



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - RIO CLARO



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGIA VEGETAL

Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na Floresta Atlântica

LUIS FERNANDO ALBERTI

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

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
outubro – 2007

Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na Floresta Atlântica

LUIS FERNANDO ALBERTI

Orientadora: Dra. L. Patrícia C. Morellato

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

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
outubro – 2007

581.5 Alberti, Luis Fernando
A334c Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na Floresta Atlântica / Luis Fernando Alberti. – Rio Claro : [s.n.], 2007
234 f. : il., gráfs., tabs., fots., mapas

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

1. Ecologia vegetal. 2. Fenologia. 3. Distúrbio. 4. Abertura do dossel. 5. Recursos. 6. Floração. 7. Frutificação.
I. Título.

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

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


TESE DE DOUTORADO defendida em 25.10.2007

COMPARAÇÃO ENTRE BORDA ANTRÓPICA, CLAREIRAS NATURAIS E O
INTERIOR DA FLORESTA QUANTO À FENOLOGIA DE ÁRVORES NA
FLORESTA SEMIDECÍDUA E QUANTO À FENOLOGIA DO ARBUSTO
Psychotria nuda NA FLORESTA ATLÂNTICA

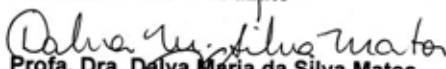
LUIS FERNANDO ALBERTI

Comissão Examinadora:


Profa. Dra. Leonor Patrícia Cerdas Morellato


Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos


Profa. Dra. Silvana Buzato


Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos


Prof. Dr. Rodrigo Augusto Santinelo Pereira

“Lute pela liberdade e jamais desista de seus sonhos”

Está escrito num muro em Campinas-SP.



Agradecimentos

A FAPESP, pelo auxílio à pesquisa (Processo: 0306077/3). Ao Instituto Florestal. Ao Parque Estadual da Ilha do Cardoso. A UNESP. Aos Irmãos Maristas do “Cerrito” e aos irmãos da “Cidade dos Meninos” (Morro do Elefante). À minha orientadora L. Patrícia C. Morellato. A minha família. A todas as demais pessoas que, por este mundo a fora, colaboraram para o meu crescimento como ser humano.

ÍNDICE

	Página
1 – RESUMO.....	1
2 – ABSTRACT.....	4
3 – INTRODUÇÃO GERAL.....	7
4 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	14
CAPÍTULO I: INFLUÊNCIA DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL VERTICAL E HORIZONTAL DOS INDIVÍDUOS NA FENOLOGIA DE ÁRVORES EM TRÊS FRAGMENTOS DE FLORESTA SEMIDECÍDUA NO SUL DO BRASIL.....	20
Resumo.....	21
Introdução.....	23
Métodos.....	28
Resultados.....	38
Discussão.....	43
Referências.....	50
Quadro.....	57
Tabelas.....	58
Legenda das Figuras.....	68
Figuras.....	69
CAPÍTULO II: EDGE INFLUENCE ON THE REPRODUCTIVE PHENOLOGY OF THE BALSAM TREE <i>MYROCARPUS FRONDOSUS</i> (FABACEAE) IN THE BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS FOREST.....	71
Abstract.....	72
Introduction.....	74
Methods.....	77
Results.....	83
Discussion.....	85

Conclusion.....	91
References.....	92
Tables.....	99
Figure captions.....	103
Figures.....	104
CAPÍTULO III: VARIATION ON FRUIT PRODUCTION OF <i>NECTANDRA MEGAPOTAMICA</i> (LAURACEAE) TREES ON THE EDGE AND INTERIOR OF SEMIDECIDUOUS FOREST FRAGMENTS.....	106
Abstract.....	108
Introduction.....	109
Materials and Methods.....	111
Results.....	113
Discussion.....	114
References.....	116
Tables.....	120
Figure Captions.....	122
Figures.....	123
CAPÍTULO IV: INFLUÊNCIA DA ABERTURA DE TRILHAS ANTRÓPICAS E CLAREIRAS NATURAIS NA FENOLOGIA REPRODUTIVA DE <i>GYMNANTHES CONCOLOR</i> SPRENG (EUPHORBIACEAE).....	126
Abstract.....	128
Resumo.....	129
Introdução.....	130
Material e Métodos.....	132
Resultados.....	136
Discussão.....	137
Referências Bibliográficas.....	140
Tabelas.....	145

Legenda da Figura.....	148
Figura.....	149
CAPÍTULO V: A ABERTURA DE CLAREIRAS NATURAIS INFLUI NA FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ÁRVORES EM FLORESTA SEMIDECÍDUA NO SUL DO BRASIL?	150
Abstract.....	151
Resumo.....	152
Introdução.....	153
Materiais e Métodos.....	155
Resultados.....	160
Discussão.....	163
Conclusão.....	166
Referências.....	167
Tabela.....	171
Legenda das Figuras.....	172
Figuras.....	176
CAPÍTULO VI: INFLUÊNCIA DE BORDA ANTRÓPICA E CLAREIRAS NATURAIS NA FENOLOGIA DE <i>PSYCHOTRIA NUDA</i> (CHAM & SCHL.) WAWRA (RUBIACEAE)	180
Resumo.....	181
Introdução.....	183
Métodos.....	187
Resultados.....	194
Discussão.....	195
Conclusão.....	201
Referências.....	202
Tabelas.....	209
Legenda das Figuras.....	211

Figuras.....	212
5 – CONCLUSÃO GERAL.....	217
6 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	223

1 - RESUMO – (Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na Floresta Atlântica). O objetivo da presente tese foi verificar se: (a) nos fragmentos do Morro do Elefante (400 ha, grande), Morro do Cerrito (20 ha, pequeno) e Morro Tabor (15 ha, pequeno) localizados em Santa Maria - RS (29°43'S e 53°47'W), grupos de posições de copa dominantes, co-dominantes, dominadas e oprimidas diferem quanto à intensidade das fenofases botões florais, antese, frutos imaturos e maduros (fenofases reprodutivas); (b) os três fragmentos diferem entre si quanto à intensidade das fenofases reprodutivas, sem considerar e considerando a densidade populacional das espécies. Uma vez que os morros do Cerrito e Tabor não diferiram significativamente quanto à intensidade das fenofases reprodutivas de suas árvores os mesmos foram tratados como um único fragmento (fragmento pequeno) nos capítulos seguintes (c em diante); (c) no fragmento pequeno, borda antrópica e interior da floresta diferem quanto à luz incidente e às variáveis reprodutivas número de flores, número de frutos, taxa de conversão de flores em frutos (sucesso reprodutivo) e tamanho de frutos de *Myrocarpus frondosus*; (d) na borda e no interior da floresta, há relação entre as variáveis reprodutivas e entre estas com as variáveis individuais altura, índice de esbelteza (circunferência a altura do peito/altura) e distância entre indivíduos de *M. frondosus*; (e) borda e interior da floresta diferem quanto à luz incidente e às variáveis reprodutivas em indivíduos de *Nectandra megapotamica* nos fragmentos grande e pequeno; (f) no fragmento pequeno, uma trilha clara difere de uma trilha escura quanto à luz incidente e às variáveis reprodutivas medidas na copa dos indivíduos de *Gymnanthes concolor*; (g) a abertura de clareiras em setembro de 2002 afetou a luz incidente e a fenologia de *G. concolor* em 2003; (h) antes e após a abertura das clareiras, indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras de 34 espécies diferem quanto à intensidade das fenofases reprodutivas; (i) há relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases reprodutivas dos indivíduos vizinhos às clareiras; (j) borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta diferem quanto à abertura do dossel, número de visitantes florais, variáveis reprodutivas (ver c), número, tamanho e peso

médio de sementes, proporção de frutos danificados na copa e no chão, densidade de indivíduos jovens e adultos de *Psychotria nuda* no Parque Estadual da Ilha do Cardoso - SP (25°18'S e 48°05'W) e (k) há relação entre as variáveis reprodutivas (ver c) com as variáveis abertura do dossel e distância entre indivíduos de *P. nuda* e de outras espécies. Copas dominantes apresentaram intensidade das fenofases reprodutivas significativamente maiores do que copas oprimidas, evidenciando a importância do acesso à luz na fenologia no interior dos fragmentos. Os três fragmentos não diferiram entre si quanto à intensidade das fenofases, sem considerar e considerando a densidade populacional das espécies, o que indica que a influência ou não do tamanho populacional na fenologia é sutil e irá depender da espécie. Conforme esperado, em *M. frondosus*, a luz incidente, o número de flores e frutos foram significativamente maiores na borda do que no interior da floresta. No entanto, borda e interior da floresta não diferiram significativamente quanto ao sucesso reprodutivo e o tamanho de frutos. Isto sugere um desperdício dos recursos abióticos e bióticos após a floração na borda. As variáveis individuais foram úteis no entendimento da distribuição de recursos na borda e interior da floresta, salientando a maior complexidade microclimática no interior da floresta. Apesar da menor luz incidente, no interior do fragmento grande os indivíduos de *N. megapotamica* ocorreram em maior densidade e produziram mais frutos que aqueles no interior do fragmento pequeno. Isto sugere que, além da luz incidente, o tamanho do fragmento e a densidade também influíram na produção de frutos. Indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras não diferiram significativamente quanto à intensidade das fenofases antes e após a abertura das clareiras. Não houve correlação significativa entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases, o que se deveu provavelmente a alta frequência de clareiras menores que 100 m², área insuficiente para alterar a luz incidente e conseqüentemente a fenologia nos indivíduos vizinhos às clareiras. Resposta semelhante foi observada em *G. concolor* devido à abertura de clareiras e trilha antrópica. Na Floresta Atlântica, a borda antrópica não diferiu significativamente das clareiras naturais, mas diferiu significativamente do interior da floresta quanto à abertura do dossel e as variáveis reprodutivas dos indivíduos de *P.*

nuda. Tais resultados indicam que a borda pode causar impacto semelhante ao verificado em distúrbios naturais na fenologia, mas impacto maior do que os verificados no interior da floresta sem distúrbio. Somente 11% das correlações entre cada variável reprodutiva com a abertura do dossel e entre cada variável reprodutiva com a distância entre indivíduos de *P. nuda* e de indivíduos de *P. nuda* em relação a indivíduos de outras espécies foram significativas, o que confirmou a dificuldade de isolar variáveis que influem na fenologia. Apesar da abertura do dossel e número de visitantes florais significativamente maiores na borda do que no interior da floresta, o sucesso reprodutivo, o tamanho médio de frutos, o número, o tamanho e o peso médio de sementes não diferiram entre os dois habitats, o que confirmou a ocorrência de desperdício de recursos abióticos e bióticos na borda. A proporção de frutos danificados na copa e no chão foram significativamente maiores na borda e a 10 m desta em relação às parcelas no interior da floresta, contribuindo para o menor sucesso reprodutivo e concentração significativamente menor de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* na borda. Os resultados da presente tese confirmam o paradigma atual de que bordas antrópicas influenciam a atividade fenológica de árvores e arbustos. As clareiras naturais podem ou não influenciar a fenologia de espécies vegetais. As diferentes tendências de resultados entre borda e interior da floresta à medida que se passa da floração para a frutificação sugere que é preciso acompanhar todo o ciclo de vida da planta para entender a influência da borda na atividade reprodutiva de espécies vegetais.

2 - ABSTRACT – ((Comparison of anthropogenic edge, natural gaps and the forest interior in relation to tree phenology in the semideciduous forest and in relation to the phenology of the shrub *Psychotria nuda* in the Atlantic forest). The present thesis aimed to verify if: (a) in the forest fragments of Morro do Elefante (400 ha, large), Morro do Cerrito (20 ha, small) and Morro Tabor (15 ha, small) located in Santa Maria – RS (29°43'S and 53°47'W), the dominants, co-dominants, dominated and oppressed canopy position groups differ in relation the intensity of phenophases flower buds, anthesis, immature and mature fruits (reproductive phenophases); (b) the three fragments differ one from another concerning the intensity of phenophase, considering and not considering the population size of species. Since the Morro Cerrito and Morro Tabor did not differ about the intensity of reproductive phenophases of their trees both fragments were considered a single one fragment (small fragment) in the following chapters (c and so on); (c) in the small fragment, there was a difference between edge and forest interior with respect to the light intensity and the reproductive variables number of flowers, number of fruits, ratio of conversion of flowers into fruits (reproductive success) and fruit size of *Myrocarpus frondosus*; (d) in the edge and forest interior, are the reproductive variables of *M. frondosus* related to one another and to the individual variables height, slenderness index (height/circumference at breast height), and distance between trees; (e) in the large and small fragments, edge and forest interior differ concerning light intensity and reproductive variables of *Nectandra megapotamica* individuals; (f) in the small fragment, a lighter trail differ from a darker one concerning the light intensity and reproductive variables measured in the canopy of *Gymnanthes concolor* individuals; (g) the opening of natural gaps in September 2002 affected the light intensity and phenology of *G. concolor* in 2003; (h) before and after the gap formation, trees neighbor to gaps and trees not neighbors to gaps of 34 species differ concerning the intensity of reproductive phenophases; (i) there is relationship between the gap size and the intensity of reproductive phenophases of the tree neighbor to gaps; (j) anthropogenic edge, natural gaps and forest interior differs concerning canopy

openness, number of floral visitors, reproductive variables (see c), number, size and mean weight of seeds, proportion of damaged fruits in the canopy and forest floor, density of young and adult individuals of *Psychotria nuda* in the Parque Estadual da Ilha do Cardoso - SP (25°18'S e 48°05'W) and (k) the reproductive variables (see c) are related to the canopy openness and to the distance among *P. nuda* individuals and individuals of other species. Dominant canopies showed significantly higher reproductive phenological intensity when compared to oppressed canopies, highlighting the importance of the access to light to phenology in the interior of the fragments. There was no difference among the forest fragments concerning the intensity of phenophases, even when considering the population size of species, what indicate that the population size's influence on phenology is slight and depends on species. As expected, in *M. frondosus*, the light intensity, the number of flowers and fruits were significantly higher in the edge than in the forest interior. Nonetheless, edge and forest interior did not differ significantly concerning reproductive success and fruit size. That suggests a loss of biotic and abiotic resources after flowering in the edge. Individual variables were useful for understanding the resource allocation in the edge and forest interior, pointing out the higher microclimatic complexity in the forest interior. Trees of *Nectandra megapotamica* in the interior of the large fragment occurred in higher density and produced more fruits than those in the interior of the small fragment, even receiving less intensity of light, suggesting that fragment size and tree density also influenced fruit production. Trees neighbor to gaps and not neighbor to gaps did not differ significantly in respect to phenophases intensity before and after gap opening. There was no significant correlation between gap size and the intensity of phenophases, what was likely due to the high frequency of gaps of less than 100 m², which is an insufficient area to change the intensity of light and consequently the phenology of individual neighbor to gaps. Similar response was observed in *G. concolor* trees due to gap opening and the presence of an anthropogenic trail. In the Atlantic forest, the anthropogenic edge did not differ significantly from natural gaps, but differed

significantly from the forest interior in relation to the canopy openness and reproductive variables measured in *P. nuda*. Such results suggest that the edge may promote impacts in a similar way as those observed in natural disturbances in the phenology but larger impacts than those observed in the undisturbed forest interior. Only 11% of the correlations between each reproductive variable and canopy openness and between every reproductive variable and the distance between *P. nuda* individuals and between *P. nuda* and other species individuals were statistically significant. Such result confirms the difficulty in isolating phenological influential variables. The reproductive success, the mean fruit size, the number, size and weight of seeds did not differ between edge and forest interior even though the larger canopy openness and number of floral visitors recorded in the edge. It has confirmed the loss of biotic and abiotic resources in the edge. The proportion of damaged fruits both on the canopy and on the floor were significantly higher on the edge and at least 10 m from it in relation to the parcels in the forest interior, contributing to the lower reproductive success and significantly lower number of young and adult *P. nuda* individuals on the edge. The results of the present thesis confirm the current paradigm in which the anthropogenic edges influence phenological activity of trees and shrubs. Natural gaps can influence or not the phenology of plant species. The different tendencies of results observed in the edge and in the interior of the forest in the progress of flowering to fruiting suggest that we need to study the life cycle of the plants as a whole in order to understand the edge influence on reproductive activity of plant species.

3 - INTRODUÇÃO GERAL

Desde que Gonzalo Fernández de Oviedo publicou seu “*Sumario de la historia natural de las Indias*” em 1526, muitos naturalistas foram atraídos pela beleza das florestas tropicais e subtropicais (Chazdon & Burslem 2002).

Os trabalhos pioneiros sobre a ecologia das florestas tropicais descreviam sítios preservados quanto as suas características ambientais e fitossociológicas (McLean 1919, Davis & Richards 1933) e mais raramente abordavam a distribuição de recursos para a fauna, como por exemplo, frutos (ver Davidson 1930).

Entre 1929 e 1948 P.W. Richards realizou expedições botânicas à Guiana Britânica, Sarawak e Nigéria, reunindo os resultados no livro *Tropical Rain Forest* (Richards 1952), que se tornou um marco da fase pioneira dos estudos ecológicos para a região tropical (Chazdon & Burslem 2002) atraindo muitos pesquisadores à mesma.

Paralelamente a chegada dos primeiros naturalistas, muitos colonos ocuparam as terras do novo mundo. Tal fenômeno se intensificou no século XX quando as florestas na América latina foram convertidas em pequenas ilhas de vegetação ou fragmentos (*sensu* Whitmore 1997), com áreas abruptas de transição entre os fragmentos, chamadas de bordas (*sensu* Ranney *et al.* 1981), limitadas por áreas urbanas ou cultivadas, chamadas de matriz (Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995). O efeito de borda, segundo Saunders *et al.* (1991) pode ser definido como um conjunto de condições encontrado na matriz que penetra no interior do fragmento e é experimentado pelos organismos que neste vivem. A fragmentação florestal aumentou a preocupação com a extinção de espécies e a busca por meios de conciliar a presença humana com a conservação das demais espécies, o que direcionou os estudos ecológicos a partir de 1980 nas florestas tropicais (ver Lovejoy *et al.* 1986).

Desta forma, os estudos ecológicos passaram a focar nas conseqüências da fragmentação florestal principalmente na diversidade de espécies animais e vegetais (Murcia 1995, Rodrigues 1998, Laurance *et al.* 2002 e referências neste) e menos

comumente na influência da borda na fenologia (Aizen & Feinsinger 1994, Murcia 1996, Restrepo *et al.* 1999, Galetti *et al.* 2003, Ramos & Santos 2005, 2006, Burgess *et al.* 2006). Ainda, são pouco comuns estudos comparando árvores isoladas com árvores no interior da floresta (e.g. Murcia 1996, Fuchs *et al.* 2001, Dick 2001, Rocha & Aguilar 2001, Dick *et al.* 2003).

Alguns estudos, como por exemplo, Laurance *et al.* (2003) e D'Eça Neves (2003) compararam borda com interior da floresta utilizando o número de indivíduos com flor e fruto, sem uma avaliação mais detalhada, como por exemplo, contagem de flores e frutos ou medições de variáveis adicionais, como por exemplo, a luz incidente sobre as copas, a altura, circunferência à altura do peito e a distância entre indivíduos, as quais são importantes no entendimento de como os recursos abióticos disponíveis e a estrutura populacional das espécies vegetais estudadas na borda e no interior da floresta influem na fenologia das árvores (Lepsch-Cunha & Mori 1999, Kato & Hiura 1999).

Embora a variação vertical da produção de flores e frutos seja importante para grupos específicos de animais que habitam determinada altura no dossel da floresta (Lepsch-Cunha & Mori 1999, Kato & Hiura 1999, Schaefer & Smith 2002), a maioria dos estudos sobre fragmentação florestal aborda somente a variação horizontal da produção de flores e frutos de algumas poucas espécies, geralmente arbustos, por breves períodos de tempo (ver Restrepo *et al.* 1999, Debinski & Holt 2000, Burgess *et al.* 2006). Em relação à escala temporal, a principal dúvida é se as diferenças na atividade reprodutiva vegetal observada dentro e entre fragmentos são padrões que se mantêm ao longo do tempo ou são produtos de meras oscilações anuais (Heideman 1989, Debinski & Holt 2000).

A densidade populacional e o padrão de distribuição espacial dos indivíduos arbóreos, os quais podem estar relacionados ou não ao tamanho dos fragmentos, ainda são pouco explorados no entendimento da variação da intensidade da atividade reprodutiva das espécies de árvores (mas veja Heideman 1989 e Ghazoul *et al.* 1998) e no número de visitas de polinizadores e dispersores de sementes em diferentes

fragmentos (mas veja Somanathan & Borges 2000, Dick 2001, Ramos & Santos 2005, 2006). Uma vez que pequenos fragmentos podem conter populações grandes de uma determinada espécie seu valor de conservação é desconhecido.

Uma das principais alterações que a fragmentação florestal e o efeito de borda promovem é o aumento da luz incidente no sentido interior da floresta => borda => árvores isoladas (Murcia 1995). No entanto, as respostas das espécies vegetais a tal aumento são inconclusivas (veja Murcia 1996, Cunningham 2000 e Burgess *et al.* 2006). Por exemplo, Murcia (1996), Cunningham (2000), Dick (2001), Fuchs *et al.* (2001), Smith-Ramirez *et al.* (2003), Aguilar *et al.* (2006) e Burgess *et al.* (2006) observaram que em árvores isoladas e bordas em relação ao interior da floresta, ocorre um aumento da luz incidente acompanhado de aumento no número de flores produzidas, mas não há uma taxa satisfatória de conversão de flores e frutos.

