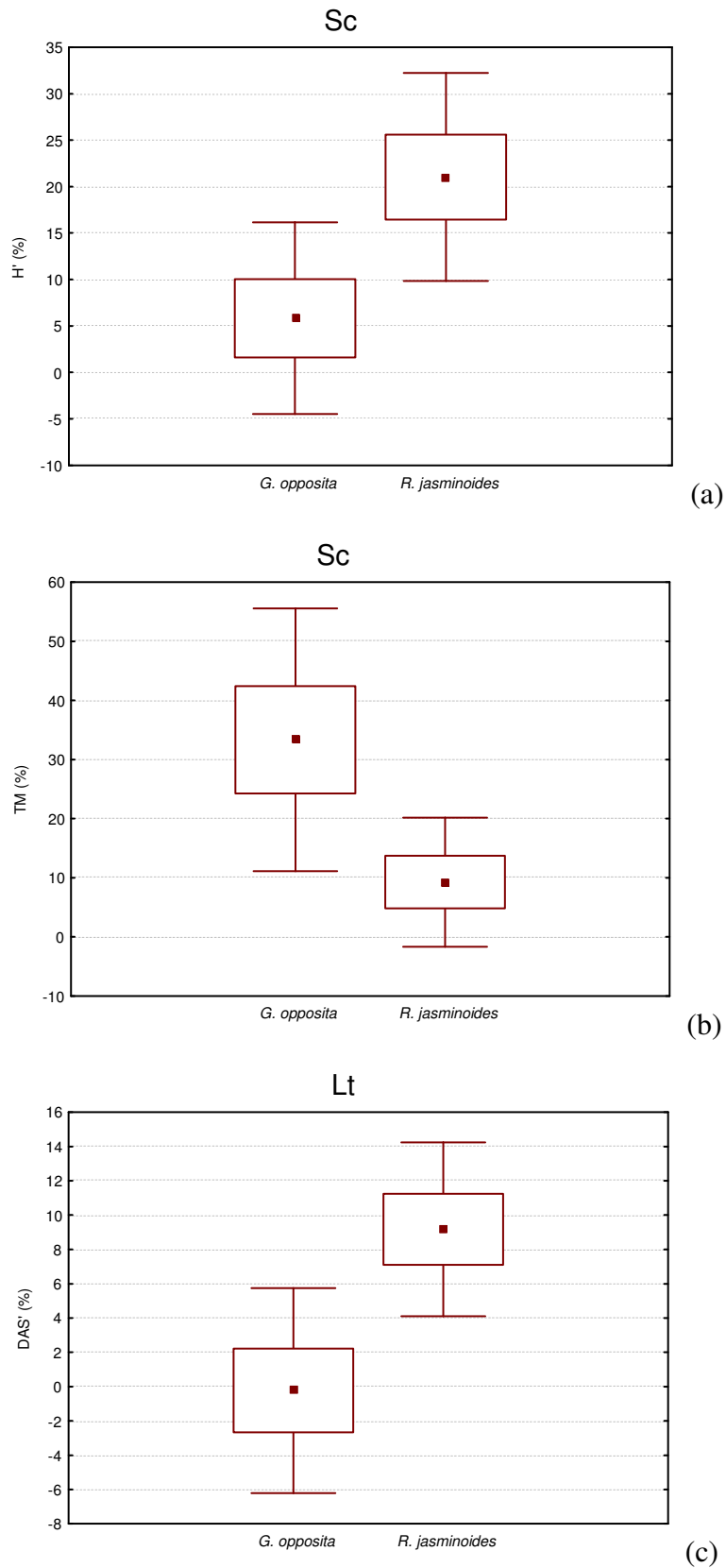


Figura 4. Comparação entre as médias (pontos centrais) das duas espécies; a) médias de aumento da altura (H') e b) de mortalidade (TM) nos quadrados controle (*Sc* – L-, S+ e C+); e c) médias de DAS' no quadrado *Lt* (L+, S+ e C-). Caixas e barras representam, respectivamente, os erros e desvios padrões.

Interações entre os fatores

Apesar de os testes estatísticos não haverem detectado interações entre os fatores estudados, a análise da taxa de mortalidade (figura 5) nos diversos tratamentos, por exemplo, nos diz o contrário. Em gráficos envolvendo pelo menos dois fatores, como nos gráficos da figura 5, podem surgir três tipos de padrões: as linhas podem se cruzar, divergir/convergir ou ficarem paralelas. Os dois primeiros casos indicam estar havendo interação entre os fatores (caso de *Rudgea* em 5a e *Guapira* em 5b – divergência; e de ambas as espécies em 5c – cruzamentos), enquanto que o terceiro é um resultado típico de fatores que não interagem (caso de *G. opposita* em 5a e de *R. jasminoides* em 5b).

Correlações entre as medidas

Conforme os resultados ilustrados pela tabela 6, no caso de *G. opposita*, acompanha o crescimento em altura o desenvolvimento de novas folhas; já no caso de *R. jasminoides*, o máximo que se pode afirmar é que o incremento da altura é acompanhado do aumento do diâmetro basal das plântulas. Nas duas espécies a mortalidade esteve inversamente relacionada com todos os parâmetros de crescimento das plântulas.