Isto geralmente ocorre porque nas árvores isoladas e na borda há um número insuficiente de polinizadores para polinizar o excesso de flores produzidas (Sutherland 1986, Cunningham 2000, Aguilar *et al.* 2006). Tal fenômeno é denominado limitação de polinizadores (Lamont *et al.* 1993). Devido ao fato de que as tendências de resultados acima relatadas variam muito de acordo com o tamanho dos fragmentos e as espécies estudadas (Murcia 1996, Quesada *et al.* 2004), as expectativas de resultados foram detalhadas em cada capítulo.

Um aspecto negligenciado nos estudos sobre fragmentação florestal e efeito de borda, é o fato de que existem, por exemplo, bordas naturais e bordas menos evidentes do que uma floresta circundada por campos limpos (ver Ramos & Santos 2005, 2006). Há mais de 80 anos Watt (1925) relatou que a idade a partir da qual ocorre o primeiro evento reprodutivo é menor e o número de sementes produzidas é maior em árvores localizadas em clareiras naturais quando comparadas com àquelas do interior da floresta. De forma visionária, Watt (1925) sugeriu que as clareiras naturais desempenhavam um papel importante na regeneração das espécies arbóreas em florestas temperadas.

Clareiras são abertas pela morte de árvores velhas (Levey 1988), corte de árvores (Dahlem & Boerner 1987, Costa & Magnusson 2003) e principalmente pela queda de árvores após temporais (Wunderle Jr 1999, Mikich 2003, Beck *et al.* 2004, Pavelka & Behie 2005), os quais são muito importantes, pois determinam o número, o tamanho e a periodicidade de abertura das clareiras (Wunderle Jr 1995, 1999, Mikich 2003 e Beck *et al.* 2004).

A maioria dos trabalhos sobre clareiras trata da diversidade de plântulas (ver Schupp *et al.* 1989), sem, no entanto, abordar processos, como por exemplo, a dispersão de sementes e a fenologia. Com base na maior incidência de luz, produção de flores e frutos seguida de maior atividade de polinizadores e dispersores de sementes nas clareiras em relação ao interior da floresta, Levey (1988) e Malizia (2001) creditaram às clareiras grande importância para a distribuição de recursos na floresta.

Apesar de a fenologia ser uma ciência importante para o entendimento da distribuição de recursos na floresta (Lieth 1974) e dos temporais serem eventos importantes para o entendimento da dinâmica de abertura de clareiras, há poucos estudos tratando conjuntamente dos efeitos da abertura de clareiras por tempestades na fenologia de espécies vegetais.

Os trabalhos de Wunderle Jr (1995, 1999), Mikich (2003) e Beck *et al.* (2004) são exemplos de estudos que compararam o antes e depois da ocorrência de temporais e abertura das clareiras na fenologia de espécies vegetais, mas infelizmente não compararam indivíduos vizinhos e não vizinhos às mesmas. Blake & Hoppes (1986), Dahlem & Boerner (1987) e Restrepo *et al.* (1999) compararam indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras quanto à fenologia, mas, infelizmente, somente após a sua abertura.

Ainda, desconheço estudos que tenham avaliado a influência de bordas antrópicas na fenologia de espécies vegetais considerando a abertura de clareiras por tempestade tropical nos resultados.

Embora tenham surgido em meados da década de 1980, somente muito recentemente os estudos sobre influência de borda têm utilizado as clareiras naturais como um parâmetro dos efeitos aceitáveis dos distúrbios naturais na fenologia, através da comparação dos valores de variáveis obtidas em clareiras naturais com aqueles obtidos em bordas antrópicas (ver Ramos & Santos 2005, 2006). Sem tal comparação fica impossível afirmar se a criação de borda altera a atividade reprodutiva vegetal a níveis diferentes daqueles que ocorrem em distúrbios naturais. Finalmente, poucos estudos relacionam a influência da borda e das clareiras naturais em várias etapas do ciclo reprodutivo dos vegetais (ver Ramos & Santos 2005, 2006). Sem tal abordagem, se pode ter uma visão errônea da influência da borda no ciclo de vida das espécies vegetais.

Diante das lacunas de conhecimento acima expostas foi objetivo geral do presente estudo, entender os efeitos de distúrbios naturais e antrópicos, especificamente os efeitos de borda, na fenologia e sucesso reprodutivo de árvores e de uma espécie de arbusto, de florestas nativas.

Portanto, o tema foi abordado de forma variada ao longo de seis capítulos: no capítulo 1, verifiquei se existem variações nas respostas fenológicas de uma série de grupos de indivíduos e espécies em relação às variações espaço-temporais da fenologia de seus indivíduos, observadas em três fragmentos florestais, objetivando especificamente, (1) para cada fragmento, fenofase e ano e, posteriormente, com os dados médios do período de estudo (2000 a 2005), verificar a existência de diferenças entre os grupos de posições de copas dominantes, co-dominantes, dominadas e oprimidas quanto à intensidade da atividade reprodutiva em indivíduos agrupados primeiramente independentemente da espécie à qual pertencem e, posteriormente, nas espécies *Nectandra megapotamica* e *Trichilia clausenii*; (2) verificar a existência, entre os fragmentos, de diferenças na intensidade da atividade reprodutiva em indivíduos de uma mesma espécie e (3) verificar a existência, entre os fragmentos, de diferenças na intensidade da atividade reprodutiva de grupos de indivíduos de espécies comuns aos

três fragmentos, sem considerar e considerando a influência da densidade populacional e padrão de distribuição espacial horizontal das espécies. Procurei responder as seguintes questões: (a) para cada fragmento, fenofase e ano, os grupos de posições verticais de copas dominantes, co-dominantes, dominadas e oprimidas diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? Os padrões das diferenças observadas são consistentes para as fenofases, isto é entre floração e frutificação, ao longo dos seis anos e entre os fragmentos? (b) Em *N. megapotamica* e *T. clausenii*, os grupos de posições de copas dominantes, dominadas, oprimidas diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? (c) para cada espécie comum em pelo menos dois fragmentos, estes diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? (d) considerando o grupo de espécies comuns aos três fragmentos, sem considerar e considerando a influência da densidade populacional e padrão de distribuição espacial horizontal das espécies, os fragmentos diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva da fenofase frutos imaturos dos indivíduos pertencentes ao grupo de espécies estudadas?

No capítulo 2 comparei uma borda antrópica com o interior de uma floresta semidecídua quanto à fenologia reprodutiva de *Myrocarpus frondosus* (Fabaceae), visando responder as seguintes perguntas: (e) borda e interior da floresta diferem quanto à produção de flores e frutos, sucesso reprodutivo (variáveis reprodutivas), tamanho médio dos frutos, número médio de sementes e número de plântulas de *M. frondosus*? (f) na borda e no interior da floresta, as variáveis reprodutivas se relacionam entre si e com a altura, circunferência a altura do peito (CAP), índice de esbelteza e distância entre indivíduos?

O objetivo do capítulo 3 foi caracterizar e comparar borda e interior da floresta de um fragmento grande com o interior da floresta de um fragmento pequeno quanto à quantidade de luz incidente, número e tamanho dos frutos produzidos, densidade e distribuição espacial de indivíduos de *Nectandra megapotamica* (Sprengel) Mez (Lauraceae). A questão que procurei responder foi: (g) a borda e o interior do

fragmento grande diferem entre si e do interior do fragmento pequeno quanto à luz incidente, número e tamanho dos frutos produzidos por indivíduos de *N. megapotamica*?

Nos capítulos seguintes (4 a 6) aprofundi o entendimento da abertura de clareiras naturais na fenologia bem como a influência da borda na fenologia de espécies vegetais considerando a influência das clareiras naturais (capítulo 5) e considerando as clareiras naturais como controle (capítulo 6).

No capítulo 4, investiguei no interior de uma floresta semidecídua, se uma trilha clara difere de um caminho escuro (trilha escura) quanto à luz incidente e a fenologia de *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae). Durante o período de estudo, um forte temporal atingiu ambas as trilhas e surgiu a oportunidade única de comparar a influência da abertura de clareiras na luz e fenologia dos indivíduos de *G. concolor*. Procurei responder às perguntas: (h) as trilhas clara e escura diferem quanto à luz incidente e a fenologia de *G. concolor*? (i) para cada trilha, existe relação entre a luz incidente e as variáveis fenológicas? (j) dentro de cada trilha, os indivíduos vizinhos às clareiras diferem dos indivíduos não vizinhos às clareiras quanto à variação da luz incidente e variáveis fenológicas devida à abertura de clareiras?

No capítulo 5 avaliei a influência da abertura de clareiras na atividade reprodutiva de indivíduos vizinhos em comparação aos não vizinhos às clareiras em uma floresta semidecídua no sul do Brasil, visando responder se: (k) indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto à intensidade das fenofases botões florais, antese, frutos imaturos e maduros (fenofases reprodutivas), antes e após a abertura das clareiras? (l) nos grupos de posição de copa oprimidos e dominantes, indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto à intensidade das fenofases reprodutivas antes e após a abertura das clareiras? (m) Considerando apenas os indivíduos que não haviam florescido ou frutificado antes da abertura de clareiras, como varia a proporção de indivíduos em flor ou fruto após a abertura das clareiras, entre os indivíduos vizinhos e

não vizinhos? (n) Considerando os indivíduos vizinhos, há relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases antes e após a abertura das clareiras?

No capítulo 6 avaliei a fenologia reprodutiva de *Psychotria nuda* (Rubiaceae) e sua relação com as variáveis abióticas comparativamente, em três habitats de Floresta Atlântica: borda, clareiras naturais e o interior da floresta.

As principais perguntas que visei responder foram: (o) borda, clareiras naturais e o interior da floresta diferem quanto à abertura do dossel, número de flores e frutos e sucesso reprodutivo em indivíduos de *Psychotria nuda*? (p) há relação entre as variáveis reprodutivas com abertura do dossel, distância entre indivíduos de *P. nuda* e de outras espécies nos diferentes habitats avaliados? (q) borda e interior da floresta diferem quanto às variáveis abióticas luz incidente, temperatura, umidade relativa do ar e variáveis bióticas número de beija-flores e demais visitantes florais, número de frutos, tamanho médio de frutos, número, tamanho e peso médio de sementes? (r) borda e interior da floresta diferem quanto à proporção de frutos danificados na copa de indivíduos de *P. nuda*? Como varia o número de frutos danificados no chão da floresta, número de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* a diferentes distâncias partindo da borda em direção ao interior da floresta? As expectativas de resultados foram detalhadas em cada capítulo.

4 - Referências bibliográficas

Aguilar, R.; Ashworth, L.; Galetto, L. & Aizen, M.A., 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. **Ecology Letters** **9**, 968-980.

Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. **Ecological Applications** **4**, 378-392.

- Beck., H.; Gaines, M.S.; Hines, J.E. & Nichols, J.D. 2004. Comparative dynamics of small mammal populations in treefall gaps and surrounding understorey within Amazonian rainforest. **Oikos** **106**, 27-38.
- Blake, J.G.H. & Hoppes, W.G. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. **The Auk** **103**, 328-340.
- Burgess, V.J.; Kelly, D.; Robertson, A.W. & Ladley, J.J. 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). **New Zealand Journal of Ecology** **30**, 179-190.
- Chazdon, R.L. & Burslem, D.F.R.P. 2002. Tropical naturalists of the sixteenth through nineteenth centuries. pp.5. *In: Foundations of Tropical Forest Biology - classic papers with commentaries*. R.L. Chazdon & T.C. Whitmore (eds). University of Chicago Press, London and Chicago.
- Costa, R.C. & Magnusson, W.W. 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a Central Amazonian forest. **Biotropica** **35**, 103–114.
- Cunningham, S. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. **Conservation Biology** **14**, 758-768.
- Dahlem, T.S. & Boerner, R.E.J. 1987. Effects of canopy light gap on the growth and reproduction of *Geranium maculatum*. **Canadian Journal of Botany** **65**, 242-245.
- Davis, T.A.W. & Richards, P.W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II. **Journal of Ecology** **22**, 106-155.
- Davidson, V.S. 1930. The tree layer society of the maple-red oak climax forest. **Ecology** **11**, 601-606.
- Debinski, D.M. & Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology** **14**, 342-355.

- D'êça Neves, F.F. 2003. **Estudo fenológico comparativo de duas vegetações florestais do Sudeste do Brasil: avaliação de métodos de amostragem e análise.** 2003. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro.
- Dick, C.W. 2001. Habitat change, African honeybees and fecundity in the Amazonian tree *Dinizia excelsa* (Fabaceae). pp 146-157. *In: Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest.* R.O. Bierregaard, Jr.; C. Gascon; T.E. Lovejoy & R.G.G. Mesquita (eds). Yale University Press, New Haven.
- Dick, C.W.; Etchelecu., G. & Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. **Molecular Ecology** **12**, 753-764.
- Fuchs, E.J.; Lobo, J.A. & Quesada, M. 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. **Conservation Biology** **17**, 1523-1539.
- Galetti, M.; Alves-Costa, C.P. & Cazetta, E. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. **Biological Conservation** **111**, 269-273.
- Ghazoul, J.; Liston, K.A. & Boyle, T.J.B. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. **Journal of Ecology** **86**, 462-473.
- Kato, E. & Hiura, T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. **American Journal of Botany** **86**, 495-501.
- Heideman, P.D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. **Journal of Ecology** **77**, 1059-1079.
- Lamont, B.B.; Klinkhamer, P.G.L. & Witkowski, E.T.F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. **Oecologia** **94**, 446-450.

- Laurance, W.F.; Lovejoy, T.E.; Vasconcelos, H.L.; Bruna, E.M.; Didham, R.K.; Stouffer, C.; Gascon, C.; Bierregaard, R.O.; Laurance, S.G. & Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology** **16**, 605-618.
- Laurance, W.F.; Rankin-de-Merona, J.M.; Andrade, A.; Laurance, S.G.; D'Angelo, S.; Lovejoy, T.E. & Vasconcelos, H. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of amazonian tree communities. **Journal of Tropical Ecology** **19**, 343-347.
- Lepsch-Cunha, N. & Mori, S.A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** **15**, 97-121.
- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs** **58**, 251-269.
- Lieth, H., (Ed.) 1974. **Phenology and seasonality modeling**. Springer Verlag, Berlin.
- Lovejoy, T.E.; Bierregaard Jr, R.O.; Rylands, A.B.; Malcolm, J.R.; Quintela, C.E.; Harper, L.H.; Brown Jr, K.S.; Powell, A.H.; Powell, G.V.N.; Schubart, H.O.R. & Hays, M.B. 1986. pp. 257-285. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *In: Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. M.E. Soulé (ed). Sunderland, Sinauer Associates.
- Malizia, L.R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. **The Condor** **103**, 45-61.
- MCLean R.C. 1919. Studies in the ecology of tropical rain-forest: with special reference to the forests of south Brazil. **Journal of Ecology** **7**, 122-174.
- Mikich, S.B., 2003. Efeitos de uma tempestade tropical sobre a disponibilidade de frutos zoocóricos e seus consumidores em um remanescente de floresta estacional semidecidual do Paraná, Brasil. *In: Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil*, Fortaleza, p.588-590.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests. **Trends in Ecology and Evolution** **10**, 58-62.

- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. pp. 19-36. *In: Forest patches in tropical landscapes*. J. Schelhas & R. Greenberg (eds). Island Press, Washington.
- Pavelka, M.S.M. & Behie, A.M. 2005. The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Allouata pigra*) in Southern Belize. **Biotropica** **37**, 102-108.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Lobo, J.A.; Herrerías-Diego, Y.; Palacios-Guevara, C.; Munguía-Rosas, M.A.; O-Salazar, K.A. & Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees. **Biotropica** **36**, 131-138.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. **Canadian Journal of Botany** **83**, 1305-1316.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic Forest fragment. **Biotropica** **38**, 383-389.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C., Levenson, J.B., 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. *In: Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. R.L. Burgess & D.M. Sharpe (eds). Springer-Verlag, New York. pp. 67-95.
- Restrepo, C.; Gómez, N. & Heredia, S. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. **Ecology** **80**, 668-685.
- Richards, P.W. 1952. **The tropical rain forest**. Cambridge University Press, Londres.
- Rocha, O.J. & Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. **American Journal of Botany** **88**, 1607–1614.
- Rodrigues, E. 1998. **Edge effects on the regeneration of forest fragments in south Brazil**. Tese (PhD. em Biologia) – Harvard University, Cambridge, Massachusetts.

- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. **Conservation Biology** **5**, 18-32.
- Schaefer, H.M. & Schmidt, V. 2002. Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in a tropical lowland forest. **Biotropica** **34**, 244-253.
- Schupp, E.W.; Howe, H.F.; Augspurger, C.K. & Levey, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. **Ecology** **70**, 562-564.
- Smith-Ramirez, C. & Armesto, J.J. 2003. Foraging behaviour of bird pollinators on *Embothrium coccineum* (Proteaceae) trees in forest fragments and pastures in southern Chile. **Austral Ecology** **28**, 53-60.
- Somanathan, H. & Borges, R.M. 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. **Biological Conservation** **94**, 243-256.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? **Evolution** **40**, 117-128.
- Watt, A.S. 1925. On the ecology of British Beechwoods with special reference to their regeneration: part II, sections II and III. The development and structure of Beech communities on the Sussex Downs. **Journal of Ecology** **13**, 27-73.
- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. pp. 3-12. *In: Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. W.F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr. (eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Wunderle Jr, J.M. 1995. Responses of bird populations in a Puerto Rican forest to Hurricane Hugo: the first 18 months. **The Condor** **97**, 879-896.
- Wunderle Jr, J.M. 1999. Pre-and-post-hurricane fruit availability: implications for Puerto Rican parrots in the Luquillo Mountains. **Caribbean Journal of Science** **35**, 249-264.

CAPÍTULO I

Influência da distribuição espacial vertical e horizontal dos indivíduos na fenologia de árvores em três fragmentos de floresta semidecídua no Sul do Brasil.

(Segundo normas da revista Forest Ecology and Management)

Influência da distribuição espacial vertical e horizontal dos indivíduos na fenologia de árvores em três fragmentos de floresta semidecídua no Sul do Brasil.

LUIS FERNANDO ALBERTI^{1,*} and L. PATRÍCIA C. MORELLATO¹,

¹*Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Av. 24-A, 1515 - Bela Vista, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil; *Author for correspondence: (e-mail: muandii@hotmail.com; phone: 19 3526 4216; fax. 19 3434 0009*

Key words: Forest fragmentation, Reproductive phenology, Spatiotemporal scale, Fruit production, Trees

Running head: spatiotemporal variation in tree phenology in South Brazil

Resumo. Apesar da importância da fenologia no entendimento da distribuição de recursos em florestas fragmentadas, há poucos estudos comparando a variação espaço-temporal da atividade reprodutiva de árvores nestes ambientes. Testamos a influência da posição espacial vertical (copas dominantes, co-dominantes, dominadas e oprimidas) e horizontal (entre fragmentos) das copas de árvores na fenologia de espécies nos fragmentos do Morro do Elefante (400 ha), Cerrito (20 ha) e Tabor (15 ha), recobertos por floresta semidecídua em Santa Maria-RS (29°43' S e 53°47' W), durante os anos 2000 a 2005, relacionando os resultados às características gerais dos mesmos, como por exemplo, luz média anual incidente, procurando responder as seguintes perguntas: Para

cada fragmento, fenofase e ano, os grupos de posições verticais de copas diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? Os padrões das diferenças observadas são consistentes na floração e frutificação, ao longo dos anos e entre os fragmentos? Para cada uma das nove espécies comuns a pelo menos dois fragmentos, os mesmos diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? Conjuntamente, nas espécies comuns aos três fragmentos, sem considerar e considerando a influência da densidade populacional e padrão de distribuição espacial horizontal das espécies, os fragmentos diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva da fenofase frutos imaturos dos indivíduos do grupo de espécies estudadas? Nós observamos que árvores dominantes e oprimidas diferiram significativamente mais frequentemente do que árvores com posição de copa intermediária quanto à intensidade da maioria das fenofases nos vários anos de estudo, nos fragmentos do Morro do Elefante e Cerrito, os quais são mais escuros que o Morro Tabor, sugerindo maior limitação da atividade reprodutiva pela luz nos dois primeiros. Resultados diferenciados na floração e frutificação nas comparações entre posições de copas foram mais comuns no Morro Tabor. Ainda no Morro Tabor, em algumas espécies, observamos maior intensidade na fenofase floração, mas menor intensidade na frutificação em relação aos fragmentos do Morro do Elefante e Cerrito, apesar da maior luz média anual incidente no Morro Tabor. Quando consideramos a influência da menor densidade populacional verificada no Morro Tabor na maioria das espécies, verificamos menor intensidade na produção de frutos imaturos no mesmo em relação ao Morro do Elefante. O fato de este último ser o fragmento mais escuro dentre os três e possuir maior densidade na maioria das espécies estudadas quando comparado ao Morro Tabor, sugere que no Morro Tabor possa haver desfavorecimento na intensidade fenológica relacionado ao tamanho

populacional das espécies. Estes resultados indicam que, para as espécies estudadas, dentro dos fragmentos, a maior luz incidente promove a atividade reprodutiva, mas entre os fragmentos a densidade e outros fatores, dependentes da mesma, como visitas de polinizadores devem ser importantes.

Introdução

Os trabalhos pioneiros sobre as variações espaciais de aspectos ecológicos das florestas descreviam sítios preservados quanto as suas características fitossociológicas e ambientais (Mc Lean, 1919; Watt, 1925; Davis & Richards, 1933) e mais raramente abordavam a distribuição de recursos para a fauna (ver Davidson, 1930).