O efeito negativo do ataque de herbívoros e patógenos no crescimento das plântulas fica evidenciado pelas correlações negativas do *IDF'* com as variáveis de crescimento em ambas as espécies, efeito esse que pode até ser responsável por um aumento da mortalidade das plântulas, embora tenha uma importância relativamente pequena (tabela 6).

Tabela 6. Análises de correlação entre as variáveis medidas: aumentos relativos do diâmetro basal (*DAS'*), da altura (*H'*) e do número de folhas (*NF'*), aumento do índice de dano foliar (*IDF'*) e taxa de mortalidade (*TM*) no período entre fevereiro e junho de 2008.

R²	<i>Guapira opposita</i>					<i>Rudgea jasminoides</i>				
	DAS'	H'	NF'	IDF'	TM	DAS'	H'	NF'	IDF'	TM
DAS'	1,00					1,00				
H'	0,26	1,00				0,42*	1,00			
NF'	-0,06	0,37*	1,00			0,11	0,28	1,00		
IDF'	-0,21	-0,16	0,09	1,00		0,12	-0,09	-0,14	1,00	
TM	-0,10	-0,33*	-0,39*	0,08	1,00	-0,08	-0,24	-0,20	0,13	1,00

Os valores de R² significativos (p < 0,05) estão assinalados por (*).

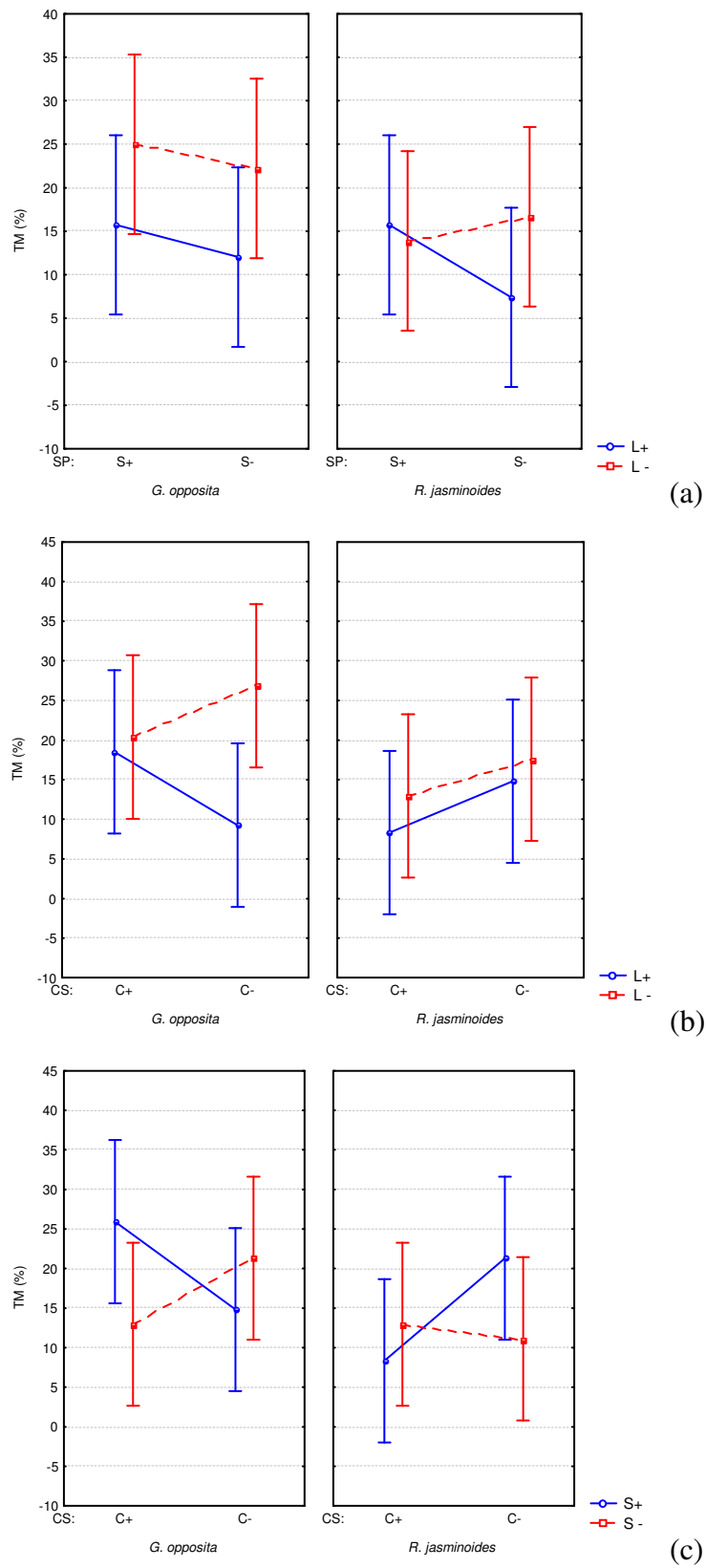


Figura 5. Interação entre os fatores luz (L), serrapilheira (S) e competição soterrânea (C) segundo taxas de mortalidade de plântulas de *G. opposita* e *R. jasminoides*. Em (a) é esquematizada a interação entre luz e serrapilheira; em (b), entre luz e competição, e em (c), entre serrapilheira e competição. Sinais positivos indicam presença do fator e negativos, sua ausência.

Discussão

A palmeira é de fato capaz de dificultar o estabelecimento de plântulas sob sua copa. Vários trabalhos demonstram que as palmeiras de sub-bosque criam um ambiente diferente debaixo de suas copas (Vasconcelos 1990, Denslow *et al.* 1991, Farris-Lopez *et al.* 2004, Wang e Augspurger 2004), ambiente este que poderia ser classificado como um sítio não favorável ao estabelecimento de plântulas, uma vez que diminui o crescimento e a sobrevivência delas (Fowler 1988).

A palmeira pode alterar o ambiente sob sua copa de diversas maneiras. Vasconcelos (1990) mostrou haver um acúmulo diferencial de serrapilheira sob a copa de uma espécie de palmeira amazônica. Farris-Lopez *et al.* (2004) encontrou uma camada de serrapilheira cinco vezes mais profunda sob uma espécie de palmeira de sub-bosque e uma redução de 27% da luminosidade. Wang e Augspurger (2004) encontraram uma menor abertura de dossel em sítios com alta densidade de palmeiras em relação a lugares onde elas não ocorriam. Denslow *et al.* (1991) atribui o menor crescimento de plântulas sob palmeiras a um maior ataque de herbívoros e patógenos, embora no presente trabalho dano foliar e crescimento não estiveram correlacionados. A alta densidade de raízes da palmeira (obs. pess.) também deve ser responsável por tornar mais difícil o estabelecimento de plântulas. Mas o único fator que afinal alterou o desempenho das plântulas foi o sombreamento causado por essas palmeiras. Tal como no experimento de Baraloto *et al.* (2005a), em que a luz foi o único fator a afetar significativamente o desempenho das plântulas.

As plântulas sob as palmeiras apresentam menor crescimento em altura, mas só uma análise mais detalhada desse dado poderia nos dizer se houve estiolamento (maior razão altura / número de entrenós do caule) como encontrado por Souza e Válio (2003). Além de crescerem menos, essas plântulas também têm a produção de novas folhas diminuída. Contudo, altura e número de folhas mostraram-se variáveis correlacionadas, o que nos permite simplificar a análise dizendo que as plântulas têm seu crescimento/desenvolvimento atrasado pelo efeito da palmeira. Nossos resultados estão de acordo com os de Connell e Green (2000), onde plântulas localizadas em ambientes mais sombreados cresceram, em altura, muito lentamente (aumento de 100% em 27 anos).

O baixo crescimento na sombra esteve relacionado à taxa de mortalidade mais elevada para essas plântulas, uma vez que outras causas não foram encontradas (a princípio, ataque de herbívoros e patógenos não estão correlacionados com as mortes). Osunkoya *et al.* (1992) encontrou maior sobrevivência para as plântulas que estavam sob clareiras, embora os efeitos do aumento da luminosidade variassem entre as espécies.

Certas espécies possuem a capacidade de se manterem sob baixas intensidades de luz durante longo tempo (há o relato de plântulas que sobreviveram por 27 anos em Connell e Green, 2000) e

esta capacidade está mais relacionada a um baixo potencial de crescimento do que ao tamanho da semente (Saverimutu & Westoby 1996). Este parece, em parte, ser o caso de *R. jasminoides*, pois apesar de ter tido um melhor desempenho sob a sombra da palmeira, cresceu mais que *G. opposita* também num ambiente mais iluminado. Talvez o requerimento de luz para essa segunda espécie seja ainda maior do que o oferecido pela remoção das folhas da palmeira.

Há uma série de indícios que nos levam a crer que *G. opposita* é na realidade uma espécie que necessita de bastante luminosidade para crescer: sua presença na borda da mata e em áreas alteradas (obs. pess.), sua madeira de baixa densidade (obs. pess.), indicativo de árvores de crescimento rápido, e o fato de só frutificarem os ramos expostos ao sol (obs. pess.). Por outro lado *R. jasminoides* apresenta características típicas de plantas tolerantes à sombra: não é encontrada sob pleno sol (obs. pess.), tem madeira mais densa (árvore de crescimento lento) e frutifica na sombra. De fato, essa classificação é corroborada pelo resultado do experimento segundo o qual apenas *G. opposita* é afetada pelo sombreamento da palmeira.