Nos anos que se seguiram, a crescente destruição das florestas no nível global originou pequenas ilhas de vegetação, chamadas de fragmentos (Whitmore, 1997), criou áreas abruptas de transição entre os fragmentos, chamadas de bordas (sensu Ranney et al., 1981) limitadas por áreas urbanas ou cultivadas, chamadas de matriz.

Nas últimas décadas, a preocupação com a extinção de espécies e a busca por meios alternativos de conciliar a atividade humana com a conservação das demais espécies (Ramos & Santos, 2005) direcionou os estudos ecológicos, os quais passaram a focar nas conseqüências da fragmentação florestal sobre espécies animais e vegetais (Aizen & Feinsinger, 1994; Murcia, 1996; Ramos & Santos, 2005, 2006) ou nas conseqüências da extração de indivíduos na estrutura e oferta de recursos na floresta remanescente (Johns 1988; Ghazoul et al., 1998; Fredericksen et al., 1999).

Uma das principais alterações que a fragmentação florestal promove é o aumento da luz incidente nos pequenos fragmentos (Murcia, 1995), mas as respostas dos vegetais a

este aumento não são conclusivas (veja Cunningham, 2000; Burgess et al., 2006). Por exemplo, Smith-Ramirez et al (2003) observaram que em fragmentos pequenos a floração é favorecida e a frutificação não, enquanto nos fragmentos grandes, os quais geralmente possuem menor luminosidade incidente, a probabilidade de que uma flor se transforme em fruto é maior (Quesada et al., 2004). Esta ruptura nos processos de floração e frutificação tem sido creditada principalmente à limitação de polinizadores (Lamont et al., 1993) e é uma ferramenta útil para detectar a parcela de influência dos polinizadores (Somanathan & Borges, 2000), uma vez que atividade reprodutiva é um processo seqüencial (Primack, 1987).

A variação espaço-temporal das características abióticas as quais cada indivíduo dentro de cada fragmento está exposto tem sido relatada como a principal causa da falta de padrões claros de diferenças na atividade reprodutiva entre fragmentos (Aizen & Feinsinger, 1994; Murcia, 1996; Ramos & Santos, 2005). Uma vez que a maioria dos estudos sobre fragmentação florestal aborda somente a variação ambiental horizontal dos fragmentos por períodos breves de tempo, estudando suas implicações em poucas espécies, geralmente arbustos, há uma lacuna no que diz respeito às fontes de variações espaço-temporais e a aplicabilidade das respostas observadas para um número maior de espécies (Debinski & Holt, 2000). O conceito de posição de copa de Kraft (1884) é uma classificação mais confiável do que a tradicional estratificação (M.A. Durlo, S.J. Longhi com. pess., Parker & Brown 2000) e foi utilizada para comparar posições de copa dominantes, co-dominantes, dominadas e oprimidas (ver métodos) quanto à intensidade das fenofases. Em relação à escala temporal, a principal dúvida é se as diferenças na atividade reprodutiva vegetal observadas dentro e entre fragmentos são padrões que se

mantém ao longo do tempo ou são produtos de meras oscilações anuais (Heideman, 1989; Debinski & Holt, 2000).

A densidade populacional e padrão de distribuição espacial das árvores, os quais podem ser relacionados ou não ao tamanho dos fragmentos, têm crescido em importância na compreensão da variação da intensidade da atividade reprodutiva das mesmas (Heideman, 1989) bem como no número de visitas de polinizadores e dispersores de sementes em diferentes fragmentos (ver Ghazoul et al., 1998; Fredericksen et al., 1999; Somanathan & Borges, 2000; Ramos & Santos, 2005, 2006, respectivamente).

Diante do exposto, procuramos verificar se existem variações nas respostas fenológicas dos grupos de indivíduos ou espécies em relação às variações espaço-temporais observadas em três fragmentos florestais, objetivando especificamente, (a) para cada fragmento, fenofase e ano e, posteriormente, com os dados médios do período de estudo, verificar a existência de diferenças quanto à intensidade da atividade reprodutiva entre k grupos de posições de copas (e.g. dominantes, co-dominantes, dominadas, oprimidas) em indivíduos agrupados primeiramente independentemente da espécie a qual pertencem e, posteriormente, dentro das espécies *Nectandra megapotamica* e *Trichilia clausenii*; (b) verificar a existência de diferenças na intensidade da atividade reprodutiva entre os fragmentos em indivíduos de uma mesma espécie e (c) verificar a existência, entre os fragmentos, de diferenças na intensidade da atividade reprodutiva de grupos de indivíduos de espécies comuns aos três fragmentos, sem considerar e considerando a influência da densidade populacional e padrão de distribuição espacial horizontal das espécies.

Procuramos responder as seguintes questões: (a) para cada fragmento, fenofase e ano, os K grupos de posições verticais de copas diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? Os padrões das diferenças observadas são consistentes para as fenofases, isto é entre floração e frutificação, ao longo dos anos e entre os fragmentos? (b) Em *Nectandra megapotamica* e *Trichilia clausenii*, os K grupos de posições de copas diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? Esperamos que as árvores dominantes apresentem maior intensidade em todas as fenofases analisadas, devido a maior exposição à luz do que aquelas oprimidas (Kato & Hiura, 1999). Se os padrões de diferenças entre as posições de copas forem consistentes entre a floração e frutificação, poderíamos supor que não há nenhum fator que atue de forma direcional na transição entre estas fenofases. O mesmo conceito se aplica entre os anos e fragmentos. As possíveis inconsistências serão relacionadas às características gerais dos fragmentos, como por exemplo, luz média anual incidente, área, etc. e permitirão inferir a previsibilidade dos recursos fornecidos, a qual os polinizadores (Aizen & Feinsinger, 1994) e dispersores de sementes são sensíveis (Wright et al., 1999); (c) para cada espécie comum em pelo menos dois fragmentos, estes diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva de seus indivíduos? Uma vez que fragmentos pequenos possuem maiores níveis de luz em relação aos grandes (Murcia, 1995), esperamos que indivíduos de uma mesma espécie localizados nos fragmentos Morro do Cerrito e Morro Tabor, a partir daqui referidos simplesmente como morros do Cerrito e Tabor, com menor área e maior luz incidente, apresentem maior intensidade de atividade reprodutiva em relação àqueles localizados no fragmento Morro do Elefante (a partir daqui referido simplesmente como Morro do Elefante), com maior área, mas menor luz incidente. Tal expectativa está baseada no pressuposto de

que a atividade reprodutiva é maior em indivíduos expostos a maiores níveis de luminosidade, independentemente da atividade dos polinizadores, como observado por Niesenbaum (1993). Se a luz for realmente um importante promotor de atividade reprodutiva em fragmentos pequenos, a mesma tendência predita na floração seria esperada na frutificação. Caso contrário, os resultados poderiam ser creditados a fatores alternativos como a densidade populacional de indivíduos da espécie no local, distribuição espacial dos indivíduos e ainda, limitação de polinizadores (Aizen & Feinsinger, 1994; Gazhoul et al., 1998). Uma vez que densidade populacional e distribuição espacial dos indivíduos são atributos que podem influir na atividade reprodutiva de cada espécie, buscamos verificar até que ponto poderiam apresentar um padrão geral de influência que afetasse o grupo de espécies estudadas. Portanto, nos perguntamos se (d) considerando o grupo de espécies comuns aos três morros, sem considerar e considerando a influência da densidade populacional e padrão de distribuição espacial horizontal das espécies, os morros diferem quanto à intensidade da atividade reprodutiva da fenofase frutos imaturos dos indivíduos pertencentes ao grupo de espécies estudadas?

Se a densidade populacional e o padrão de distribuição espacial dos indivíduos de cada espécie forem importantes na fenologia do grupo de espécies em cada fragmento, quando sua influência é controlada (ponderada), os fragmentos não deveriam diferir quanto à intensidade da fenofase frutos imaturos e quando não controlada, deveria haver favorecimento da intensidade da referida fenofase no fragmento que possuir a combinação ótima das maiores densidades populacionais das espécies estudadas e maior grau de proximidade de indivíduos (padrão agregado), em detrimento do fragmento que possui o conjunto de espécies com menor densidade e provavelmente padrão de

distribuição espacial dos indivíduos aleatório, regular ou raro (Heideman, 1989; Somanathan & Borges, 2000).

Métodos

Áreas de estudo

O presente estudo foi realizado em três fragmentos de florestas, nos morros do Elefante, Cerrito e Tabor, localizados no município de Santa Maria (29°43' S e 53°47' W), região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A região possui clima subtropical do tipo Cfa segundo a classificação climática de Köppen (1948). A temperatura média anual oscila em torno de 19,2 °C, com uma amplitude média mensal de 14,1 a 24,8 °C e a precipitação anual está em torno de 1823 mm (estação meteorológica da Universidade Federal de Santa Maria, período de 1980-2003). Nos morros estudados predominam neo-solos litólicos de matriz basáltica (Streck et al., 2002). A vegetação pertence à floresta estacional semidecidual, sendo muito heterogênea e rica em espécies (Veloso et al., 1991).

Morro do Elefante – com 400 ha, localiza-se a 53°43' W e 29°40' S, 458 m de altitude. É o fragmento mais preservado e possui ligação com outros fragmentos de floresta semidecidual. A trilha utilizada como base para a amostragem de árvores está localizada a cerca de 229 m de altitude e possui cerca de 500 m de comprimento e 3 m de largura.

Morro do Cerrito – com 25 ha, localiza-se a 53°47'W e 29°42'S, possui 246 m de altitude. A trilha principal do Morro do Cerrito possui cerca de 700 m de comprimento e

sua largura varia de 1 a 4 m. Foi originada em 1949 a partir de uma estrada que foi utilizada para a extração de alguns indivíduos arbóreos de valor comercial (Irmão A. Muller, com. pess.) e abrange desde a base do morro até cerca de 100 m do seu pico.

Morro Tabor – com 15 ha, localiza-se a 53°48' W e 29°42' S, possui 244 m de altitude e sofreu extração de madeira e pedras entre os anos de 1942-1950 (Dileta Dias Parcianello, com. pess.). A trilha do Morro Tabor possui cerca de 3 m de largura e 500 m de comprimento.

Os morros foram caracterizados quanto à luz média anual incidente durante caminhada com um luxímetro LI-210 *Photometric Sensor* constituído de um sensor pontual posicionado sobre a palma da mão a 1,30 m de altura, parando há aproximadamente cada 20s para fazer a leitura, entre as 13h30min e 15h30min, com medições a cada estação do ano (datas e número de amostras detalhados na Tabela 1).

Para cada fragmento, caracterizamos a matriz, época e grau de intervenção antrópica, estado atual, estágio de preservação segundo a resolução Cona a nº10 de 1º de outubro de 1993 (CONAMA, 2005), sumarizados na Tabela 1.

Amostragem

Foram amostrados todos os indivíduos com CAP > 31,4 cm no Morro do Elefante e Morro do Cerrito e 94,1 cm no Morro Tabor e, que se encontravam a uma distância menor que 10 m em relação ao centro da trilha. O ponto de corte de 91,4 cm de CAP no Morro Tabor visou obter o maior número de indivíduos férteis com o menor esforço amostral. A amostragem totalizou 500 x 10 m (0,5 ha) em cada morro. Em 11 de setembro de 2002, um forte temporal abriu clareiras nos três morros. Para evitar a

influência deste evento nos resultados das análises nos anos seguintes, foram excluídos das mesmas todos os indivíduos vizinhos às clareiras.

Variáveis utilizadas nas análises estatísticas

Foram coletados três tipos de variáveis: dependentes, independentes categóricas (tratamentos) ou contínuas (co-variáveis) e dependentes ponderadas. Construímos um banco de dados, o qual armazenou todas as variáveis (Quadro 1) onde pode ser visualizado como algumas variáveis dependentes ponderadas foram calculadas.

Variáveis dependentes:

- **I** - intensidade das fenofases botões florais (**B**), antese (**A**), frutos imaturos (**FRI**) e maduros (**FRM**). São os dados fenológicos originais e podem ser visualizados nas colunas 9 a 16 do Quadro 1. A intensidade das fenofases foi obtida observando a copa de cada indivíduo com um binóculo TASCOTM 10 x 25, a cada 14 dias, utilizando os códigos de Fournier (1974) sendo zero ausência da fenofase, 1 – 1-25% da copa apresentando a fenofase, 2 - 26-50% da copa, 3 - 51-75% da copa e 4 - 76-100% da copa. No Morro do Cerrito, coletamos dados de junho de 2000 a dezembro de 2004. No Morro Tabor de junho de 2000 a dezembro de 2003 e no Morro do Elefante de julho de 2002 a dezembro de 2003.

- **SCF** - soma dos códigos de Fournier (coluna 17, Quadro 1), obtida para cada indivíduo, fenofase e dentro de cada ano, somando os códigos anotados em cada data.

- **SCFT** - soma dos códigos de Fournier média para o período de estudo: **SCFT** = $SCF_{2000} + \dots + SCF_{2005} / 5$ (equação 2). **SCF** e **SCFT** são dados fenológicos calculados sobre os dados originais.

Variáveis independentes categóricas (tratamentos) e contínuas (co-variáveis):

- **M** – Fragmentos comparados (coluna 3, quadro 1): Morro do Elefante (**E**), Morro do Cerrito (**C**) e Morro Tabor (**T**).

- **K** - posição das copas (coluna 4, Quadro 1), obtida para cada indivíduo em cada morro, utilizando uma adaptação das posições de copa de Kraft (1884): K1 - copa dominante: a copa do indivíduo em questão está sobre as copas dos três indivíduos mais próximos, K2 - co-dominante: a copa do indivíduo abaixo de um dos três indivíduos mais próximos (valor 2 na coluna 4 o quadro 1), K3 - dominada: abaixo de dois dos três indivíduos mais próximos e K4 - oprimida: abaixo dos três indivíduos mais próximos (valor 4 na coluna 4 do quadro 1). No Morro do Cerrito e Morro do Elefante os indivíduos foram separados em quatro tratamentos de acordo com sua posição de copa (K1, K2, K3 e K4). No Morro Tabor foram contemplados poucos indivíduos com posição K4, de forma que estes foram agrupados à K3;

- **S** - espécie (coluna 2, Quadro 1);

- **Si** - síndrome de dispersão de sementes (coluna 8, Quadro 1, Tabela 2), obtida para cada indivíduo: zoocóricas, anemocóricas e autocóricas (Morellato & Leitão-Filho 1992);

- **Id** - padrão de distribuição espacial (coluna 5, Quadro 1), obtido para todas as espécies com indivíduos nos três morros. A área amostrada nas três trilhas foi

subdividida em parcelas de 20x10 m e o número de indivíduos em cada parcela foi utilizado no cálculo do Índice de Morisita (**Id**), conforme Poole (1974). Se **Id** > 0,95 < 1,05, o padrão de distribuição dos indivíduos é aleatório. Se **Id** > 1,05, o padrão é agregado, e, se **Id** < 0,95, o padrão é regular;

- **De** - densidade populacional, obtida através da soma do número de indivíduos de todas as parcelas utilizadas no cálculo de **Id** (coluna 6, Quadro 1);

- **Du** - duração da fenofase, foi obtida anotando o número de datas de coleta de dados que cada indivíduo permaneceu apresentando uma dada fenofase (coluna 18, Quadro 1);

- **CAP** - circunferência a altura do peito (coluna 7, Quadro 1), obtida em cada indivíduo com auxílio de uma fita métrica. São em sua maioria características de cada indivíduo ou espécie (Quadro 1, colunas 1 a 8).

Análises preliminares

Para cada morro, fenofase, ano de coleta de dados, independentemente e para cada espécie, os valores das variáveis dependentes e independentes contínuas foram testados quanto à normalidade (Teste de Kolmogorov-Smirnov, K-S) e quanto à homogeneidade de variâncias (Teste de Levene, Zar, 1996). Os dados não cumpriram tais premissas, mesmo após testarmos vários tipos de transformação. Não foi possível aplicarmos a ANCOVA, que detectaria e isolaria o efeito das variáveis independentes contínuas **Id**, **De**, **Du**, e **CAP** antes de comparar os tratamentos (**M**) e (**K**) nas análises independentes de espécies como dentro de espécies.

Alternativamente à ANCOVA, testamos a existência de correlação de Spearman significativa entre as variáveis independentes com a soma dos códigos de Fournier **SCF** ponderando-a quando necessário.

Para a comparação 1, correlacionamos dados de **Du**, **CAP** e **SCF** dos indivíduos independentemente da espécie; nas comparações 2 e 3, correlacionamos dados de **Du**, **CAP** e **SCF** dos indivíduos dentro de cada espécie e na comparação 4, correlacionamos dados de **Id** e **De** com dados médios de **SCFTd2** de cada espécie.

Variáveis dependentes ponderadas

Nas correlações calculadas para a comparação 1, **SCF** correlacionou significativamente com **Du** (L.F. Alberti, dados não publicados), sendo ponderado pela mesma para cada indivíduo, originando a variável dependente ponderada soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase (**SCFP**, coluna 20, Quadro 1). A **CAP** não apresentou correlação significativa com **SCF**, não sendo necessária ponderação (L.F. Alberti, dados não publicados).

Nas correlações calculadas para a comparações 2 e 3, os valores de **SCF** correlacionaram significativamente com a **Du** e a **CAP** (L.F. Alberti, dados não publicados), tendo sido ponderados para cada indivíduo originando a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase e **CAP** (**SCFP2**, coluna 21, Quadro 1).

Uma vez que a soma dos códigos de Fournier média para o período de estudo (**SCFT**) foi obtida da média da soma dos códigos de Fournier **SCF** de cada ano (ver equação 2), quando ponderamos **SCF** e **SCFP** automaticamente iremos ponderar **SCFT**, que ponderado passa a se chamar soma dos códigos de Fournier ponderada pela

duração média para o período de estudo independentemente da espécie (**SCFTi**) na comparação 1, que independe das espécies e soma dos códigos de Fournier ponderado pela duração e **CAP** média para o período de estudo para a espécie (**SCFTd2**) nas comparações 2 e 3, dentro de espécies.

Nas comparações 1 e 2, entre posições verticais das copas, não correlacionamos **SCF** com **Id** e **De** devido ao fato destas duas últimas variáveis expressarem a variação horizontal. Na comparação 3, conduzida dentro de espécies, os dados de **Id** e **De** também não poderiam ser usados, pois cada espécie só possui uma **Id** e **De**.

Na comparação 4, selecionamos as espécies que possuíam pelo menos um indivíduo em cada morro, totalizando 11 espécies. Com os dados de **SCFTd2** de cada indivíduo, calculamos a média de **SCFTd2** de cada espécie, na fenofase frutos imaturos e correlacionamos a mesma com o padrão de distribuição espacial **Id** e a densidade populacional **De** (correlação de Spearman). A correlação foi positiva e significativa para ambas (Alberti, dados não publicados). Desta forma, ponderamos **SCFTd2** pela última vez, dividindo seu valor em cada indivíduo por **Id** e **De**, originando **SCFTd3**, que é a soma dos códigos de Fournier ponderada por **Du**, **CAP**, **Id** e **De**.

Comparação 1: Entre K posições das copas em cada morro e fenofase quanto a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases (SCFP) e soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases média para o período de estudo (SCFTi).

Testamos a existência de diferença entre as K posições de copa para cada morro, fenofase e ano através da comparação múltipla dos rankings médios (CMRM) do teste

de Kruskal-Wallis (K-W) da soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase (SCFP) e soma dos códigos de Fournier média para o período de estudo (SCFTi), ambos calculados independentemente da espécie. A hipótese nula prediz que as K posições provém de populações com mesma média de soma de rankings de SCFP ou SCFTi.

Com a finalidade de verificar de forma simples até que ponto os padrões dentro dos morros e fenofases se mantêm entre os anos, nós abrimos mão de técnicas, como por exemplo, cadeias de Markov, para simplesmente citarmos o número e percentagem de comparações K discordantes entre os anos de estudo, ou seja, comparações que mudaram seu estado de não significativa 'ns' para significativa '**' ou vice-versa entre um ano e outro. Cada valor de CMRM pode gerar uma ou duas comparações discordantes: uma quando o valor possuía um estado em um ano, passa para outro estado no ano seguinte e mantém o estado no ano seguinte a este (exemplo 1. ns=> **=> **, 2. **=>**=>ns ou 3. ns=>ns=>**); duas quando o valor oscila (exemplo: ns => ** => ns) em três anos, por exemplo. Com a finalidade de estender as implicações dos resultados da comparação entre as posições de copa nos três morros para a fauna, utilizamos a Tabela 1 e elaboramos a Tabela 2, com o número e percentagem de indivíduos por síndrome de dispersão de sementes em cada K posição de copa e morro.

Comparação 2: Entre K posições das copas quanto a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases e CAP (SCFP2) em Nectandra megapotamica no Morro do Elefante e quanto a SCFP2 e soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases botões florais e antese e CAP média para o período de estudo (SCFTd2) em Trichilia clausenii no Morro do Cerrito

Com a finalidade de testar a consistência da comparação 1 em diferentes espécies comuns e importantes para a fauna, os K tratamentos ‘posição de copa’ foram comparados quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase e **CAP (SCFP2)** para cada fenofase nos anos de 2002 e 2003 em *Nectandra megapotamica* e quanto a **SCFP2** (de junho de 2000 a janeiro de 2005) e a soma dos códigos de Fournier média para o período de estudo **SCFTd2** das fenofases botões florais e antese em *Trichilia clausenii* através da CMRM do Teste de Kruskal-Wallis. Utilizamos somente os valores ponderados, pois não nos interessava estudar a influência da duração e **CAP**. Tais espécies foram escolhidas com base na sua alta densidade de ocorrência bem como importância como produtoras de frutos para a fauna da floresta semidecídua (ver densidade populacional ‘n’ na Tabela 9, Krügel et al. 2006).