Na classificação que Clark e Clark (1992) fizeram para as árvores da Estação Biológica de La Selva, Panamá, segundo o histórico de vida de cada espécie, *Guapira* se encaixaria no grupo C, ou grupo das árvores que necessitam de grandes aberturas no dossel (clareiras, por exemplo) nas fases iniciais do ciclo de vida e também mais tarde já como árvores de sub-dossel. *Rudgea* faria parte do grupo A, em que as árvores passam toda a fase inicial da vida em áreas sombreadas típicas de áreas de mata madura.

Infelizmente os fatores serrapilheira e competição subterrânea não puderam ser comensurados, postos que insignificantes para ambas as espécies. Esperava-se que teriam grande importância dada à quantidade de trabalhos descrevendo os efeitos de tais fatores no desempenho das plântulas. Havíamos suposto, por exemplo, que *G. opposita* fosse mais tolerante a camadas mais profundas de serrapilheira, uma vez que várias de suas plântulas foram encontradas com suas raízes apoiadas parcial ou totalmente em folhas secas, às vezes sem nenhum contato com o solo (obs. pess.).

De acordo com Kohyama e Grubb (1994), há basicamente dois tipos de arquitetura de raiz nas plântulas: uma que possui um eixo principal, típica de espécies de grandes sementes (o que não é o caso de nenhuma das duas espécies por nós estudadas), e outra que se caracterizaria por maior desenvolvimento de raízes laterais (típicas de espécies de sementes pequenas). Ao que parece, indivíduos pertencentes à primeira classe estariam melhor adaptados a penetrar numa grossa camada de serrapilheira em detrimento daqueles da segunda classe. Como *Rudgea* possui um sistema radicular mais parecido com a descrição da primeira classe, ela deveria ser mais adaptada a estabelecer-se numa camada mais espessa de serrapilheira. Afinal, o fato de plântulas de *Guapira*

lançarem suas raízes sobre as folhas secas da serrapilheira não significa que elas estão adaptadas a se estabelecer nesse ambiente. O uso da classificação acima esbarra num problema: ambas as espécies possuem sementes pequenas. Mas como é possível estabelecer uma relação entre a arquitetura da raiz e a tolerância à sombra das espécies (Paz 2003), temos que *Rudgea*, por ser mais tolerante à sombra, tende a investir mais no desenvolvimento de raízes e apresenta raízes mais grossas do que *Guapira*, uma espécie com maior demanda por luz. De qualquer forma, esperamos que depois de mais alguns meses de experimento algumas respostas mais interessantes possam surgir quanto a esses fatores.

Enfim, é importante mencionar que houve, durante o experimento, muitas vezes em que as plântulas foram soterradas pelas folhas secas (obs. pess.). O significado prático disso é que os tratamentos controle para serrapilheira acabavam em condições semelhantes aos dos tratamentos controles para luz, ou seja, as plântulas estavam também sombreadas não só pelas folhas da palmeira, mas também por uma camada de serrapilheira. De fato, Vázquez-Yanes *et al.* (1990) encontraram uma grande atenuação da luz provocada pela serrapilheira, embora trabalhassem com a germinação de sementes. Essa relação inesperada entre os fatores luz e serrapilheira pode ter mascarado certos resultados, como a diferença entre tratamentos de maior luminosidade e camada e original de serrapilheira (L+S+) e tratamentos de sombreamento e camada artificial de serrapilheira (L-S-).

Quanto à competição subterrânea, esperávamos que fosse o segundo fator mais importante relacionado ao desempenho das plântulas. Empregando metodologia semelhante (também utilizaram trincheiras), Tanner e Barberis (2007) tiveram como resultado um aumento de 40% na altura das plântulas e de 140% da área foliar em quatro anos. Ainda neste trabalho, verificou-se que uma maior disponibilidade de água, apesar de não alterar o crescimento, reduziu a mortalidade das plântulas. Em contrapartida, o mesmo tratamento não teve efeito no experimento de Denslow *et al.* (1991) que também se valeu da interação das plântulas com palmeiras de sub-bosque.

Há, contudo, certas críticas ao emprego das trincheiras. De acordo com Casper e Jackson (1997), tais manipulações podem alterar os recursos disponíveis no solo, pois se suspeita que a decomposição das raízes cortadas no tratamento pode liberar grande quantidade de nutrientes (Berendse, 1983 apud Casper & Jackson 1997). A decomposição dessas raízes pode ainda ter um efeito contrário, através da proliferação de microrganismos que sequestram esses nutrientes do solo (Diaz *et al.* apud Casper & Jackson 1997), o que talvez explique o fato de boa parte dos quadrados com trincheiras terem apresentado um menor desempenho em relação aos quadrados controles. Há ainda a suspeita de que a decomposição das raízes da palmeira possa liberar substâncias alelopáticas no solo capazes de inibir o crescimento das plântulas, mas esse efeito tenderia a desaparecer ao longo do tempo, conforme tais substâncias fossem degradadas.

No trabalho de Delissio e Primack (2003), um período mais seco causou um salto da mortalidade de 4,9%, em períodos em que não houve seca, para 7,3%. Como ao longo do experimento não houve período de seca pronunciada, não deve ter havido grande competição por água entre as palmeiras e as plântulas, não evidenciando, portanto, o efeito do fator competição entre elas.