Comparação 3: Entre os M morros, dentro de algumas espécies, quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases e CAP dos indivíduos (SCFP2)

Foram selecionadas as espécies que possuíam indivíduos comuns aos dois morros. Para cada espécie, fenofase e ano os morros foram comparados dois a dois quanto aos valores da soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase e **CAP (SCFP2)** utilizando o teste U de Mann-Whitney.

A hipótese nula prediz que a soma de rankings dos valores de **SCFP2** não difere entre os morros. Nos casos em que n era menor que quatro, os valores de **SCFP2** foram simplesmente citados.

Comparação 4: Entre os M morros, naquelas espécies com indivíduos comuns aos três morros, primeiramente quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase frutos imaturos e CAP (SCFP2) e posteriormente quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada adicionalmente quanto ao padrão de distribuição espacial e densidade populacional (SCFTd3).

Uma vez que estávamos interessados em saber de que forma **Id** e **De** influíam na comparação entre os morros, primeiramente, comparamos os três morros quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase frutos imaturos e **CAP**, (**SCFTd2**) e posteriormente, com a ponderação pelo **Id** e **De** (**SCFTd3**) através da CMRM do Teste de Kruskal-Wallis.

Há quatro combinações possíveis de resultados nesta análise: 1. Os morros poderiam diferir com **SCFTd2** e **SCFTd3**, neste caso, **Id** e **De** não possuiriam influência na comparação; 2. Os morros poderiam diferir com **SCFTd2** (sem ponderação, ou seja, considerando a influência de **Id** e **De**) e não diferir com **SCFTd3**, neste caso, **Id** e **De** influiriam de forma significativa na comparação entre morros e o efeito real das mesmas poderia ser avaliado comparando as mudanças dos valores da soma dos ranking médios (RM) nas análises com **SCFTd2** sem (ponderação) e com **SCFTd3** (com ponderação); 3. Os morros poderiam não diferir com **SCFTd2**, mas diferir com **SCFTd3**, neste caso algum fator diferente de **Id** e **De** influenciou na comparação entre morros (poderia ser alguma característica da Tabela 1); e 4. Os morros não diferem tanto com **SCFTd2** como com **SCFTd3** neste caso, **Id** e **De** não influem na comparação. Todas as análises estatísticas conforme Zar (1996).

Resultados

Comparação 1: Entre K posições das copas em cada morro e fenofase quanto a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases (SCFP) e soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases média para o período de estudo (SCFTi).

No Morro do Elefante, 16 (33%) das 48 comparações múltiplas dos rankings médios (CMRM) entre as K posições de copa quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase (SCFP) realizadas de 2002 a 2003 foram significativas. Em 11 (22,9%) destas os indivíduos pertencentes à posição K1 apresentaram SCFP significativamente maior em relação àqueles pertencentes às demais posições (Tabela 3) e em cinco (10,41%), os indivíduos com posição K2 apresentaram SCFP significativamente maior do que aqueles com posição K4. Dentre as fenofases, sete (14,58%) diferenças significativas ocorreram na floração e nove (18,75%) na frutificação. Entre 2002 e 2003, seis de 48 (12,5%) CMRM's foram discordantes (Tabela 3).

No Morro do Cerrito, todas as 38 (26,4%) das 144 CMRM's significativas envolveram indivíduos com posição K1, que apresentaram SCFP significativamente maior em relação àqueles pertencentes às demais posições nas mais diversas fenofases (Tabela 4). Dentre estas, 12 (8,33%) das CMRM's significativas ocorreram na floração e 26 (18,05%) na frutificação. O número de CMRM's discordantes foi 25 (17,36%).

No Morro Tabor, na única diferença significativa (2,8%) em 48 CMRM's realizadas, a qual originou duas CMRM's discordantes (4,61%), em 2002, os indivíduos

com posição K2 produziram significativamente mais botões florais do que aqueles pertencentes a K3 (Tabela 5).

No Morro do Cerrito os resultados das CMRM's que utilizaram a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases para cada ano (SCFP) foram marcadamente semelhantes às que utilizaram a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases com dados médios do período de estudo (SCFTi) (compare as Tabelas 4 e 5 com a Tabela 6, veja a Figura 1A). No Morro Tabor, os resultados das CMRM's que utilizam a SCFP foram, na sua maioria, não significativos, enquanto que os que utilizaram SCFTi apresentaram seis CMRM's significativas em 12 (50%), e K2 apresentou SCFTi significativamente maior que K1 nas fenofases frutos imaturos e maduros (Tabela 6, Figura 1B).

FIGURA 1 A,B

Comparação 2: Entre K posições das copas quanto a soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases e CAP (SCFP2) em *Nectandra megapotamica* no Morro do Elefante e quanto a SCFP2 e soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases botões florais e antese e CAP média para o período de estudo (SCFTd2) em *Trichilia clausenii* no Morro do Cerrito

No Morro do Elefante, em *Nectandra megapotamica*, em 2002, os indivíduos pertencentes à posição K2 apresentaram soma dos códigos de Fournier da fenofase frutos imaturos ponderada pela sua duração e CAP (SCFP2) significativamente maior do que aqueles localizados em K3 (Tabela 7). Esta foi a única CMRM discordante em 36 (2,77%) calculadas. Em *Trichilia clausenii*, no Morro do Cerrito, as mesmas

posições diferiram quanto ao SCFP2 da fenofase botões florais, no ano de 2000, sendo esta a única CMRM discordante em 30 (3%) calculadas (Tabela 8, Figura 2).

No Morro do Cerrito, em *Trichilia clausenii* nenhum dos grupos de indivíduos de uma determinada posição de copa diferiu significativamente de qualquer outro quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração e CAP das fenofases frutos imaturos ($p=1,00$, para todas as CMRM's) e maduros ($p=1,00$ para todas as CMRM's de K2 vs K3 e K3 vs K4, salvo $p=0,75$, em K2 vs K4) média para o período de estudo (SCFTd2).

FIGURA 2

Comparação 3: Entre os M morros, dentro de algumas espécies, quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases e CAP dos indivíduos (SCFP2)

Morro do Cerrito vs Morro do Elefante

Em *Patagonula americana*, *Aiouea saligna* e *Eugenia rostrifolia* os indivíduos localizados no Morro do Cerrito apresentaram maior SCFP2 do que aqueles localizados no Morro do Elefante em todas as fenofases e anos. Em *Casearia sylvestris*, os indivíduos localizados no Morro do Cerrito apresentaram SCFP2 de botões florais (2003) e antese (2002 e 2003) significativamente maior do que aqueles no Morro do Elefante (Tabela 9). Em *C. sylvestris* os indivíduos localizados no Morro do Cerrito mantiveram a vantagem na fenofase frutos em todos os anos, embora sem significância estatística. Em 2002, os indivíduos de *A. saligna* do Morro do Cerrito apresentaram

SCFP2 da fenofase antese significativamente maior daqueles indivíduos localizados no Morro do Elefante.

Os indivíduos de *Nectandra megapotamica* localizados no Morro do Cerrito apresentaram SCFP2 das fenofases botões florais e antese significativamente maiores daqueles localizados no Morro do Elefante em todos os anos de estudo, mas não diferiram estatisticamente quanto a SCFP2 nas fenofases frutos imaturos e maduros, sendo nas duas últimas, o Morro do Elefante registrou as maiores medianas.

Sorocea bomplandii e *Prunus myrtifolia* foram aquelas espécies em que foram registrados as menores diferenças de SCFP2 entre os indivíduos localizados no Morro do Cerrito e no Morro do Elefante (Tabela 9).

Morro Tabor vs Morro do Elefante

Em *P. americana*, os resultados da comparação entre o Morro Tabor e o Morro do Elefante foram discordantes entre as fenofases e anos (Tabela 9). Em *N. megapotamica*, os indivíduos localizados no Morro do Elefante apresentaram maiores valores de SCFP2 do que aqueles localizados no Morro do Tabor, em todas as fenofases e anos, exceção feita a frutos maduros em 2002.

Morro do Cerrito vs Morro Tabor

Em *Patagonula americana*, os indivíduos do Cerrito não diferiram significativamente daqueles do Morro Tabor quanto aos valores de SCFP2 em nenhuma fenofase e ano (Tabela 9, fonte normal). Os indivíduos localizados no Morro Tabor apresentavam valores de SCFP2 maiores daqueles observados no Morro do Cerrito em todas as

fenofases até o ano de 2001. Após 2001 a tendência se inverteu (Tabela 9, em negrito). Em *Nectandra megapotamica*, os indivíduos localizados no Morro do Cerrito apresentaram superioridade em relação àqueles localizados no Morro Tabor quanto aos valores de SCFP2 em todas as fenofases e anos, sendo que a diferença se intensificou a partir de 2002 (Tabela 9). Em *Cupania vernalis*, os dois morros apresentaram valores de SCFP2 muito semelhantes para todas as fenofases e anos.

Comparação 4: Entre os M morros, naquelas espécies com indivíduos comuns aos três morros, primeiramente quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração da fenofase frutos imaturos e CAP (SCFP2) e posteriormente quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada adicionalmente quanto ao padrão de distribuição espacial e densidade populacional (SCFTd3).

Os morros não diferiram significativamente quanto à soma dos códigos de Fournier ponderada somente pela duração da fenofase frutos imaturos e CAP (**SCFTd2**), ou seja, considerando a influência da densidade populacional e padrão e distribuição espacial das espécies ($p= 0,99$ para a comparação CMRM do Teste K-W entre os morros do Elefante e Cerrito, mas $p=0,53$ para as comparações que envolvem o Morro Tabor) e quanto a **SCFTd2** da fenofase frutos imaturos quando ponderada pelo índice de Morisita e densidade populacional (**SCFTd3**), ou seja, sem considerar a densidade populacional e padrão de distribuição espacial das espécies ($p= 0,99$ para todas as CMRM do Teste K-W).

As medianas, em ordem crescente, foram $M= 0,004$ no Morro Tabor, e $M= 0,01$ no morro do Elefante e $M= 0,007$ no Morro do Cerrito nas comparações com **SCFTd2** e

M= 0,0005, para o Morro do Elefante, M= 0,001 para o Morro do Cerrito e M= 0,002 no Morro Tabor nas comparações com **SCFTd3**.

Portanto, os resultados acima se enquadram no caso 4. do item comparação 4: os morros não diferem tanto com **SCFTd2** como com **SCFTd3** e neste caso, **Id** e **De** não influem de forma significativa na intensidade da atividade reprodutiva.

Discussão

Se as posições de copa, isoladamente, fossem capazes de explicar 100% da variação na aquisição de recursos, seria esperado, que nos três morros, todas as CMRM's entre as K posições de copa calculadas com SCFP através da ANOVA não paramétrica de Kruskall-Wallis fossem significativas, o que não ocorreu. O valor máximo foi de 33% no Morro do Elefante e os demais morros apresentaram valores menores, sugerindo que, em cada morro, as posições de copa poderiam diferir ou não, dependendo de outros fatores, como por exemplo, a luz média incidente, densidade populacional e o padrão de distribuição espacial.

Por exemplo, nos morros do Elefante e do Cerrito, que possuem menor luz média anual incidente (ver Tabela 1), houve maior número de diferenças entre as posições e copa do que no Morro Tabor, sendo que a posição K1 apresentou os maiores valores de SCF em relação às demais posições em várias fenofases e anos. A maior limitação de luz no Morro do Elefante foi corroborada pela maior percentagem de CMRM's calculadas com SCFP significativas do que o Morro do Cerrito bem como o fato da posição intermediária K2 ter produzido significativamente mais recursos do que K4, em várias fenofases o que não ocorreu, por exemplo, no Morro do Cerrito.

No Morro Tabor, que possui a maior luz média anual incidente somente 2,8% das CMRM's calculadas com SCFP foram significativas, embora houvesse várias diferenças marginalmente significativas, as quais são importantes, mas não detectadas pelo baixo poder estatístico dos testes não paramétricos (Vieira, 2003). No entanto, tais diferenças acumularam ao longo dos anos e ficaram evidentes quando utilizamos os dados médios para o período de estudo (SCFTi), o qual nas fenofases frutos imaturos e maduros, diferentemente do observado nos morros do Elefante e Cerrito, foi significativamente maior em K2 do que em K1 (Tabela 6, Figura 1), sugerindo baixa limitação de luz, pois K2 é uma posição de copa desvantajosa em relação a K1.

Em locais com maior limitação de luz, como nos morros do Elefante e Cerrito, cada passo que se dá em direção ao solo da floresta é capaz de causar diferenças significativas entre as copas, sendo que as árvores dominantes (K1), apresentam maior atividade reprodutiva, pois vencem a competição pela luz (Kato & Hiura, 1999; Lepsch-Cunha & Mori, 1999). Se a luz penetrar na floresta com maior facilidade, então árvores que possuem posição de copa inferior (K2) poderiam apresentar atividade reprodutiva semelhante ou até superior àquelas que estão em uma posição superior (K1). Isto explicaria a maior intensidade da fenofase frutos imaturos em K2 em relação a K1, no Morro Tabor.

O fato de nos três morros, a frutificação, ter apresentado maior número de diferenças significativas em relação à floração nas CMRM's conduzidas nas mesmas posições de copa sugere que a frutificação é influenciada não somente pela luz incidente. O fato de o referido fenômeno ter ocorrido mais frequentemente no Morro Tabor, que é mais iluminado sugere que o serviço dos polinizadores possa ser uma explicação alternativa para os resultados diferenciados na floração e frutificação.

Os resultados das CMRM's entre posições de copa que utilizaram a soma dos códigos de Fournier SCF em relação aqueles que utilizaram a soma dos códigos de Fournier para a média do período de estudo (SCFTi) indicaram que, no morro do Cerrito, os resultados discordantes, abaixo de 15% dos casos, não foram capazes de modificar a tendência geral das diferenças entre posições de copa, ou seja, em uma determinada fenofase, K1, geralmente diferiria significativamente de K2 e assim por diante. No Morro Tabor, considerando a importância das diferenças marginais, as diferenças discordantes chegariam a 25% dos casos. O Morro do Elefante, embora tenha sido observado só por dois anos, parece ser realmente o mais 'estável' dos três.

Uma vez que as posições de copa diferem mais na frutificação do que na floração, uma das possíveis conseqüências poderia ser a maior incerteza em relação aos recursos oferecidos para os dispersores. A maioria das espécies de aves procura os sítios que fornecem mais frutos (Levey, 1988) e a falta de regularidade ao longo dos anos na oferta de recursos dentro de um mesmo fragmento as obriga a deslocar-se buscando alimento em fragmentos distantes para não passar fome (Blake & Hoppes, 1988). Neste sentido, o Morro do Elefante, que possuiu maior estabilidade entre os anos nos resultados das diferenças entre posições de copa em relação ao Morro Tabor, parece ser um local com maior valor de conservação, principalmente para as espécies de dispersores mais sensíveis às variações temporais nos recursos.

Por outro lado, pode ser que a produção significativamente maior de frutos em K2 no Morro Tabor possa compensar o baixo número de indivíduos zoocóricos no local (ver Tabela 2), aumentando seu valor de conservação. Schaefer & Smith (2002) relataram que copas localizadas no estrato médio são as que produzem frutos com maior

valor nutricional, o que tornaria a maior produção de frutos em K2 no morro Tabor ainda mais importante.

Uma vez que mais de 40% de todos os indivíduos em cada posição de copa e morro possui síndrome de dispersão zoocórica e no Morro do Elefante, na posição K2, a percentagem de indivíduos zoocóricos chega a 95% (Tabela 2), qualquer critério de corte seletivo aplicado aos fragmentos irá remover indivíduos de importância para a fauna (Bawa & Seidler, 1998). Neste sentido, a situação parece ser particularmente preocupante no Morro Tabor, onde apenas 44% dos indivíduos são zoocóricos.

Em *Nectandra megapotamica* a única diferença significativa quanto aos valores de SCFP2, entre as posições intermediárias K2 e K3 na fenofase frutos imaturos em 2002 confirmou a maior limitação de recursos observada no Morro do Elefante, bem como a tendência de maior diferença na fenofase frutificação em relação à floração e o baixo número de resultados discordantes no referido local evidenciados pela comparação 1. Da mesma forma os resultados de *Trichilia clausenii* no Morro do Cerrito corroboraram os resultados da comparação 1.

O fato dos indivíduos de *Casearia sylvestris* e *Nectandra megapotamica*, que ocorrem em baixa densidade no Morro do Cerrito, mais claro, terem apresentado a intensidade da floração significativamente maior do que aqueles em maior densidade no Morro do Elefante, mais escuro, mas apresentarem frutificação apenas razoável, não diferindo do Morro do Elefante sugere que há uma desvantagem no Cerrito que não poderia ser atribuída exclusivamente à luz. Segundo Gazhoul et al. (1998) e Quesada et al. (2004), a baixa densidade populacional de indivíduos pode dificultar a atração de polinizadores e diminuir os níveis de fertilização cruzada, o que explicaria o melhor desempenho na floração e menor na frutificação observado nos indivíduos do Morro do

Cerrito em relação aos do morro do Elefante nestas duas espécies. O fato dos indivíduos de *Nectandra megapotamica* localizados no Morro Tabor terem apresentado resultados menos expressivos em todas as fenofases em relação ao Morro do Cerrito, apesar da maior disponibilidade de recursos abióticos traduzida pela menor G e maior luz média anual no Morro Tabor corrobora esta afirmação.

Os indivíduos de *Patagonula americana*, *Aiouea saligna* e *Eugenia rostrifolia* localizados no Cerrito apresentaram maior SCFP2 em relação àqueles localizados no Morro do Elefante em todas as fenofases e anos, demonstrando que foram pouco sensíveis às condições que causaram a diminuição da intensidade da frutificação observada em *C. sylvestris* e *N. megapotamica* no Cerrito. Outras espécies, como *Sorocea bomplandii*, por exemplo, apresentaram SCFP2 muito semelhante no Morro do Cerrito em comparação com o Morro do Elefante, apesar das diferenças na luz média anual incidente entre os locais, sugerindo que talvez para a maioria das espécies as características dos dois morros deveriam ser mais discrepantes do observado para modificar significativamente os resultados da atividade reprodutiva. Portanto, parece-nos que a existência ou não de diferença irá depender muito da sensibilidade da espécie (Donaldson et al., 2002).

O fato de em *Nectandra megapotamica*, os indivíduos localizados no Morro do Cerrito terem apresentado maior SCFP2 em relação àqueles localizados no Morro Tabor em todas as fenofases e anos, com a diferença se intensificando a partir de 2002 (Tabela 9), indica que há fontes de variação na escala temporal que influíram de forma diferenciada nos morros. Em 2002 ocorreu um forte temporal que causou maiores danos às árvores localizadas no Morro Tabor (obs. pess. do autor), podendo ter sido a causa desta diferença. Tal resultado sugere ainda, que em algumas espécies a intensidade da

atividade reprodutiva possa estar declinando lentamente ao longo dos anos como observado por Bruna & Oli (2005) em *Heliconia acuminata* em fragmentos pequenos em relação à floresta contínua.

Em relação à comparação quatro, as diferenças, embora não significativas, foram favoráveis ao Morro do Elefante e Cerrito antes da ponderação, ou seja, quando o efeito da maior densidade populacional e padrão de distribuição espacial agregado destes locais estavam incluídos no modelo e passaram a serem favoráveis ao morro Tabor após a ponderação, quando sua influência foi removida. Compare a ordenação das medianas de SCFTd2 com SCFTd3. É importante salientar que com a influência da sua baixa densidade populacional e distribuição espacial menos agregada, o Morro Tabor possuía a menor mediana ($M= 0,0004$), passou a possuir a maior mediana dentre os três morros após a ponderação ($M= 0,002$).

Os resultados da comparação 3 e 4 sugerem que há alguma desvantagem nos fragmentos pequenos, principalmente no Morro Tabor, que se intensifica a partir da frutificação e aparentemente é independente de G e da luz média anual incidente. Pois, como seria possível os morros do Elefante e Cerrito, com maior G, menos luz incidente apresentarem correlações significativas positivas entre densidade populacional e grau de agregação dos indivíduos com a intensidade da atividade reprodutiva, produzindo frutos em maior intensidade em relação ao Morro Tabor? (Veja o item variáveis dependentes ponderadas, último parágrafo).

Somente seria possível se não houvesse polinizadores suficientes ou capazes de visitar as árvores no Morro Tabor ou se as maiores densidades populacionais e padrão de distribuição agregado de indivíduos nos morros do Elefante e Cerrito criassem um

efeito em conjunto, o qual favoreceria a atração de polinizadores nestes morros em relação ao Morro Tabor (Somanathan & Borges, 2000).

A carência de polinizadores nativos nos pequenos fragmentos, quando em comparação com reservas maiores, é o principal responsável pelos resultados desfavoráveis relatados na atividade reprodutiva de vegetais em pequenos fragmentos (Aizen & Feinsinger, 1994).

Segundo Smith-Ramirez & Armesto (2003) mesmo com o maior número de flores produzidas pelos indivíduos localizados em fragmentos pequenos, o número de frutos formados nos fragmentos grandes é maior, devido as maiores taxas de visita de polinizadores nativos raros.

A situação só não seria mais limitante, devido ao fato de existirem polinizadores generalistas, os quais realizariam um serviço adicional, diminuindo o impacto negativo da ausência dos polinizadores específicos (Aizen & Feinsinger, 1994), bem como algumas espécies vegetais possuem densidade populacional razoável, com indivíduos mais próximos, mesmo em fragmentos pequenos, Gazhoul et al. (1998), o que favoreceria uma maior percentagem de vôos de polinizadores entre os mesmos ou a vinda de polinizadores residentes em ilhas maiores (Murren 2002) criando um efeito compensatório, como observado por Fuchs et al. (2001), em indivíduos de *Enterolobium ciclocarpum* localizados em pastagem em relação aqueles do interior da floresta.

No Brasil, Tonhasca et al. (2002) não observaram diferenças marcantes na abundância ou diversidade de polinizadores entre floresta secundária (30 anos após o corte), floresta degradada e fragmentos de mata atlântica com 15, 154 e 200 ha, sugerindo que os resultados observados em ilhas por Murren (2002) podem ser

estendidos ao continente, o que explicaria ainda a falta de resultados mais dramáticos na maioria das comparações realizadas entre fragmentos no presente estudo.

Adicionalmente, seria razoável supor, que o Morro do Cerrito, com tamanho pequeno, mas densidades populacionais maiores que no Morro Tabor, tivesse maior capacidade de atrair polinizadores.

Em relação à conservação das espécies, uma vez que a densidade populacional e o padrão de distribuição espacial possuem relação com a intensidade da atividade reprodutiva, a remoção 'seletiva' de indivíduos poderia alterar estes dois parâmetros e conseqüentemente as relações entre polinizadores e plantas, as quais, em floresta tropical possuem na sua grande maioria polinização cruzada dependente de animais (Bawa, 1974).

Agradecimento

A FAPESP, pela bolsa concedida para a realização deste estudo. A L.A. Alberti, P. Signor, T.E. Sangoi, R.V. Kilca e S.C. dos S. Pelentir pela ajuda na coleta de dados.

Referências

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding Systems of Tree Species of a Lowland Tropical Community. *Evolution* 28: 85-92.

- Bawa, K. S. & R. Seidler 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology* 12: 46-55.
- Blake, J. G. H. & Hoppes, W.G. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk* 103: 328-340.
- Bruna, E.M. & Oli, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816-1824.
- Burgess, V.J. Kelly, D., Robertson, A.W., & Ladley, J.J. 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30: 179-190.
- CONAMA 2005. Resolução Cona a nº. 10 de 1º de outubro de 1993. Disponível na internet URL: http://www.barreiros.arq.br/legislacao/leg_federal/conama_10_93_estagios.pdf.htm. Acesso em 26 de junho de 2005.
- Cunningham, S. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768.
- Davidson, V.S. 1933. The tree layer society of the maple-red oak climax forest. *Ecology* 11: 601-606.
- Davies, S.J., & Ashton, P.S. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86: 1786-1795.
- Davis, T.A.W. & Richards, P.W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An Ecological Study of a Limited Area of Tropical Rain Forest. Part II. *Journal of Ecology* 22: 106-155.

- Debinski, D.M. & Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- Donaldson, J., Nanni, I., Zachariades, C., & Kemper, J. 2002. Effects of forest fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- Fredericksen, T. S., Justiniano, M.J.; Rumiz, D., & Aguape, R. 1999. Harvesting free-standing fig trees for timber in Bolivia: potential implications for sustainability *Forest Ecology and Management* 116: 151–161.
- Fournier, L.A.O. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A., Quesada, M. 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17: 1523-1539.
- Ghazoul, J., Liston, K.A. & Boyle, T.J.B. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86: 462-473.
- Heideman, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1079.
- Johns, A.D. 1988. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20: 31-37.
- Kato, E. & Hiura, T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86: 495-501.

- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico, Fundo de Cultura Economica.
- Kraft, G. 1884. *Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben*. Hannover.
- Krügel, M.M., Burger, M.I., Alves, M.A., 2006. Frugivoria por aves em *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) em uma área de floresta estacional decidual no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia* 96: 17-24.
- Lamont, B.B., Klinkhamer, P.G.L., Witkowski, E.T.F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- Lepsch-Cunha, N., Mori, S.A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 97-121.
- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.
- McLean, R.C. 1919. Studies in the ecology of tropical rain-forest: with special reference to the forests of south Brazil. *Journal of Ecology* 7: 122–174
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. *In* História natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato, org.) Editora da Unicamp, Campinas. p.112-140.
- Murcia, C. 1993. Edge effects on the pollination of tropical cloud trees. Tese (PhD Thesis) - Florida University, Miami.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. In: Schelhas, J. & Greenberg, R. (eds.), *Forest Patches in Tropical Landscapes*, pp. 19-36. Island Press, Washington.
- Murren, C.J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* 90: 100-107.
- Niesenbaum, R.A. 1993. Light or pollen – seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera bensoin*. *Journal of Ecology* 81: 315-323.
- Parker, G.G. & Brown, M.J. 2000. Forest canopy stratification – is it useful? *The American Naturalist* 155: 473-484.
- Poole, R.W. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. Tóquio: Mc Graw-Hill.
- Primack, R. B. 1987. Relationships among Flowers, Fruits, and Seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 409-430.
- Quesada, M., Stoner, K.E., Lobo, J.A., Herrerías-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguía-Rosas, M.A., O-Salazar, K.A. & Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Ramalho, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Botânica Brasileira* 18: 37-47.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. *Canadian Journal of Botany* 83: 1305-1316.

- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic forest fragment. *Biotropica* 38: 383-389.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C. & Levenson, J.B. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: Burgess, R.L. & Sharpe, D.M. (eds), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*, pp. 67-95, Springer-Verlag, New York.
- Somanathan, H. & Borges, R.M. 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation* 94: 243-256.
- Schaefer, H. M. & Schmidt, V. 2002. Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in a tropical lowland forest. *Biotropica* 34: 244-253.
- Smith-Ramirez, C. & Armesto, J.J. 2003. Foraging behaviour of bird pollinators on *Embothrium coccineum* (Proteaceae) trees in forest fragments and pastures in southern Chile. *Austral Ecology* 28: 53-60.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S.D., Klant, E., Nascimento, P.C. & Schneider, F. 2002. *Solos do Rio Grande do Sul*. Ed. da UFRGS, Porto Alegre.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understorey herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* 16: 1277-1285.
- Tonhasca, A., Blackmer, J.L., Albuquerque, G.S. 2002. Abundance and diversity of Euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 34: 416-422.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE/Projeto RadamBrasil.
- Viana, V.M.P. & Pinheiro, L.A.F.V. 1998. *Conservação da biodiversidade em*

fragmentos florestais. Série Técnica IPEF 12, 25-42.

Vieira, S. 2003. Bioestatística: tópicos avançados. Campus, Rio de Janeiro.

Watt, A.S. 1925. On the ecology of British Beechwoods with special reference to their regeneration: part II, sections II and III. The development and structure of Beech communities on the Sussex Downs. *Journal of Ecology* 13: 27-73.

Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. pp. 3–12. In: Laurance, W.F. & Bierregaard, Jr., R.O. (eds), *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.

Wright, S.J., Carrasco, C., Calderón, O. & Paton, S. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.

Zar, J.H. 1996. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.

Quadro 1: Modelo do banco de dados para o ano de 2003, com características de cada indivíduo, espécie, dados fenológicos originais e dados fenológicos calculados sobre os dados originais em floresta semidecídua no Sul do Brasil. Legenda das colunas 1 a 18: I = indivíduo, S = espécie, M = morro, K = posição de copa, Id = Índice de Morisita, De = densidade de indivíduos da espécie I, CAP = circunferência a altura do peito, Si = síndrome de dispersão de sementes, F = fenofase (B = botões florais, A= antese, FRI = frutos imaturos e FRA = frutos maduros), 6,6,7,7, ..., 12, 12 = meses do ano, SCF = soma dos códigos de Fournier, Du = duração das fenofases.

Características dos indivíduos/espécies								Dados fenológicos originais								Dados fenológicos calculados sobre os dados originais				
Colunas								colunas								Colunas				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
I	S	M	K	Id	De	CAP	Si	F	6	6	7	7	...	12	12	SCF	Du	SCF/CAP	SCFP= SCF/Du	SCFP2=(SCF/Du)* (1/CAP)
1	2	C	4	1,2	5	89	Zdo	B	0	1	3	0	..	0	0	4	2	0,044	2	0,022
1	2	C	4	1,2	5	89	Zdo	A	0	0	1	1	...	0	0	2	2	0,022	2	0,011
1	2	C	4	1,2	5	89	Zdo	FRI	0	0	0	1	...	0	0	1	1	0,011	1	0,011
1	2	C	4	1,2	5	89	Zdo	FRM	0	0	0	0	...	1	0	1	1	0,011	1	0,011
...
693	8	E	2	1,1	3	178	Auto	B	4	2	2	2	...	0	0	10	4	0,05	2,5	0,0125
693	8	E	2	1,1	3	178	Auto	A	0	1	1	0	...	0	0	2	2	0,001	1	0,001
693	8	E	2	1,1	3	178	Auto	FRI	0	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0
693	8	E	2	1,1	3	178	Auto	FRM	0	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1: Área (A) em hectares, luz incidente (L) em Kilo Lux (Klx) \pm o desvio padrão e n amostral entre parêntesis, exposição predominante (E.P.), matriz, época e grau da intervenção antrópica, estado atual e estágio de preservação segundo a resolução Cona a nº10 de 1º de outubro de 1993 (CONAMA, 2005) dos morros (M) estudados em floresta semidecídua no Sul do Brasil.

M	A	L	E.P.	matriz	Ano e grau	Estado atual	Estágio de preservação
Morro do Elefante	400	1,03 \pm 3,3 (1435) ^E	Sul	Campo e capoeirões	1940 - extração seletiva		
Morro do Cerrito	20	1,87 \pm 5,7 (1318) ^C	Norte	Campo, capoeirões e áreas urbanas	1949 - extração seletiva, roças	Eventual extração seletiva de	vegetação secundária em estágio médio de regeneração
Morro Tabor	15	5,4 \pm 8,9 (1186) ^T	Norte	Campo, capoeirões e áreas urbanas	1942 - queima, extração de pedras, madeira	de madeira	

Datas das medições de luz:

^E - 2.10.2002, 25.12.2002, 21.03.2003 e 6.08.2003

^C - 1.10.2002, 27.12.2002, 22.03.2003 e 8.08.2003

^T - 28.09.2002, 26.12.2002, 23.03.2003 e 7.08.2003

Tabela 2: Número e percentagem de indivíduos (entre parêntesis) zoocóricos (Z), anemocóricos (A) e autocóricos (AU) nos morros do Elefante (E), Cerrito (C) e Tabor (T) nas posições de copa dominante (K1), co-dominante (K2), dominada (K3) e oprimida (K4).

Legenda: **n.d.** = sem dados.

M	K1			K2			K3			K4			Total
	Z	A	AU	Z	A	AU	Z	A	AU	Z	A	AU	
E	54 (87)	8 (13)	0 (0)	79 (95)	4 (5)	0 (0)	55 (93)	3 (5)	1 (2)	74 (95)	4 (5)	0 (0)	282
C	24 (60)	10 (25)	6 (15)	41 (77)	11 (21)	1 (2)	113 (88)	9 (7)	6 (4)	17 (68)	1 (4)	7 (28)	246
T	11 (44)	10 (40)	6 (16)	4 (44)	4 (44)	1 (12)	2 (66)	1 (33)	0 (0)	n.d.	n.d.	n.d.	39

Tabela 3: Matriz de valores das probabilidades de erro do teste de Kruskal-Wallis para as comparações múltiplas dos rankings da soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases (SCFP) botões florais (B), antese (A), frutos imaturos (FRI) e frutos maduros (FRM) comparando copas dominantes (K1), co-dominantes (K2), dominadas (K3) e oprimidas (K4) no Morro do Elefante. Dados de julho de 2002 a dezembro de 2003. Valores em negrito: diferenças significativas (**) considerando a probabilidade mínima de erro de 5%, valores em letra normal: diferenças não significativas (ns).

F	2002			2003				
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
B	K2	0,47			K2	1,00		
B	K3	0,10	1,00		K3	1,00	0,18	
B	K4	0,02	1,00	1,00	K4	0,01	0,00	0,42
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
A	K2	0,52			K2	1,00		
A	K3	0,04	1,00		K3	0,23	0,11	
A	K4	0,00	0,44	1,00	K4	0,00	0,00	0,46
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
FRI	K2	1,00			K2	0,66		
FRI	K3	0,04	0,21		K3	0,00	0,09	
FRI	K4	0,00	0,00	0,64	K4	0,00	0,00	0,74
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
FRM	K2	1,00			K2	0,56		
FRM	K3	1,00	0,82		K3	0,03	1,00	
FRM	K4	1,00	1,00	1,00	K4	0,00	0,01	0,48

Tabela 4: Matriz de valores das probabilidades de erro do teste de Kruskal-Wallis para as comparações múltiplas dos rankings da soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fases (SCFP) botões florais (B), antese (A), frutos imaturos (FRI) e frutos maduros (FRM) comparando copas dominantes (K1), co-dominantes (K2), dominadas (K3) e oprimidas (K4) no Morro do Cerrito. Dados de junho de 2000 a dezembro de 2005. Valores em negrito: diferenças significativas (**) considerando a probabilidade mínima de erro de 5%, valores em letra normal: diferenças não significativas (ns).

F	2000			2001			2002			2003			2004			2005		
	K1	K2	K3	K1	K2	K3	K1	K2	K3	K1	K2	K3	K1	K2	K3	K1	K2	K3
B	K2 1,00			K2 0,33			K2 1,00			K2 0,08			K2 1,00			K2 1,00		
B	K3 1,00	0,95		K3 0,02	1,00		K3 1,00	1,00		K3 0,00	0,41		K3 0,08	1,00		K3 1,00	1,00	
B	K4 1,00	1,00	0,61	K4 0,01	0,88	1,00	K4 0,02	0,13	0,10	K4 0,00	0,70	1,00	K4 0,00	0,11	0,53	K4 1,00	1,00	1,00
A	K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00		
A	K2 1,00			K2 0,44			K2 0,13			K2 0,35			K2 0,01			K2 1,00		
A	K3 1,00	1,00		K3 0,02	1,00		K3 0,19	1,00		K3 0,00	0,13		K3 0,00	1,00		K3 1,00	1,00	
A	K4 0,97	1,00	1,00	K4 0,17	1,00	1,00	K4 0,15	1,00	1,00	K4 0,00	0,58	1,00	K4 0,00	0,60	0,18	K4 1,00	1,00	1,00
FRI	K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00		
FRI	K2 0,38			K2 0,00			K2 0,03			K2 0,00			K2 0,04			K2 1,00		
FRI	K3 0,07	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,02	1,00	
FRI	K4 0,90	1,00	1,00	K4 0,00	0,54	1,00	K4 0,09	1,00	1,00	K4 0,01	1,00	1,00	K4 0,00	0,64	0,21	K4 0,34	1,00	1,00
FRM	K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00			K1 1,00		
FRM	K2 0,30			K2 0,00			K2 0,00			K2 0,00			K2 0,00			K2 0,49		
FRM	K3 0,16	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,00	1,00		K3 0,01	1,00	
FRM	K4 1,00	1,00	1,00	K4 0,00	1,00	1,00	K4 0,01	1,00	1,00	K4 0,33	1,00	1,00	K4 0,00	0,58	0,76	K4 0,02	1,00	1,00

Tabela 5: Matriz de valores das probabilidades de erro do teste de Kruskal-Wallis para as comparações múltiplas dos rankings da soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases (SCFP) botões florais (B), antese (A), frutos imaturos (FRI) e frutos maduros (FRM) comparando copas dominantes (K1), co-dominantes (K2), dominadas (K3) e oprimidas (K4) no Morro Tabor. Dados de junho de 2000 a dezembro de 2003. Valores em negrito: diferenças significativas (**) considerando a probabilidade mínima de erro de 5%, valores em letra normal: diferenças não significativas (ns).

F	2000		2001		2002		2003					
	K1	K2	K1	K2	K1	K2	K1	K2				
B	K2	1,00		K2	1,00		K2	1,00		K2	1,00	
B	K3	1,00	1,00	K3	1,00	1,00	K3	0,07	0,04	K3	1,00	1,00
		K1	K2		K1	K2		K1	K2		K1	K2
A	K2	0,18		K2	1,00		K2	1,00		K2	1,00	
A	K3	0,75	1,00	K3	1,00	1,00	K3	0,17	0,39	K3	1,00	1,00
		K1	K2		K1	K2		K1	K2		K1	K2
FRI	K2	0,09		K2	0,14		K2	1,00		K2	1,00	
FRI	K3	0,97	1,00	K3	1,00	0,28	K3	0,18	0,48	K3	1,00	1,00
		K1	K2		K1	K2		K1	K2		K1	K2
FRM	K2	0,35		K2	0,20		K2	1,00		K2	1,00	
FRM	K3	1,00	0,87	K3	0,81	0,07	K3	0,54	0,76	K3	1,00	1,00

Tabela 6: Matriz de valores das probabilidades de erro do teste de Kruskal-Wallis para comparações múltiplas dos rankings da soma dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases botões florais (B), antese (A), frutos imaturos (FRI) e frutos maduros (FRM) média do período de estudo (SCFTi) comparando copas dominantes (K1), co-dominantes (K2), dominadas (K3) e oprimidas (K4) com dados de junho de 2000 a dezembro de 2005 no Morro do Cerrito e comparando K1, K2 e K3 com dados de junho 2000 a dezembro de 2003 no Morro Tabor. Valores em negrito: diferenças significativas (**) considerando a probabilidade mínima de erro de 5%, valores em letra normal: diferenças não significativas (ns).

		Cerrito			Tabor		
F		K1	K2	K3	F	K1	K2
B	K2	0,80			B	K2	0,80
B	K3	0,01	0,94		B	K3	0,01 0,94
B	K4	0,03	0,63	1,00			
		K1	K2	K3		K1	K2
A	K2	0,66			A	K2	0,66
A	K3	0,05	1,00		A	K3	0,05 1,00
A	K4	0,29	1,00	1,00			
		K1	K2	K3		K1	K2
FRI	K2	0,00			FRI	K2	0,00
FRI	K3	0,00	1,00		FRI	K3	0,00 1,00
FRI	K4	0,00	1,00	1,00			
		K1	K2	K3		K1	K2
FRM	K2	0,00			FRM	K2	0,00
FRM	K3	0,00	1,00		FRM	K3	0,00 1,00
FRM	K4	0,00	1,00	1,00			

Tabela 7: Matriz de valores das probabilidades de erro do teste de Kruskal-Wallis para as comparações múltiplas dos rankings da soma anual da intensidade dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases botões florais (B), antese (A), frutos imaturos (FRI) e frutos maduros (FRM) e pela CAP (SCFP2) comparando copas dominantes (K1), co-dominantes (K2), dominadas (K3) e oprimidas (K4) para a espécie *Nectandra megapotamica* no Morro do Elefante. Dados de julho de 2002 a dezembro de 2003. **n.d.** - sem dados. Valores em negrito: diferenças significativas (**) considerando a probabilidade mínima de erro de 5%, valores em letra normal: diferenças não significativas (ns).

F		2002			2003			
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
B	K2	1,00			K2	1,00		
	K3	1,00	1,00		K3	1,00	1,00	
	K4	0,96	0,47	1,00	K4	1,00	0,92	1,00
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
A	K2	1,00			K2	1,00		
A	K3	1,00	0,91		K3	1,00	1,00	
A	K4	1,00	0,24	1,00	K4	1,00	1,00	1,00
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
FRI	K2	1,00			K2	0,57		
FRI	K3	0,43	0,03		K3	1,00	1,00	
FRI	K4	0,61	0,07	1,00	K4	1,00	0,20	1,00
		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
FRM	K2	n.d.	n.d.	n.d.	K2	1,00		
FRM	K3	n.d.	n.d.	n.d.	K3	1,00	0,73	
FRM	K4	n.d.	n.d.	n.d.	K4	1,00	0,29	1,00

Tabela 8: Matriz de valores das probabilidades de erro do teste de Kruskal-Wallis para comparações múltiplas dos rankings da soma anual da intensidade dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases botões florais (B) e antese (A) e CAP (SCFP2) comparando copas co-dominantes (K2), dominadas (K3) e oprimidas (K4) para a espécie *Trichilia clausenii* no Morro do Cerrito. Dados de junho de 2000 a dezembro de 2005. Os dados de frutos imaturos e maduros continham muitos zeros e foram excluídos desta análise bem como a posição K1, que foi excluída, pois só havia um indivíduo. Valores em negrito: diferenças significativas (**) considerando a probabilidade mínima de erro de 5%, valores em letra normal: diferenças não significativas (ns).