Da mesma forma, não foi possível estabelecer devidamente as interações entre os fatores analisados, em parte devido a limitações do próprio desenho experimental (fatores aninhados impedem uma análise fatorial plena) e também devido à pouca relevância que os fatores serrapilheira e competição tiveram no desempenho das plântulas.

Conclusões

A palmeira estudada, *L. hoehnei*, pode realmente atuar como um filtro de diversidade, impedindo ou pelo menos dificultando que as plântulas de certas espécies se estabeleçam sob ela. Pelo mesmo processo, pode estar havendo a facilitação do estabelecimento de outras espécies, as quais talvez não sobrevivessem se tivessem de competir com as prejudicadas.

Caso tal conjectura esteja correta, a colonização de uma área de floresta secundária por palmeiras como estas pode constituir-se em importante passo no processo de regeneração da floresta e talvez até possibilitar, no futuro, que esta atinja o *status* de floresta madura.

Perspectivas

Esperamos que ao ser completado um ano de experimento, padrões mais claros possam emergir. Esperamos também encontrar melhores formas de analisar os dados obtidos de modo a extrair-lhes o máximo de informação com significado biológico. Uma vez que as relações entre essas palmeiras e as plântulas que tentam estabelecer-se debaixo delas sejam melhor entendidas, teremos avançado na compreensão de um importante passo no processo de regeneração florestal, um conhecimento com potencial de aplicação em programas de restauração.

Agradecimentos

Agradeço a ajuda de todos meus colegas de laboratório, em especial à Cristiane F. Jurinitz, por suas contribuições, cruciais para a realização desse trabalho, à Juliana Vendramini, Pablo, Flávio e Gabriel pela cara ajuda dispendida em campo, ao prof. Alexandre A. de Oliveira, pela liberdade de trabalho que me concedeu, à minha família cujo suporte foi indispensável, ao pessoal do Projeto “Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo – II”, que cuidou da minha estadia em campo, ao proprietário da fazenda Theomar, por permitir nossos estudos na área, à população rural da região, sempre disposta a nos ajudar e, finalmente, mas não menos importante, a todas as plântulas de *Rudgea* e *Guapira* que, mesmo involuntariamente, se dispuseram a participar do experimento.

Referências bibliográficas

- ALVES, L.F.; MEZTGER, J.P.. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica**, v. 6, 26p., bn00406022006, 2006 (disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00406022006>)
- AUGSPURGER, C. K. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology**, v. 65, n. 6, p. 1705-1712, 1984 (a).
- _____. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. **Journal of Ecology**, v. 72, p. 777-795, 1984 (b).
- _____; KELLY, C. K. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. **Oecologia**, v. 61, p. 211-217, 1984.
- BARALOTO, C.; GOLDBERG, D. E. Microhabitats associations and seedling banks dynamics in a neotropical forest. **Oecologia**, v. 141, p. 701-712, 2004.
- _____; FORGET, P.-M.; GOLDBERG, D. E. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 1156-1166, 2005 (a).
- _____; GOLDBERG, D. E.; BONAL, D. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. **Ecology**, v. 86, p. 2461-2472, 2005 (b).
- BENITEZ-MALVIDO, J.; GARCIA-GUZMÁN, G.; KOSSMANN-FERRAZ, I. D. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: na experimental study. **Biological Conservation**, v. 91, p. 143-150, 1999.
- BERENDSE, F. Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. **Journal of Ecology**, v. 71, p. 379-390, 1983.

- CATHARINO, E. L.M.; BERNACCI, L.C.; FRANCO, G.A.D.C.; DURIGAN, G. & METZGER, J.P. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo das florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica**, v. 6, 28p. bn00306022006 (disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00306022006>)
- CASPER, B. B.; JACKSON, R. B. Plant competition underground. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, p. 545-570, 1997.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. **Journal of Ecology**, v. 79, p. 447-457, 1991.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 3, p. 315-344, 1992.
- CONNELL, J. H.; GREEN, P. T. Seedling dynamics over thirty-two years in tropical rain forest tree. **Ecology**, v. 81, n. 2, p. 568-584, 2000.
- DELISSIO, L. J.; PRIMACK, R. B. The impact of drought on the population dynamics of canopy-tree seedlings in a seasonal Malaysian rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 489-500, 2003.
- DENSLOW, J. S.; NEWELL, E.; ELLISON, A. M. The effect of understorey palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. **Biotropica**, v. 23, n. 3, p. 225-234, 1991.
- DE STEVEN, D. Tropical Tree Seedling Dynamics: Recruitment Patterns and Their Population Consequences for Three Canopy Species in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 10, n. 3, p. 369-383, 1994.
- DIAZ, S.; GRIME, J. P.; HARRIS, J.; MCPHERSON, E. Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. **Nature**, v. 364, p. 616-617, 1993.
- DIRZO, R.; DOMINGUEZ, C. A. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Pp. 304-325 in BULLOCK, S. H., MOONEY, H. A., MEDINA, E. **Seasonal dry tropical forests**. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- DUZ, S. R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 3, p. 587-596, 2004.
- EICHHORN, M. P.; COMPTON, S. G.; HARTLEY, S. E. Seedling species determines rates of leaf herbivory in a Malaysian rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 513-519, 2006.
- _____; FAGAN, K. C.; COMPTON, S. G.; DENT, D. H.; HARTLEY, S. E. Explaining leaf herbivory rates on tree seedlings in a Malaysian rain forest. **Biotropica**, v. 39, p. 416-421, 2007.
- FACELLI, J. M. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. **Ecology**, v. 75, p. 1727-1735, 1994.
- FARRIS-LOPEZ, K.; DENSLOW, J. S.; MOSER, B.; PASSMORE, H. Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 429-438, 2004.
- FENNER, M. Seedlings. **New Phytologist**, v. 106, suppl., p. 35-47, 1987.
- FERRAZ, D. K. **Ecologia de populações de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP**. Campinas: Unicamp, 2004. Tese (Doutorado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004.
- FORGET, P.-M. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. **Journal of Ecology**, v. 85, n. 5, p. 693-703, 1997.