F	2000			2001			2002			2003			2004			2005		
	K2	K3		K2	K3		K2	K3		K2	K3		K2	K3		K2	K3	
B	K3	0,02		K3	1,00		K3	1,00		K3	1,00		K3	1,00		K3	1,00	
B	K4	1,00	1,00	K4	1,00	1,00	K4	0,22	0,29	K4	0,71	1,00	K4	0,83	1,00	K4	1,00	
	K2	K3		K2	K3		K2	K3		K2	K3		K2	K3		K2	K3	
A	K3	1,00		K3	1,00		K3	0,36		K3	1,00		K3	0,07		K3	1,00	
A	K4	1,00	1,00	K4	1,00	1,00	K4	0,08	0,40	K4	0,43	0,75	K4	1,00	1,00	K4	1,00	

Tabela 9: Resultados das comparações entre os morros do Cerrito (C), Elefante (E) e Tabor (T) através do Teste U de Mann-Whitney quanto à soma de rankings dos valores da soma anual dos códigos de Fournier ponderada pela duração das fenofases (F) botões florais (B), antese (A), frutos imaturos (FrI) e frutos maduros (FRM) e pela CAP (SCFP2). Dados de junho de 2000 a dezembro de 2005. n = número de indivíduos.

Família	Espécie	F	Ano	Cerrito x Elefante		Tabor x Elefante		Cerrito x Tabor		
				U	P	U	P	U	P	
Boraginaceae	<i>Patagonula americana</i> L.			C	n=5	E	n=2	T	n=2	
		B	2000					7	0,35	
		B	2001					0,0034	0,0032	
		B	2002	0,004	0	0	0	0,004	0	
		B	2003	0,0152	0,013	0,018	0,013	0,0152	0,018	
		A	2000					6	0,25	
		A	2001					0,0034	0,0019	
		A	2002	0,0045	0	0	0	0,0045	0	
		A	2003	0,024	0,0388	0,0153	0,0388	0,024	0,0153	
		FrI	2000					8	0,47	
		FrI	2001					0,003	0	
		FrI	2002	0,004	0	0	0	0,004	0	
		FrI	2003	0,011	0,0086	0,051	0,0086	0,011	0,051	
		FrA	2000					8	0,47	
		FrA	2001					0,003	0	
		FrA	2002	0,004	0	0	0	0,004	0	
FrA	2003	0,0077	0,0065	0	0,0065	0,0077	0			
Flacourtiaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.			C	n=11	E	n=4	T	0	
		B	2002	8	0,07					
		B	2003	6	0,03					
		A	2002	0	0,001					
		A	2003	6	0,03					
		FrI	2002	12	0,22					
		FrI	2003	0,023	0					
		FrA	2003	0,0134	0,002					
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meissner			C	n=9	E	n=9	T	0	
		B	2002	29	0,30					
		B	2003	20	0,07					
		A	2002	16	0,03					
		A	2003	20	0,07					
		FrI	2002	0,02	0					
		FrI	2003	0,018	0,003					
		FrA	2002	0,007	0					
	FrA	2003	0,0122	0						
	<i>Nectandra megapota</i> (Spreng.) Mez				C	n=7	E	n=32	T	n=3
		B	2000					0,0221	0,0103	
		B	2001					0,038	0,016	
		B	2002	65	0,09	0,0107	0,0173	0,025	0,0107	
		B	2003	33	0,002	0,0045	0,0147	0,032	0,0045	
		A	2000					0,029	0,0108	
		A	2001					0,0255	0,0143	
		A	2002	48	0,02	0,009	0,0143	0,0217	0,009	
		A	2003	13	1x10 ⁻⁴	0,0027	0,0147	0,0358	0,0027	
FrI		2000					0,0246	0,0186		
FrI	2001					0,0121	0,0205			
FrI	2002	101	0,70	0,012	0,0206	0,0204	0,012			
FrI	2003	68	0,11	0,007	0,0127	0,0061	0,007			
FrA	2000					0,0165	0,0084			
FrA	2001					0,0075	0,0028			
FrA	2002	94	0,53	0,028	0,015	0,033	0,028			
FrA	2003	89,5	0,41	0,0055	0,0122	0,0093	0,005			
continua...										

Continuação Tabela 9									
Família	Espécie	F	Ano	Cerrito x Elefante		Tabor x Elefante		Cerrito x Tabor	
				U	P	U	P	U	P
Meliaceae	<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.			C	n=5	E	n=2	T	n=2
		B	2003	578	0,61				
		A	2002	277	6x10 ⁻⁴				
		A	2003	573	0,57				
		FrI	2002	592	0,72				
		FrI	2003	467,5	0,08				
		FrA	2002	0,0022	0				
		FrA	2003	0,0003	0,0044				
Moraceae	<i>Sorocea bomplandii</i> (Baill.) Burger, Lenj			C	n=6	E	n=5	T	n=0
		B	2002	15	0,99				
		B	2003	11,5	0,53				
		A	2002	15	0,99				
		A	2003	10,5	0,42				
		FrI	2002	12	0,24				
		FrI	2003	0,017	0,006				
		FrA	2002	0,005	0,01				
FrA	2003	0,01	0						
Myrtaceae	<i>Eugenia rostrifolia</i> D. Legrand			C	n=7	E	n=10	T	n=0
		B	2002	0,016	0				
		B	2003	0,017	0,008				
		A	2002	0,011	0				
		A	2003	0,015	0,007				
		FrI	2002	26	0,41				
		FrA	2002	33	0,88				
Rosaceae	<i>Prunus myrtilifolia</i> (L.) Urban			C	n=5	E	n=14	T	n=1
		B	2000					0,019	0,022
		B	2001					0,021	0,025
		B	2002	0,016	0,011	0,030	0,011	0,016	0,030
		B	2003	0,014	0,022	0,031	0,022	0,014	0,031
		A	2000					0,011	0,014
		A	2001					0,011	0,011
		A	2002	0,007	0,008	0,011	0,008	0,007	0,011
		A	2003	0,008	0,021	0,008	0,021	0,008	0,008
		FrI	2000					0,017	0
		FrI	2001					0,015	0
		FrI	2002	0,01	0,01	0	0,01	0,01	0
		FrI	2003	0,01	0,01	0	0,01	0,01	0
		FrA	2000					0,01	0
		FrA	2001					0,01	0
FrA	2002	0,002	0,005	0	0,005	0,002	0		
FrA	2003	0,006	0,002	0	0,002	0,006	0		
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.			C	n=10	E	n=69	T	n=2
		B	2000					0	0
		B	2001					0,021	0,020
		B	2002					0,017	0,01
		B	2003	217,5	0,06	0,02	0,012	0,02	0,02
		A	2000					0,015	0,012
		A	2001					0,017	0,019
		A	2002					0,017	0,014
		A	2003	226,4	0,09	0,019	0,011	0,018	0,019
		FrI	2000					0,02	0,02
		FrI	2001					0,009	0,015
		FrI	2002					0,014	0,006
		FrI	2003	262,5	0,25	0,01	0,007	0,011	0,01
		FrA	2000					0,013	0,017
		FrA	2001					0,005	0,015
		FrA	2002	296,5	0,52	0,006	0,009	0,01	0,006
FrA	2003	218,5	0,06	0,007	0,004	0,008	0,007		

Legendas das figuras

Figura 1: Box-plot contendo a mediana, mínimo \perp e máximo, \top , \square primeiro e terceiro quartis dos valores da soma dos códigos de Fournier para a média do período de estudo (SCFTi) nas K posições de copa no Morro do Cerrito (A) e Morro Tabor (B). Fenofases: Δ Botões florais • Antese o Frutos imaturos \square Frutos maduros. K1 - copas dominantes (Cerrito n= 40, Tabor, n= 21); K2 - copas co-dominantes (Cerrito n= 53, Tabor n= 9); K3 - copas dominadas (Cerrito n= 128, Tabor n= 3) e K4 - copas oprimidas (Cerrito n= 25). Morro do Cerrito: dados de junho 2000 a dezembro 2005 e Morro Tabor de junho 2000 a dezembro 2003.

Figura 2: Box-plot contendo a média (\circ 2000, \square 2001, * 2002, \bullet 2003, \blacksquare 2004 e \blacktriangle 2005), o erro padrão \square e o desvio padrão ($\top \perp$) dos valores da soma da intensidade dos códigos de Fournier da fenofase antese ponderada pela sua duração e CAP (SCFP2) nas K posições de copas de *Trichilia clausenii* no Morro do Cerrito. K2 - copas co-dominantes, n= 15 indivíduos para cada ano, K3 - copas dominadas, n=33 e K4 - copas oprimidas, n=3. A posição K1 foi excluída, pois só havia um indivíduo.

Figura 1

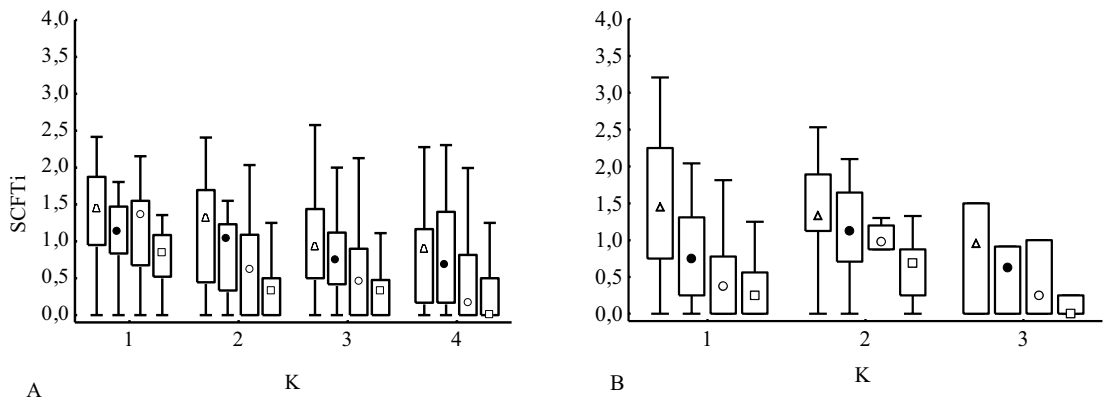
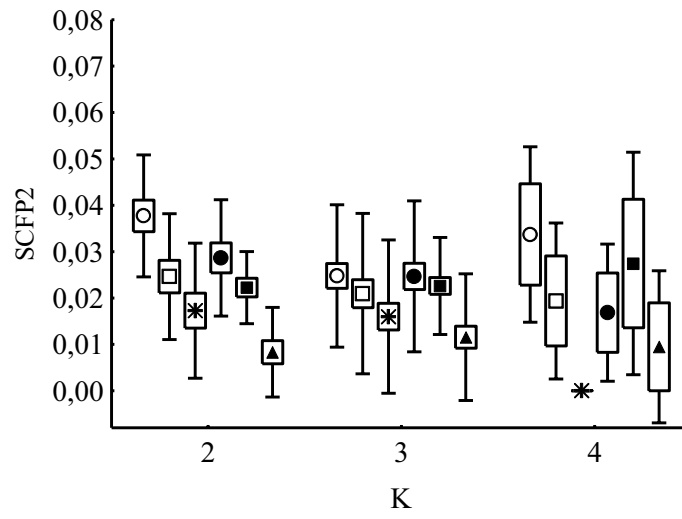


Figura 2



CAPÍTULO II

Edge influence on the reproductive phenology of the balsam tree *Myrocarpus frondosus* (Fabaceae) in the Brazilian Semideciduous forest

(Segundo normas da revista Forest Ecology and Management)

Edge influence on the reproductive phenology of the balsam tree Myrocarpus frondosus (Fabaceae) in the Brazilian Semideciduous forest

LUIS FERNANDO ALBERTI^{1,*} and L. PATRÍCIA C. MORELLATO¹,

¹Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Plant Phenology and Seed Dispersal Group, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Av. 24-A, 1515 - Bela Vista, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil; *Corresponding Author: (e-mail: nuandii@rc.unesp.br); phone: + 55 XX 19 3526 4205; fax. +55 XX 19 3434 0009

Key words: Edge effect, Forest fragmentation, Myrocarpus frondosus, Phenology, Semi-deciduous forest

Running head: Edge effect on the reproductive phenology of Myrocarpus frondosus Allem. (Fabaceae)

Abstract. The creation of forest edges affects the reproductive phenology of plants, the distribution of resources and the dynamics of plant and animal populations between forest edge and interior. The balsam or cabreúva, Myrocarpus frondosus (Fabaceae), is an overstorey tree of Brazilian forests, with a high commercial value due to its quality timber and the essential oil exploited for perfumery. M. frondosus is popularly used for its anti-inflammatory and wound healing properties, and is generally included on reforestation programs. The present study compares the reproductive phenology of the

balsam tree on the edge and in the interior of a semideciduous forest in Southern Brazil, and discusses the implications to its ecology and management. We sought to answer some specific questions: (1) does flower and fruit production, reproductive success, mean fruit size, mean seed number (reproductive variables) and number of seedlings differ between the forest edge and interior? (2) Are the reproductive variables of M. frondosus related to one another and to the height, circumference at breast height (CBH), slenderness index (height/CBH) (individual variables), and distance between trees? The light incidence, reproductive variables and number of seedlings were estimated in the forest edge and interior. The incident light was significantly higher on the edge than in the interior of the forest, as well as the number of flowers, inflorescences and fruits produced by the balsam trees. Instead, the reproductive success, mean fruit size and mean seed number did not differ between environments, suggesting more efficient exploitation of resources in the interior of the forest. The number of seedlings of Myrocarpus was larger in the interior than in the forest edge, indicating better conditions for establishment. The slenderness index and the smallest mean distance between trees were positively related to the reproductive activity of Myrocarpus on the forest edge. In the interior of the forest, the relationship between the individual and reproductive variables was less noticeable, and the environment heterogeneity had considerably influenced the results. Myrocarpus frondosus was important for yielding resources on edge of the forest fragment studied, even though the genetic quality of the seeds produced is unknown. The individual variables helped to understand the differences in the reproductive activity between the forest edge and interior and should be considered in the conservation plans of species on fragmented habitats.

1. Introduction

The process of forest fragmentation has reduced large areas of natural forests into small islands of vegetation (Whitmore, 1997). Understanding the consequences of fragmentation and edge formation is fundamental when selecting fragments that are favorable for the maintenance of wildlife as well as in the planning of reserves (Viana and Pinheiro, 1998). The creation of edges could affect the reproductive phenology of plants, the distribution of resources and the dynamics of plant and animals populations between forest edge and interior (Restrepo et al., 1999).

No consensus has yet been reached about whether edge and isolation factors favors or disfavors the different aspects of plant reproductive ecology and the organisms which depend on them (Restrepo et al., 1999; Dick, 2001; Fuchs et al., 2001; Galetti et al., 2003; Dick et al., 2003; Ramos and Santos, 2005). Instead, Aguilar et al. (2006) describe a tendency to an overall large and negative effect of fragmentation on pollination and plant reproduction, caused most likely by pollination limitation. Nevertheless, most studies that investigate the natural impacts of habitat fragmentation have evaluated fragments of different sizes or isolated trees and trees in the interior of forests (e.g. Tomimatsu and Ohara; 2002; Dick et al., 2003). Studies that specifically compare the edge with the interior of a forest are less common (e.g. Restrepo et al.; 1999; Tomimatsu and Ohara, 2004; Ramos and Santos, 2005).

The abiotic resources are available for the plants according to the structure of the forest (see Restrepo et al., 1999; Lepsch-Cunha and Mori, 1999; Kato and Hiura, 1999; Ramos and Santos, 2005), and seem to have a greater influence on flowering than on later stages (Fuchs et al., 2001), which are mainly affected by the number of visits by

pollinators (Aizen and Feinsinger, 1994; Rocha and Aguilar, 2001; Aguilar et al., 2006). By relating different phases in the life cycle of plants, for example, the number of flowers with the number of fruits produced, it would be possible to detect at which phase the individuals inhabiting the edge or the interior of a forest show gaps in their reproductive activity. Those small scale events would help to detect possible sources influencing the plant reproductive process, with important applications for the management and conservation of species in fragmented environments (Somanathan and Borges, 2000).

The balsam Myrcarpus frondosus (Fabaceae), usually known as cabreúva, incense, common sassafras or Brazilian Myrcarpus, is a slow growth, canopy to emergent tree, reaching 20 to 30 m in height and 94 to 314 cm in circumference at breast height (CBH), dispersed over the main forest formations of Brazil, from Bahia to Rio Grande do Sul, east Paraguai and northeast Argentina (Lorenzi, 1998; Carvalho, 1994). The species is deciduous, semi-heliophytic and selectively hydrophytic, found preferentially in the overstorey of the semideciduous forest, regenerating easily in edges and secondary growth areas. Maybe the most threatened Brazilian forest vegetation, the semideciduous forest is highly fragmented over all its area of occurrence, and includes a great diversity of species, several of them with market value for timber industry (Carvalho, 1994; Ruschel et al., 2003). The balsam tree has a high commercial value due to the timber quality of its high density wood (Ruschel et al., 2003). The essential oil, known as cabreúva oil, extracted by steam distillation of the bark wood chips, is exploited for perfumery (Opdyke and Letizia, 1982). A macerate in water prepared from cabreúva is popularly used for its anti-inflammatory and wound healing properties in the Brazilian tropical Atlantic forest (Di Stasi et al., 2002). Programs of reforestation

and to recover degraded areas include M. frondosus (Carvalho, 1994), increasing the demand for seeds. Myrocarpus flowers are hermaphrodites, yellow, about 1 cm long, arranged in small cylindrical, axilar or terminal racemes, 2 to 10 cm in length; are probably auto-incompatible (Larson and Barret, 2000) and pollinated by generalist bees, a common pollinator for Fabaceae (Carvalho and Oliveira, 2003). The elliptical fruits are yellow, plane, winged, indehiscent, wind-dispersed pods which contain one or two seeds in their central region (Carvalho, 1994). M. frondosus flowers from September to November and fruits are produced from October to March, and no differences were observed between the individuals on the forest edge and in the forest interior with regard to flower and fruiting onset, synchrony, or peak (L.F. Alberti, pers. obs.).

Therefore, the aim of the present study was to compare the reproductive phenology of the balsam tree Myrocarpus frondosus (Fabaceae) on the edge and in the interior of a semideciduous forest, and discuss the implications to its ecology and management. We sought to answer some specific questions: (1) does flower and fruit production, reproductive success, mean fruit size, mean seed number (reproductive variables) and number of seedlings of M. frondosus differ between the forest edge and interior? (2) Are the reproductive variables of M. frondosus on the edge and in the forest interior related to one another and to the height, circumference at breast height (CBH), slenderness index (individual variables) and distance between trees?

Due to the positive relationship between light and phenology (Kato and Hiura, 1999) and the higher light intensity that usually occurs on the edge of forests (Hernandes et al., 2004), we expect that trees located on the edge to present greater reproductive activity than those in the interior of the forest. Since we expect the edge to favor the reproductive activity, we also expect the natural regeneration of trees to be

larger on the edge than in the interior of the forest. Finally, as a corollary, we predict that individual variables and the distance between trees would be positively related to the phenological activity in the interior of the forest, since trees with low values of individual variables (height, diameter, slenderness) have a more limited access to light and other resources in the interior of the forest, compared to the forest edge (Lepsch-Cunha and Mori, 1999). Maximum height and optimum distance between individuals have been related to an increase in reproductive activity levels of certain plant species (Lepsch-Cunha and Mori, 1999; Kato and Hiura, 1999; Somanathan and Borges, 2000; Tomimatsu and Ohara, 2002).

2. Methods

2.1. Study Area

The study was conducted in the Morro do Cerrito, a urban fragment of semideciduous forest (Veloso et al., 1991) at Santa Maria, (29°43' S and 53°47' W), center of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. The studied fragment has an area of 35 ha covered by semideciduous forest, NorthWest exposure and a matrix formed by open fields, secondary vegetation (capoeira) and urban areas. The region has a subtropical climate of the Cfa type according to the classification of Köppen (1948). The mean annual temperature is around 19.2 °C, with mean monthly amplitude of 14.1 to 24.8 °C and the average annual rainfall is around 1823 mm (Source: meteorological station of the Universidade Federal de Santa Maria, 1980-2003). In the study area there is a predominance of litholic neo-soil with a basalt matrix (Streck et al., 2002). The Rio

Grande do Sul State has only 17.5% of its area covered by forests, 77.5% of which are fragments of semideciduous forest, very heterogeneous and rich in species (Rio Grande do Sul, 2002).

Trees of Myrcarpus frondosus located on the edge were compared to trees found in two trails in the interior of the forest fragment.

Forest edge - The term 'edge' was used to define the abrupt transition between two habitats (Ranney et al. 1981). The studied edge is located on the SouthWestern face of the fragment, is about 500 m long and is limited by a road. Although many trees have been removed since this area was preserved, the edge can be classified as an 'advancing edge' (sensu Ranney et al., 1981); in other words, it has moved a few meters from its original position and any further advance is currently restricted by the road, forming the maintenance point of the edge according to Ranney et al. (1981). The sampled trees are located between the original position and the maintenance point of the edge.

Trail 1 (forest interior) - The trail, located at NorthWest of the fragment is about 700 meters long and its width varies from 1 to 4 m, and ranges from near the base of the Morro do Cerrito hill until about 100 meters from its crest at 246 m asl. Several trees were extracted from it in 1949 (Irmão Aloísio Muller, pers. comm.).

Trail 2 (forest interior) - The trail 2, located at SouthWest of the fragment is about 3 m wide and 500 m long and ranges from near the base of the Morro Tabor hill until its crest at 244 m asl. Wood and stone extraction occurred in it from 1942 to 1950 (Dileta Dias Parcianello, pers. comm.).

The luminosity at the forest edge is 38.3 ± 6.91 Klx (mean of 16 random readings using a LI-COR luximeter at 4.5 m elevation on 18/09/2003). In the interior of the forest

at trail 1 the value is 5.02 ± 8.60 Klx (mean of 256 random readings at 4.5 m elevation on 18/09/2003).