- FOWLER, N. L.. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and path effects. **Ecology**, v. 69, p. 947-961, 1988.
- GARCIA-GUZMÁN, G.; BENÍTEZ-MALVIDO, J. Effect of litter on the incidence of leaf fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 171-177, 2003.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **A primer of ecological statistics**. Sinauer, Sunderland, 2004.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton University Press, 1995.
- KITAJIMA, K. Impact of cotyledon and leaf removal on seedling survival in three tree species with contrasting cotyledon functions. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 429-434, 2003.
- KOHYAMA, T.; GRUBB, P. J. Below- and above-ground allometries of shade-tolerant seedlings in a Japanese warm-temperate rain forest. **Functional Ecology**, v. 8, p. 229-236, 1994.
- KREBS, C. J. **Ecological Methodology**. 2nd ed. Menlo Park: Benjamin/Cummings, 1998.
- MOLOFSKY, J.; AUGSPURGER, C. K. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology**, v. 73, n. 1, p. 68-77, 1992.
- MONTGOMERY, R. A. Effects of understory foliage on patterns of light attenuation near the forest floor. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 33-39, 2004.
- NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1908-1926, 1999.
- OSUNKOYA, O.O.; ASH, J.E.; HOPKINS, M.S.; GRAHAM, A.W. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. **Oecologia**, v. 91, p. 569-578, 1992.
- PAZ, H. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. **Biotropica**, v. 35, p. 318-332, 2003.
- PONÇANO, W.L.; CARNEIRO, C.D.R.; BISTRICHI, C.A.; ALMEIDA, F.F.A.; PRANDINI, F.L. Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo. São Paulo: **ITP Monografias** v. 1, n.5, 1981.
- REES, M.; BROWN, V. K. Interactions between invertebrate herbivores and plant competition. **Journal of Ecology**, v. 80, p. 353-360, 1992.
- REITZ, R. Nictagináceas. In: **Flora Ilustrada Catarinense** (R. Reitz, ed.). Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1970.
- SABESP. **Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental**. São Paulo: SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, 1997.
- SAVERIMUTU, T.; WESTOBY, M. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 681-689, 1996.
- SCARIOT, A. Seedling Mortality by Litterfall in Amazonian Forest Fragments. **Biotropica**, v. 32, n. 4a, p. 662-669, 2000.
- SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species in successional status. **Biotropica**, v. 33, n. 3, p. 447-457, 2001.
- _____; _____. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 35-47, 2003.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005.
- STATISTICA. 2001. 6.0 software, StatSoft Inc, US.

- SYDES, C.; GRIME, J. P. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. **Journal of Ecology**, v. 69, p. 249-262, 1981.
- TANNER, E. V. J.; BARBERIS, I. M. Trenching increased growth, and irrigation increased survival of tree seedlings in the understorey of a semi-evergreen rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, p. 257-268, 2007.
- TORTI, S. D.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Causes and Consequences of Monodominance in Tropical Lowland Forests. **American Naturalist**, v. 157, p. 141-153, 2001.
- UNDERWOOD, A. J. **Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance**. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- VASCONCELOS, H. L. Effects of litter collection by understorey palms on the associated macroinvertebrate fauna in Central Amazônia. **Pedobiologia**, v. 34, p. 157-160, 1990.
- VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A.; RINCÓN, E.; SÁNCHEZ-CORONADO, M. E.; HUANTE, P.; TOLEDO, J. R.; BARRADAS, V. L. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. **Ecology**, v. 71, p. 1952-1958, 1990.
- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- WANG, Y-H; AUGSPURGER, C. Dwarf palms and cyclanths strongly reduce Neotropical seedling recruitment. **Oikos**, v. 107, p. 619-633, 2004.

Apêndice – testes estatísticos detalhados e gráficos diversos

Tabela 7. Erros de medida calculados com base em 130 remedições; o erro propagado foi obtido calculando-se os valores extremos das taxas, estas calculadas com os extremos das variações das medidas originais.