2.2 Sampling

All individuals of M. frondosus with a CBH bigger than 31.4 cm found 20 m from the maintenance point of the edge towards the original position along a 500 m transect (total area of 1 ha) were included in the edge sample. In the interior, all individuals of M. frondosus with a CBH bigger than 31.4 cm found 10 m from the center of the trail 1, (total area of 500×20 m = 1 ha), were included in the sample.

Ten individuals with easy access to the canopy were selected from each of the samples in order to obtain the variables used for estimate flower, fruit and seed production and reproductive success. For each individual, four branches of about 0.5 m^3 ($2 \times 0.5 \times 0.5$ m) were collected from the middle of the canopy and the following dependent or reproductive variables (\underline{Y}_i) and independent variables (\underline{X}_i) were quantified: \underline{Y}_1 - Number of inflorescences, obtained from the sum of the four branches. After a preliminary collection of the inflorescences we verified that when the flowers fell they left permanent scars on the branches, and the number of flowers could be estimated by counting these scars. When we collected the infructescences we counted the number of flower scars and fruits and calculated how many flowers had turned into fruits. The number of flowers and fruits was counted from five infructescences randomly selected from each branch, giving a total of four branches and 20 infructescences per tree. \underline{Y}_2 - number of flowers, is the sum of the number of flower scars counted in the 20 infructescences; \underline{Y}_3 - number of fruits, is the summation of the

mean fruit number of the four branches; we calculated the mean number of fruits from five infructescences per branch; \underline{Y}_4 - observed reproductive success (WO), on the edge (WOE) or in the interior of the forest (WOI), was defined as the number of flowers converted into fruits. To each branch we calculated the mean number of flowers and fruits of five infructescences and divided the mean number of fruits by the mean number of fruits plus the mean number of flowers, giving the reproductive success of each branch; the observed reproductive success or \underline{Y}_4 is the mean reproductive success of the four branches; \underline{Y}_5 - mean fruit size, is the mean fruit size of the four branches; for each branch we calculated the mean fruit size of the fruits counted on five infructescences; \underline{Y}_6 - mean number of seeds, obtained in the exact same way as \underline{Y}_5 , except that here we used the number of seeds instead the size of the fruits; \underline{X}_1 - circumference at breast height or CBH; \underline{X}_2 - height; \underline{X}_3 - slenderness index, the ratio between \underline{X}_2 and \underline{X}_1 , and \underline{X}_4 - distance, calculated by adding the distance among an observed individual and its two nearest con-specific neighbors.

For the logistic regression we considered the 27 individuals sampled in the interior of the forest (trail 1 more trail 2) and we included the variable \underline{Y}_7 - tree with flowers (value 1 in the Y axis of Figure 2) or tree without flowers (value 0 in the Y axis of Figure 2), observed when collecting the inflorescences. In order to compare the forest edge and interior with regard to natural regeneration we counted all the individuals that were taller than 20 cm and shorter than 5 m in the forest edge and in the trail 1 where the adults of *M. frondosus* had been sampled.

2.3 Statistical Analysis

We applied Spearman correlation test to detect an initial correlation between the dependent and independent variables. A high correlation may cause error when using the Mann-Whitney test (U), if the reproductive variables were linked to the CBH or height and not to environmental differences (Ollerton and Lack, 1998). Dependent variables with significant correlations were pondered by dividing the original value of each tree by the independent variable. We then applied the U test using the corrected variable (Zar, 1996), but as its significance did not differ from the original value we decided to present the original one. The U test was used for the variables \underline{Y}_1 to \underline{Y}_6 . The null hypothesis predicted that the sum of the rankings of the variables did not differ between individuals found on the edge and in the interior of the forest.

We compared the values of the observed and expected reproductive success within and between each environment using the Mann-Whitney test (U) (Zar, 1996). The expected reproductive success (WE) for each individual found on the edge (WEE) was calculated as:

$$WEE = \frac{\underline{Y}_2 \text{ edge} \times \underline{Y}_4 \text{ interior}}{\underline{Y}_2 \text{ interior}} \quad (1)$$

The expected reproductive success for each individual inhabiting the forest interior was calculated as:

$$WEI = \frac{\underline{Y}_2 \text{ interior} \times \underline{Y}_4 \text{ edge}}{\underline{Y}_2 \text{ edge}} \quad (2)$$

where \underline{Y}_2 and \underline{Y}_4 are variables defined above under the subtitle Sampling. A significant value of U indicates whether the observed reproductive success differs from the expected in each of the two environments.

The influence of variables \underline{X}_1 to \underline{X}_4 on the reproductive activity (variables \underline{Y}_1 to \underline{Y}_4) was analyzed applying the Backward Stepwise method of multiple linear regression (Tabachnik and Fidell, 2001). Spearman correlation was used beforehand to verify the

existence of colinearity among the independent variables \underline{X}_1 to \underline{X}_4 and with the dependent variables. Colinear independent variables were discarded from the multiple regression (Tabachnik and Fidell, 2001).

The variables \underline{Y}_1 and \underline{Y}_2 and the terms $\beta_4\underline{Y}_1$ and $\beta_5\underline{Y}_2$ were used to test for dependence between fructification and preceding stages. The complete models are shown in Table 1. We only chose models with a probability of error (P) smaller than 5% and for the three independent variables that had the best partial correlation. To obtain the greatest homogeneity of variance and normality, the variables \underline{X}_3 (slenderness index) and \underline{Y}_4 (reproductive success) were transformed with $\text{ASEN}(\underline{X} \text{ or } \underline{Y})^{1/2}$. The standard deviation of the variables used in the simple and multiple linear regressions are shown in Table 2.

Logistic regression was used to test if CBH limits the flower production of M. frondosus in the forest interior (Zar, 1996). On the edge, all the trees flowered, independent of their CBH and this analysis was unnecessary. The variable \underline{Y}_7 (tree with or without flowers) was defined as a dependent variable and \underline{X}_1 (CBH) as an independent variable. Significant values of \underline{X}^2 indicate that flowering occurrence is dependent of CBH.

TABLE 1

Mean fruit size (\underline{Y}_5) and mean number of seeds (\underline{Y}_6) and how they are related to the independent variables (\underline{X}_1 to \underline{X}_4 , \underline{Y}_1 to \underline{Y}_4) were tested using simple linear regression (Zar, 1996), since the use of multiple linear regression would cause too many degrees of freedom to be lost to the model (Tabachnick and Fidell, 2001). Thus, as in the multiple regression model, the use of the variables \underline{Y}_1 to \underline{Y}_4 tests how \underline{Y}_5 and \underline{Y}_6 are related to preceding stages.

3. Results

3.1 Comparison of reproductive variables between balsam trees on the forest edge and in the forest interior

The trees of Myrcarpus frondosus on the edge produced a significantly larger number of inflorescences, flowers and fruits than those in the forest interior. Trees on the edge also had a greater observed reproductive success (WOE), mean fruit size, and mean number of seeds although these values did not differ significantly from those found for trees in the forest interior (Table 2, Figure 1c,d). Flower production was seven times greater, and fruit production was 2.3 times greater for individuals on the forest edge than in the interior (Table 2).

TABLE 2
FIG 1a,b,c,d

The observed reproductive success differed from the expected within each of the environments (Table 2). For trees on the edge the observed reproductive success was significantly lower than expected (WOE= 0.17 vs WEE= 1.22, U=11, p<0.002), and for trees in the forest interior the observed reproductive success was significantly greater than the expected (WOI= 0.13 vs WEI= 0.02, U= 15, p<0.006, Table 2).

3.2 Relationships between the reproductive and the individual variables/distance among individuals

On the forest edge, the number of inflorescences (Y₁) was significantly related to the height of M. frondosus trees (Table 3). Instead, none of the individual variables nor the

distance among individuals were related to flower production (\underline{Y}_2 in Table 3), whilst number of fruits (\underline{Y}_3) was positively significantly related to distance (Table 3). The reproductive success (\underline{Y}_4) on the edge was significantly related to the number of inflorescences but no significant relationship was observed between number of fruits and number of inflorescences or number of flowers (Table 3).

TABLE 3

In the forest interior no relationship was verified between number of inflorescences, flowers or reproductive success, and any of the independent variables. There was a positive significant relationship between number of fruits and both the slenderness index and number of inflorescences, and a negative significant relationship between number of fruits and distance (Table 3).

The logistic model presented a significant value ($\underline{X}^2 = 14.53, P < 0.001$) indicating that, in the forest interior, flowering only occurs in trees with a CBH larger than 40cm (Figure 2).

FIG 2

For trees from both, the forest edge and interior, mean fruit size was significantly related to CBH (edge: $R^2_{aj.} = 0.8, F(1.8) = 6.66, P < 0.03$ and interior: $R^2_{aj.} = -0.45, F(1.8) = 8.46, P < 0.01$), and mean seed number was significantly related to reproductive success (edge: $R^2_{aj.} = 0.61, F(1.8) = 15.33, P < 0.004$; interior: $R^2_{aj.} = 0.58, F(1.8) = 13.56, P < 0.006$) and number of fruits (edge: $R^2_{aj.} = 0.75, F(1.8) = 28.1, P < 0.0007$ and interior: $R^2_{aj.} = 0.69, F(1.8) = 21.2, P < 0.001, n = 10$ for all the simple linear regressions). However, mean seed number was significantly related to distance and height in trees from the forest edge ($R^2_{aj.} = 0.51, F(1.8) = 10.5, P < 0.01$ and $R^2_{aj.} = 0.50, F(1.8) = 10.03, P < 0.01$), and to number of inflorescences in trees in the forest interior ($R^2_{aj.} = 0.38, F$

(1.8)= 6.51, $P < 0.03$). Only for trees in the forest interior was mean fruit size related to the two preceding stages, number of fruits ($R^2_{aj} = 0.43$, $F(1.8) = 7.91$, $P < 0.02$) and reproductive success ($R^2_{aj} = 0.39$, $F(1.8) = 6.90$, $P < 0.03$).

3.3 Natural regeneration

Contrary to what we had expected, we found only 25 individuals of M. frondosus regenerating on the edge, compared to 957 samplings in the forest interior.

4. Discussion

4.1 Reproduction of balsam trees on the forest edge and interior

The trees of Myrcarpus frondosus on the forest edge produced significantly more inflorescences, flowers, and fruits than those in the forest interior, confirming our initial prediction of great reproductive activity on lighter environments. On the forest edge, few trees block the passage of light and there is seven times more incident light than in the forest interior. Although this difference must diminish towards the higher levels of the canopy, it probably limits reproduction for short individuals located in the interior of the forest, as suggested by the logistic model, where balsam trees below a certain CBH did not reproduce. Thus, light can be considered the main factor responsible for the significant difference in the production of flowers and inflorescences, which was greater in trees on the forest edge. A greater production of flowers in trees on the edge (F. F. D'eça Neves and L.P.C. Morellato, submitted) and in isolated trees (Dick, 2001, for

Dinizia excelsa Fabaceae) has been related to the greater amount of light and the higher temperatures of these environments (Lepsch-Cunha and Mori, 1999; Burgess et al., 2006). The production of a larger quantity of flowers in individuals found on the forest edge is improved by these factors (Restrepo et al., 1999), attracting more pollinators and facilitating flight and the location of the flowers (Dick, 2001; Burgess et al. 2006).

In the studied edge, the individuals of M. frondosus closer to the road have, theoretically, about 180° of their canopies and roots free from neighboring trees, an advantage in the competition for nutrients, water and light. In the interior of the forest, trees are surrounded by competitors of the same or different species, making it harder to obtain the necessary resources. Quesada et al. (2004) and Burgess et al. (2006) observed a greatest production of flowers in isolated trees when compared to those located on the edge or in the forest interior, suggesting that there is a facilitation gradient in flower production as one advances from the forest interior towards isolated trees, possibly due to less competition for nutrients by the roots.

Despite the advantages described above and the significantly larger number of fruits produced by trees of M. frondosus located on the forest edge, the reproductive success and the mean fruit size did not differ significantly between individuals in the two environments, suggesting there was a break in the productivity sequence after flowering on forest edge trees. The absence of a significant relationship between the number of inflorescences and the number of fruits produced on the edge strengthens this idea. In the forest interior, however, this relationship was positive and significant, indicating that the number of fruits produced followed a linear sequence after flowering, and suggesting better exploitation of the abiotic and biotic resources in the forest interior.

The significant larger amount of fruits produced by balsam trees on the edge was due to the excessive number of flowers produced and not to a satisfactory conversion of flowers into fruits, same as observed by Cunningham (2000). As a consequence, the denominator in the calculation of reproductive success became too high, as suggested by Sutherland (1986), causing the reproductive success to be significantly lower than expected in trees of M. frondosus located on the edge. Therefore, it seems that trees on the edge produced more flowers than the pollinators could normally pollinate, supporting the tendency for pollination limitation on fragmented habitats suggested by Aguilar et al. (2006).

Low reproductive success in well illuminated isolated individuals when compared to individuals from the forest interior seems to be the general rule (Parra-Tabla al., 2000; Rocha and Aguilar, 2001; Fuchs et al., 2001; Burgess et al., 2006; Aguilar et al., 2006). However, similar to the present study, Fuchs et al. (2001) observed that the total number of fruits did not differ between isolated trees and those located in the forest interior. The great number of flowers in isolated plants compensated the low reproductive success due to a limitation in pollinators. In the same way, in trees of Myrocarpus frondosus located on the edge, the low reproductive success was compensated by the production of a large number of flowers and, consequently, a significantly larger fruit production.

Trees of M. frondosus on the edge produced bigger fruits with more seeds than trees in the forest interior indicating that whichever factor was responsible for reducing the reproductive success, it did not affect the quality of the fruits and seed production, even though pollination was insufficient for the large amount of flowers. However, we do not know the genetic quality of the seeds produced on the edge. The presence of non-native bees, that visit isolated trees or those located on the edge more frequently than those in

the interior of the forest (Dick et al., 2003), may have favor the amount of fruits and seeds by balsam trees.

4.2 Relationships among the reproductive and the individual variables/distance between individuals

The higher number of significant models shown in the multiple linear regression analysis for trees of Myrcarpus frondosus located on the forest edge suggests that it has a simple structure, possibly with few individuals of other species competing for resources. On the other hand, the heterogeneity of the environment in the forest interior, showing the greatest standard deviation values for all the analyzed independent variables, is one of the main factors responsible for the difficulty to separate the influence of the forest structure on the reproductive activity (Restrepo and Vargas, 1999; Ramos and Santos, 2005).

On the edge, all the trees of M. frondosus flowered independently of the CBH. However, the multiple linear regression showed a significant and positive relationship between the number of inflorescences and height. This relationship suggests that, on the edge, the height of the tree does not limit flower production, but controls its intensity. Higher, thicker trees flower more, as they not only win the competition for light but also for the nutrients in the soil. After they establish themselves in a condition of superiority there is no longer any reason for them to invest in growth so their resources are used for reproduction, as observed by Davies and Ashton (1999) for Macaranga sp.

In the interior of the studied forest, the multiple linear regression did not show any relationship between the number of inflorescences and the slenderness index. However,

the number of fruits was positively correlated to the slenderness index and the logistic regression showed that small trees in the interior of the forest do not produce flowers. Thus, as seen on the edge, if a tree reaches a superior position in the canopy in the forest interior, this will facilitate its access to light and to pollinators, contributing towards the improved reproductive performance of the species, similar to that observed by Kato and Hiura (1999) and Lepsch-Cunha and Mori (1999).

The opposing and conflicting signs of the positive significant relationship between fruit number and distance in trees on the forest edge compared to the negative significant relationship between the same variables in trees in the forest interior, as well as the larger amount of fruits produced by forest edge trees, suggest that the influence of distance is given by the smallest average distance among all the individuals. On the edge, each individual of M. frondosus is about half the distance away from another two individuals when compared to the individuals found in the forest interior (median of 13.9 m on the edge against 28.9 m in the interior). The closer the individuals are to each other on the edge, the better visualization of the flowers, which would attract more pollinators than the interior of the forest, as suggested by Ghazoul et al. (1998). On the other hand, the negative significant relationship between number of fruits and distance observed in the forest interior indicates that the more isolated individuals would be less visited by pollinators (but see Dick, 2001). However, greater visitation rate does not imply in better quality of fruits and seeds, especially in individuals that are very close to each other, as observed on the forest edge (Nason et al., 1997).

Mean fruit size and mean seed number were related to M. frondosus CBH and height in both environments, substantiating the relative importance of tree vigor for obtaining resources and, consequently, improve productivity. However, mean fruit size

and mean seed number were more related to number of fruits than flowers, suggesting the influence of other factors not evaluated, such as the availability of pollinators or nutrients.

The collection of data such as height, slenderness index and distance between individuals was useful to improve the understanding of the relationship between the resources and reproductive activity, and the simple and linear multiple regressions demonstrated that the edge can be more easily modeled than the forest interior. Relating different reproductive stages such as flowers, fruits and seeds, has contributed to define at which phase occurs the main constraints in the reproductive activity of balsam trees on the forest edge and interior.

4.3 Implications for the balsam tree management and conservation

In general, studies on forest fragmentation agree that the edge effects modify the reproductive success of plants (Aizen and Feinsinger, 1994; Rocha and Aguilar, 2001; Fuchs et al. 2001 and Burgess et al., 2006). However, it is difficult to determine whether the alterations in reproductive activity due to edge effect are beneficial or harmful.

The greater flower and fruit production of M. frondosus trees on the edge can be considered beneficial for other species in the studied fragment, since isolated trees or those found on the edge can help to attract bees and even birds (Ragusa-Netto, 2002, Erythrina dominguezii, Fabaceae). In small fragments it is important to maintain the populations of pollinators (Murcia, 1996), in particular considering the pollination limitation in fragmented habitats (see Aguilar et al., 2006), and stress the importance of include balsam trees on forest restoration programs. Likewise, M. frondosus edge trees

may be an alternative source of seeds for management and ex situ conservation programs, even so the genetic quality of the seeds remains to be tested.

Myrocarpus frondosus has apparently being benefited by the studied edge, at least from the flowering stage to the production of seeds. However, the low number of seedlings of M. frondosus found on the edge, when compared to the forest interior, indicates that it is difficult for new plants to establish themselves. This could be a reflection of the quality of the produced seeds (Nason et al., 1997) or of the soil conditions and temperature, as suggested by Holl (1999), and observed by Oliveira et al. (2004) or, more likely, due to the predatory action of cattle, which is very common on the edge of Monte Tabor, but was not observed in the forest interior of Monte Cerrito. The predation of seeds is one of the main variables that hinder the establishment of seedlings on forest edges (see Guimarães Jr and Cogni, 2002, for Cupania vernalis). The small number of individuals of M. frondosus regenerating on the edge is a concern and, as suggested by Aizen and Feinsinger (1994) and observed by Benitez-Malvido (1998), indicates that, on the edge, the establishment of seedlings can be the most critical stage of the plant reproductive cycle. Simple measures as cattle exclusion from forest edges may improve the chances for seed establishment of Myrocarpus, and maintain or even increase the species populations on fragmented forests.

5. Conclusion

The results of the present study agreed with the current paradigm stating that the presence of forest edges influences the reproductive activity of plants, and demonstrated its influence can be significant in some steps of the Balsam tree reproductive cycle but

not in others. Hereafter, observe the whole reproductive cycle of plants is essential in order to determine the ultimate edge influence in plant reproductive performance.

The multiple linear regression analysis demonstrated how effective it would be to include simple variables, easy to measure in the field, to describe and predict changes on reproductive activity of trees in both, the forest edge and interior. Therefore, plans for the management and conservation of species in forest fragments or the creation of reserves must consider estimating variables such as reproductive success, slenderness index and distance between individuals for the understanding of the reproductive activity of trees on the edge and interior of forests. The comparison between different forest edges and interiors in the context of fragmented landscapes would increase the generalization power of results like the ones presented here, enhancing our chances to take the right management decisions.

Acknowledgments

We thank Flávio Nunes Ramos for critically reading earlier versions of the manuscript, Anne T. D’Hourseul for checking the English version; FAPESP for the doctorate scholarship awarded to LFA and CNPq for the grant and the research productivity fellowship to LPCM. This study is part of LFA’s PhD thesis carried out in the Programa de Pós-graduação de Biologia Vegetal at UNESP - Rio Claro, SP, Brazil.

References

- Aizen, M.A., Feinsinger, P., 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications* 4, 378-392.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M.A., 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9, 968-980.
- Benitez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12, 380-389.
- Burgess, V.J., Kelly, D., Robertson, A.W., Ladley, J.J., 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of Peraxilla tetrapetala (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30, 179-190.
- Carvalho, P.E.R., 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidade e uso da madeira. EMBRAPA – CNPF, Colombo.
- Carvalho, D.A., Oliveira, P.E., 2003 Biologia reprodutiva e polinização de Senna sylvestris (Vell.) H.S. Irwin and Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae) *Revista Brasileira de Botânica* 26, 319-328.
- Cunningham, S., 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology* 14, 758-768.
- Davies, S. J., Ashton, P.S., 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of Macaranga (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86, 1786-1795.
- Dick, C. W., 2001. Habitat change, African honeybees and fecundity in the Amazonian tree Dinizia excelsa (Fabaceae). In: Bierregaard, Jr. R.O., Gascon, C., Lovejoy, T.E.,

- Mesquita R.G.G., (Eds), Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press. pp 146-157.
- Dick, C.W., Etchelecu., G., Austerlitz, F., 2003. Pollen dispersal of tropical trees (Dinizia excelsa: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12, 753-764.
- Di Stasi L.C., Oliveira, G.P., Carvalhaes, M.A., Queiroz-Junior M, Tien, O.S., Kakinami, S.H., Reis, M.S., 2002. Medicinal plants popularly used in the Brazilian tropical Atlantic forest. *Fitoterapia* 73, 69-91.
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A., Quesada, M., 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree Pachira quinata. *Conservation Biology* 17, 1523-1539.
- Galetti, M., Alves-Costa, C.P., Cazetta, E., 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation* 111, 269-273.
- Ghazoul, J., Liston, K.A., Boyle, T.J.B., 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in Shorea siamensis (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86, 462-473.
- Guimarães Jr, P.R., Cogni, R., 2002. Seed cleaning of Cupania vernalis (Sapindaceae) by ants: edge effects in a highland forest in south-east Brasil. *Journal of Tropical Ecology* 18, 303-307.
- Hernandes, J.L., Pedro-Junior, M.J., Bardin, L., 2004. Variação estacional da radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. *Revista Árvore* 28, 167-172.