Medida	Erro	Taxas	Erro propagado
DAS	± 0,13mm	DAS'	± 0,40%
H	± 2,00mm	h'	± 1,43%
IDF	± 1,20%	IDF'	± 2,40%

Tabela 8. Resultados do teste de Levene para homogeneidade de variâncias das variáveis para *G. opposita*; graus de liberdade (3,44).

Variável	F	p
DAS'	0,560	0,644
H'	1,361	0,267
NF'	1,759	0,169
IDF'	0,661	0,581
Mortalidade (%)	1,320	0,280

Tabela 9. Resultado da análise multivariada de variâncias (MANOVA) para as cinco variáveis medidas para as espécies *G. opposita* e *R. jasminoides*; graus de liberdade (5, 42).

	Variável	R ² ajustado	F	p
<i>G. opposita</i>				
	DAS'	-0,073	0,359	0,874
	H'	0,179	3,043	0,020*
	NF'	0,140	2,525	0,044*
	IDF'	-0,043	0,611	0,692
	Mortalidade (%)	-0,015	0,864	0,514
<i>R. jasminoides</i>				
	DAS'	-0,072	0,371	0,866
	H'	0,002	1,023	0,417
	NF'	0,031	1,301	0,282
	IDF'	0,024	1,240	0,308
	Mortalidade (%)	-0,017	0,839	0,530

Os valores de p significativos estão assinalados por (*).

Tabela 10. Resultado do teste de Wilks para *G. opposita* e *R. jasminoides*; graus de liberdade para o fator luz (5,38) e para os fatores serrapilheira e competição subterrânea (10,76).

	Fator	Valores do teste	F	p
<i>G. opposita</i>				
	Luz	0,673	3,700	0,008*
	Serrapilheira (luz)	0,896	0,427	0,929
	Competição (luz)	0,806	0,865	0,569
<i>R. jasminoides</i>				
	Luz	0,85	1,35	0,27
	Serrapilheira (luz)	0,86	0,59	0,82
	Competição (luz)	0,81	0,83	0,60

Os valores de p significativos estão assinalados por (*).

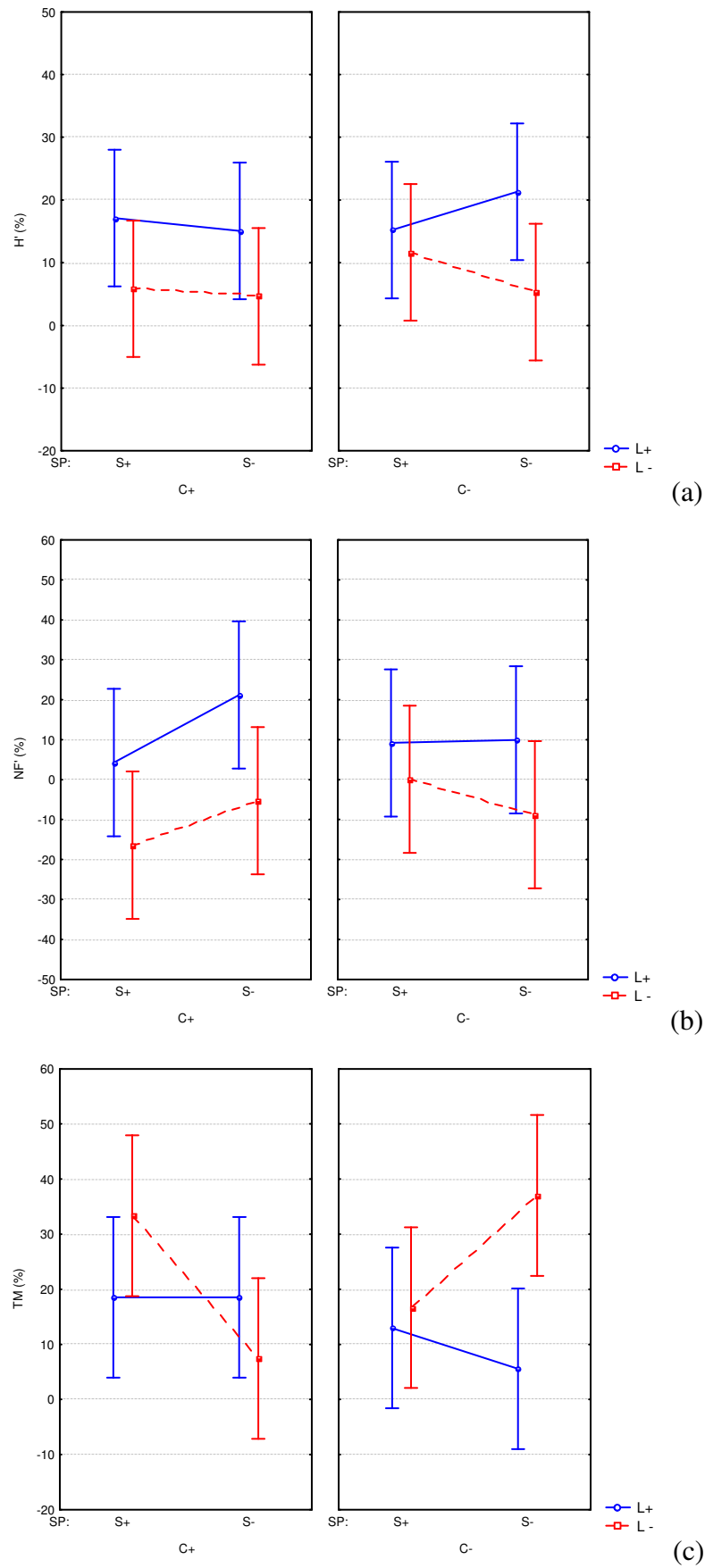


Figura 6. Interação entre os fatores luz (L), serrapilheira (S) e competição suterrânea (C) segundo crescimento em altura (a), aumento do número de folhas (b) e taxa de mortalidade (c) das plântulas de *G. opposita*. Sinais positivos indicam presença do fator e negativos, sua ausência.

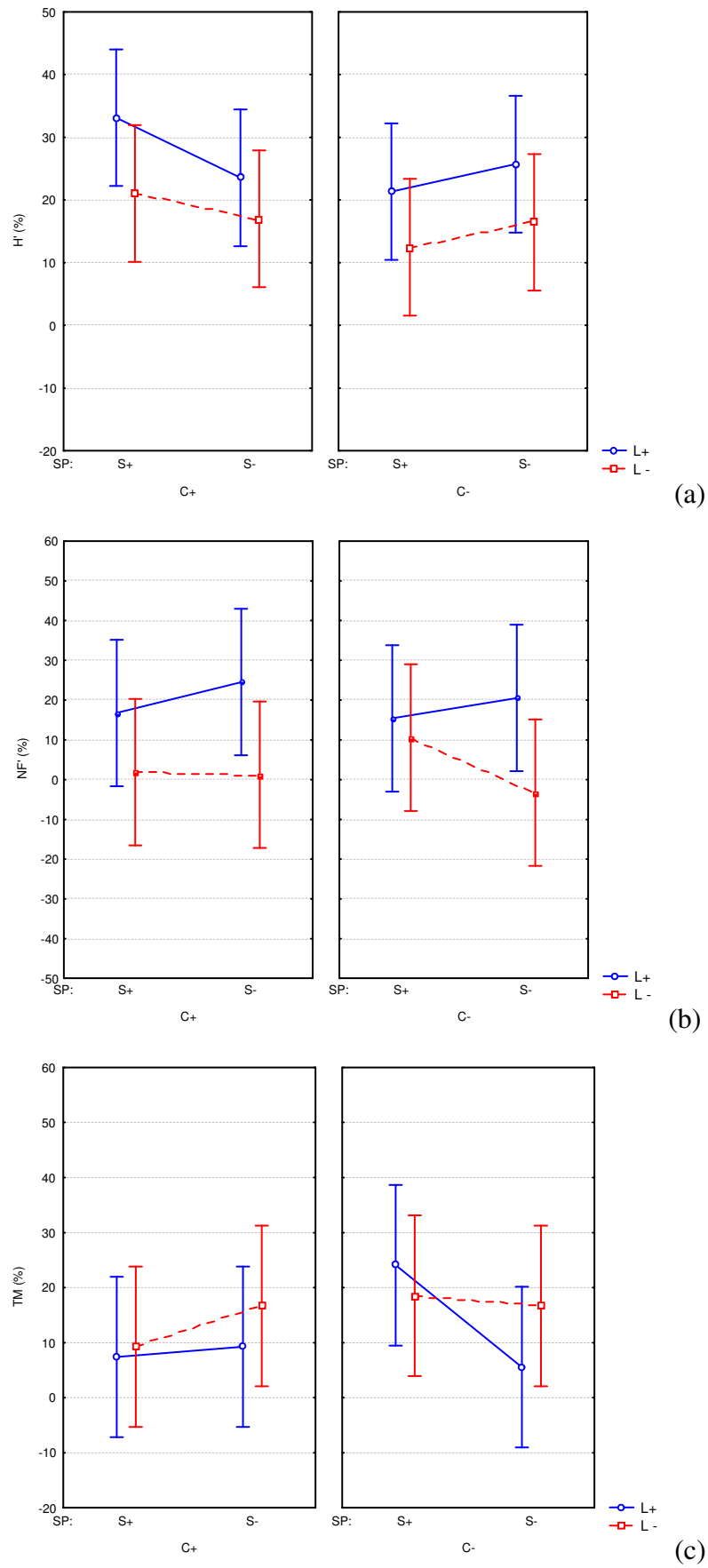


Figura 7. Interação entre os fatores luz (L), serrapilheira (S) e competição soterrânea (C) segundo crescimento em altura (a), aumento do número de folhas (b) e taxa de mortalidade (c) das plântulas de *R. jasminoides*. Sinais positivos indicam presença do fator e negativos, sua ausência.