- Holl, K.D., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31, 229-242.
- Kato, E., Hiura, T., 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86, 495-501.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Economica, Mexico.
- Larson, B.M.H., Barret, S.C.H., 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69, 503–520.
- Lepsch-Cunha, N., Mori, S.A., 1999. Reproductive phenology and mating potential in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15, 97-121.
- Lorenzi, H., 1998. *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Plantarum, Nova Odessa.
- Murcia, C., 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. In: Schelhas, J., Greenberg, R., (Eds.), *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington. pp. 19-36
- Nason, J. D., Aldrich, P.R., Hamrick, J.L., 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In: Laurance, W.L., Bierregaard, Jr., R.O., (Eds), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. pp. 304-320.
- Oliveira, M.A., Grillo, A.S., Tabarelli, M., 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38, 389-394.

- Ollerton, J., Lack, A., 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in Lotus corniculatus (Fabaceae). *Plant Ecology* 139: 35–47.
- Opdyke, D.L.J., Letizia, C., 1982. Fragrance raw materials monographs. Cabreva oil. *Food and Chemical Toxicology* 20 (Suppl), 633–852.
- Parra-Tabla, V., Vargas, C.F., Magaña-Rueda, S., Navarro, J., 2000. Female and male pollination success of Oncidium ascendens Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biological Conservation* 94, 335-340.
- Quesada, M., Stoner, K.E., Lobo, J.A., Herrerías-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguía-Rosas, M.A., O-Salazar, K.A., Rosas-Guerrero, V., 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees. *Biotropica* 36, 131-138.
- Ragusa-Netto, J., 2002. Exploitation of Erythrina dominguezii hassl. (Fabaceae) nectar by perching birds in a dry forest in western Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 62, 877-883.
- Ramos, F.N., Santos, F.A.M., 2005. Phenology of Psychotria tenuinervis (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. *Canadian Journal of Botany* 83, 1305-1316.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C., Levenson, J.B., 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: Burgess, R.L., Sharpe, D.M., (Eds), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer-Verlag, New York. pp. 67-95.
- Restrepo, C., Gómez, N., Heredia, S., 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80, 668-685.
- Restrepo, C., Vargas, A., 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119, 419-426.

- Rio Grande do Sul. 2002. Governo do Estado. Secretaria Estadual do Meio Ambiente. Inventário Florestal Contínuo do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, FATEC/SEMA. Online: <http://www.ufsm.br/ifcrs>. (Accessed August, 2006).
- Rocha, O.J., Aguilar, G., 2001. Reproductive biology of the dry forest tree Enterolobium cyclocarpum (Guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany* 88, 1607–1614.
- Ruschel, A.R., Nodari, E.S., Guerra, M.P., Nodari, R.O., 2003. Evolução do uso e valorização das espécies madeiráveis da floresta estacional decidual do Alto-Uruguai, SC. *Ciência Florestal* 13, 153-166.
- Somanathan, H., Borges, R.M., 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation* 94, 243-256.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S.D., Klant, E., Nascimento, P.C., Schneider, F., 2002. Solos do Rio Grande do Sul. Ed. da UFRGS, Porto Alegre.
- Sutherland, S., 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40, 117-128.
- Tabachnick, B.G., Fidell, L.S., 2001. Using multivariate statistics. Allyn and Bacon, New York.
- Tomimatsu, H., Ohara, M., 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understorey herb Trillium camschatcense. *Conservation Biology* 16, 1277-1285.
- Tomimatsu, H., Ohara, M., 2004. Edge effects on recruitment of Trillium camschatcense in small forest fragments. *Biological Conservation* 117, 509-519.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Alves-Lima, J.C., 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Fundação IBGE, Rio de Janeiro.

Viana, V.M.P., Pinheiro, L.A.F.V., 1998. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. Série Técnica IPEF 12, 25-42.

Whitmore, T.C., 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Laurance, W.F., Bierregaard, Jr., R.O., (Eds), Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. pp. 3-12.

Zar, J.H. 1996. Bioestatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

Table 1: Models tested using multiple linear regression for Myrocarpus frondosus (Fabaceae) in a semideciduous forest at Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. X_2 - height, X_3 - slenderness index e X_4 - distance, β_0 - linear coefficient, β_1 - angular coefficient and ε - error.

	Dependent Variable (\underline{Y})	Complete Tested Model
Edge	\underline{Y}_1 = number of inflorescences	$\underline{Y}_1 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \varepsilon$
	\underline{Y}_2 = number of flowers	$\underline{Y}_2 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \varepsilon$
	\underline{Y}_3 = number of fruits	$\underline{Y}_3 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \beta_4 Y_1 + \beta_5 Y_2 + \varepsilon$
	\underline{Y}_4 = reproductive success	$\underline{Y}_4 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \beta_4 Y_1 + \beta_5 Y_2 + \varepsilon$
Interior	\underline{Y}_1 = number of inflorescences	$\underline{Y}_1 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \varepsilon$
	\underline{Y}_2 = number of flowers	$\underline{Y}_2 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \varepsilon$
	\underline{Y}_3 = number of fruits	$\underline{Y}_3 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \beta_4 Y_1 + \beta_5 Y_2 + \varepsilon$
	\underline{Y}_4 = reproductive success	$\underline{Y}_4 = \beta_0 + \beta_1 X_2 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_4 + \beta_4 Y_1 + \beta_5 Y_2 + \varepsilon$

NB: The variable X_1 (CBH) was removed from the model for showing colinearity with X_3 , therefore, its contribution is inserted with the slenderness index.

Table 2: Median, standard deviation, minimum and maximum (in brackets) values and results of the Mann-Whitney U tests, for the main variables collected for individuals of *Myrcarpus frondosus* from the edge and interior of a semi-deciduous forest at Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil.

Variables ^a	Edge	Interior	Mann-Whitney Test	
			U ^b	P
<u>Y</u> ₁ = number of inflorescences	283±89 (148-448)	39±67.2 (6-214)	2	***
<u>Y</u> ₂ = number of flowers	748±90.6 (667-955)	85±252.8 (25-734)	4	***
<u>Y</u> ₃ = number of fruits	23.7±12.4 (15.8-56.4)	10.5±7.7 (1-25)	10	**
<u>Y</u> ₄ = observed reproductive success (WO)	WOE = 0.17±0.07 (0.11-0.32)	WOI = 0.13±0.05 (0.04-0.2)	33	-
Expected reproductive success (WE)	WEE = 1.22±0.67 (0.10-1.95)	WEI = 0.02±0.07 (0.007-0.23)	n.c.	n.c.
<u>Y</u> ₅ = mean fruit size	4.66±0.71 (3.25-4.95)	4.14±0.86 (2.29-5.01)	45	-
<u>Y</u> ₆ = mean number of seeds	1.03±0.07 (1-1.2)	0.88±0.32 (0.18-1.22)	25	-
<u>X</u> ₂ = height	16±3.33 (12-22)	16.5±4.12 (12-25)	n.c.	n.c.
<u>X</u> ₃ = slenderness index	0.15±0.02 (0.11-0.18)	0.12±0.04 (0.05-0.18)	n.c.	n.c.
<u>X</u> ₄ = distance	13.9±3.8 (7.5-19.1)	28.9±24.1 (4.7-78.4)	n.c.	n.c.

^a For description of the variables X and Y and tests, see methods.

^b N1 and N2 = 10 and 18 degrees of freedom for all comparisons.

-, not significant

n.c. not calculated.

* p<0.05

** p<0.01 & *** p<0.001

Table 3: Results of the multiple linear regression for the reproductive variables as a function of the individual variables/distance between individuals of Myrocarpus frondosus (Fabaceae) located on the edge and in the interior of a semi-deciduous forest at Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil.

Dependent variables (<u>Y</u>)	Models	R ²	<u>β</u>	F (m. <u>ε</u>)	PV	PM
Forest edge						
<u>Y</u> ₁₌ number of inflorescences	<u>Y</u> ₁₌ 325.61 ^a +20.88 ^b <u>X</u> ₂ - 947.56 <u>X</u> ₃ + <u>ε</u>	0.59	0.78	7.51 (2.7)	***	**
<u>Y</u> ₂₌ number of flowers	Rejected model	<0.1	0.32	0.94 (1.8)	-	-
<u>Y</u> ₃₌ number of fruits	<u>Y</u> ₃₌ -2.169 + 2.2205 <u>X</u> ₄ + <u>ε</u>	0.39	0.67	6.75 (1.8)	*	*
<u>Y</u> ₄₌ reproductive success	<u>Y</u> ₄₌ 0.23 + 0.00065 <u>Y</u> ₁ + <u>ε</u>	0.36	0.65	6.04 (1.8)	*	*
Forest interior						
<u>Y</u> ₁₌ number of inflorescences	Rejected model	0.11	0.45	2.11 (1.8)	-	-
<u>Y</u> ₂₌ number of flowers	Rejected model	0.02	0.36	1.21 (1.8)	-	-
<u>Y</u> ₃₌ number of fruits	<u>Y</u> ₃₌ -7.50 + 90 <u>X</u> ₃ -0.22 <u>X</u> ₄ + 0.11 <u>Y</u> ₁ + <u>ε</u>	0.72 0.80	-0.7	10.19 (4.5)	** **	** **
<u>Y</u> ₄₌ reproductive success	Rejected model	<0.1	-0.3	0.59 (1.8)	-	-

Regression analyses: R^2 = adjusted R^2 ; $\underline{\beta}$ coefficient = comparative score of the relative importance of each variable in the model; F (m. $\underline{\varepsilon}$) = degrees of freedom and error, respectively; PV = probability of error for the independent variables; PM = probability of error for the model.

^a linear coefficient $\underline{\beta}_0$.

^b angular coefficient $\underline{\beta}_1$ and $\underline{\varepsilon}$ - error.

\underline{X}_2 - height; \underline{X}_3 - slenderness index and \underline{X}_4 - distance.

-, not significant

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$

*** $p < 0.001$

Figure captions

Figure 1: Box-plot showing a) the median number of inflorescences, b) the median number of fruits (x 10), c) reproductive success (% x 10) and d) the mean size of fruits (cm x 100) for individuals of Myrocarpus frondosus on the edge and in the interior of a semi-deciduous forest at Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil.

Legend: Median (\square), the box is determined by 25th and 75th percentiles and the minimum and maximum values are displayed by the whiskers, n= 10 for each box-plot.

Figure 2: Logistic model for presence (1) and absence (0) of inflorescences depending on CBH (N= 27) in the interior of a semi-deciduous forest at Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil.

Figure 1

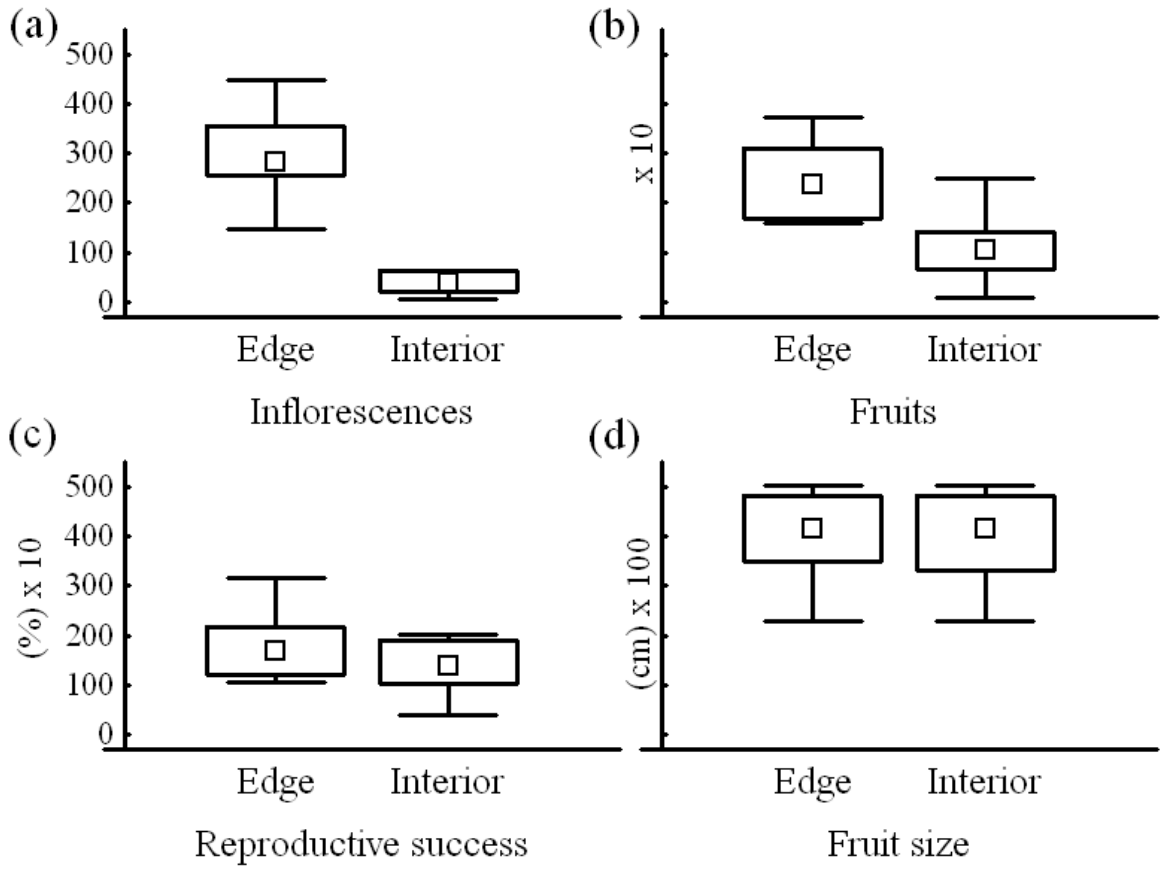
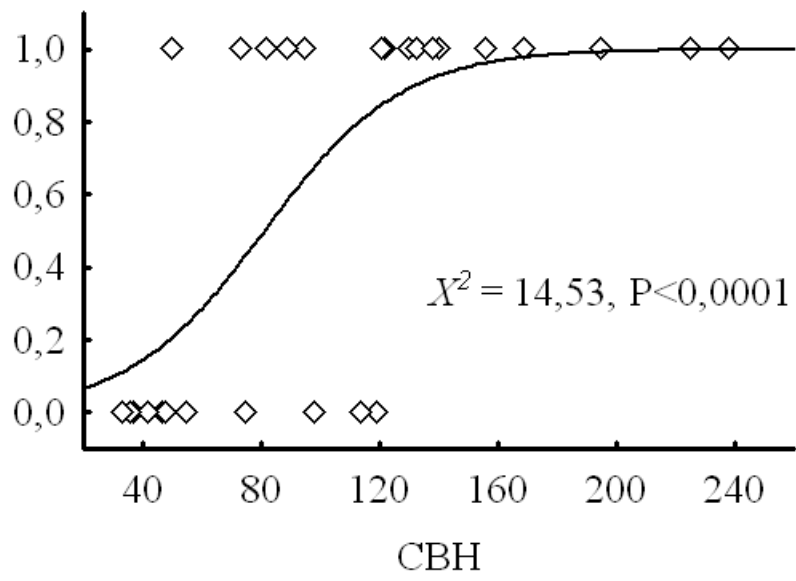


Figure 2



CAPÍTULO III

Variation in fruit production of *Nectandra megapotamica* (Sprengel) Mez (Lauraceae) trees on the edge and in the interior of semideciduous forest fragments in Brazil.

(Segundo normas da revista Canadian Journal of Botany)

**Variation on fruit production of *Nectandra megapotamica*
(Lauraceae) trees on the edge and interior of semideciduous
forest fragments.**

Luis F. Alberti.¹, L. Patrícia C. Morellato.²

^{1,2}Departamento de Botânica, Plant Phenology and Seed Dispersal Group, Instituto de Biociências,
Universidade Estadual Paulista – UNESP, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil. Tel. +55
XX (19) 3526-4205, Fax + 55 XX (19) 3526-4201. ¹ Corresponding author (e-mail:
nuandii@hotmail.com), ² e-mail: pmorella@rc.unesp.br.

Abstract: We compared the edge and interior of a large forest fragment (400 ha), and two trails (trail 1 and trail 2) in the interior of a small forest fragment (35 ha) regarding incident light, and the number and size of fruits produced by trees of *Nectandra megapotamica* (Lauraceae), aiming to answer: do the interior and edge of large and the interiors of large and small fragments differ in the amount of light and in the number and size of fruits produced by trees of *Nectandra*? All habitats differed significantly regarding the light received. Edge received the greatest amount of light, followed by trails 1 and 2, and the interior of large fragment. Trees on the edge produced more fruits than those in the interior of the large fragment, and a significantly higher number of fruits than those in the interior of small fragment. Trees in the interior of the large fragment occurred in higher density and produced more fruits than those in the interior of the small fragment, even receiving less incident light, suggesting that fragment size and tree density also influenced fruit production. The advantages of edge regarding light and the number of fruits produced by *Nectandra* trees are apparently lost under conditions of reduced density.

Key words: edge effect, fragmentation, fruit production, tree density, phenology

Introduction

The fragmentation of tropical forests has caused great concern, mainly because of interrelated effects such as the creation of edges, which can influence the amount of light, distribution of resources, plant phenology and visitation pattern of organisms that depend on these plants (Murcia 1995; Restrepo et al. 1999). These alterations can modify the dynamics of resource distribution in the forest, producing impacts on the plant and animal communities that live there (see Lamont et al. 1993; Murcia 1995; Gazhoul et al. 1998; Somanathan and Borges 2000; Gazhoul and McLeish 2001).

There is a lot of uncertainty regarding the influence of fragmentation and the presence of edges in the phenological activity of plant species. Murcia (1996) observed a low number of significant alterations in the phenology of plants exposed to the edge or in small fragments compared to those in large fragments. Restrepo et al. (1999) and Ramos and Santos (2005) observed a general increase in the production of flowers and fruits in plants found on the edge. Instead, Aizen and Feinsinger (1994) observed a decrease in the reproductive activity of bushes and in the relationship between native pollinators and plants in small fragments compared to large ones. In all these studies the results varied considerably depending on the species, which is why it is imperative that as many studies as possible be carried out on the effects of fragmentation and presence of edges.

The size of the fragments has been one of the parameters used to describe the complexity of relationships that characterize the forest and its level of preservation and, in this context, small fragments would be unfavorable for the production of fruits when compared to larger fragments (Aizen and Feinsinger 1994; Quesada et al. 2004), mainly because they contain small isolated populations (Lamont et al. 1993). Recently, the density of individuals, which can also be a function of the size of the fragment, has been used as a promising variable in the characterization of habitats favorable for the conservation of plant species (e.g. Ghazoul et al. 1998; Restrepo et al. 1999). The species population that are dense and more aggregated may present greater reproductive success, as it is easier for them to attract pollinators than very small populations or isolated individuals (Ghazoul et al. 1998; Restrepo et al. 1999). However, spatial distribution of individuals has been used very little in studies about the effect of forest fragmentation on phenology (see Gazhoul et al. 1998; Somanathan and Borges 2000; Dick 2001 and Restrepo et al. 1999).

Fruiting is a crucial stage of plant life cycle, and the process of seed dispersal has a profound effect on vegetation structure and diversity in tropical forests (Dennis and Westcott 2006). Comparing the number of fruits produced by individuals inhabiting the forest edge and interior, or different-sized fragments, is important for pointing out species that are particularly sensitive to fragmentation. These species can be used to understand the changes in the resources availability for fauna on edges as well as in fragments of different sizes, the necessary conditions for the preservation of the species (Smith-Ramirez and Armesto 2003), and for the maintenance and creation of reserves (Viana and Pinheiro 1998).

Nectandra megapotamica (Sprengel) Mez (Lauraceae), the “canela-preta”, is an over storey tree up to 25 m high, very dense and important on Brazilian seasonal semideciduous forests, even though its range of occurrence covers from Amazon to South Brazil forests (Reitz et al. 1988, Longhi 1995). The *Nectandra megapotamica* of South Brazilian semideciduous forests flowers from June to November (Alberti et al. 2007), and the small, sessile, white cream, bisexual flowers are pollinated mainly by small bees and wasps (L.F. Alberti, pers. obs.). The ellipsoid, oil-rich fruits are black when ripening, from December to February, and consumed by more than 18 species of birds, half of them migratory (Krügel et al. 2006). Lauraceae fruits can make up to 80% of all fruits eaten by some species of birds, which may respond to annual variation of Lauraceae fruits availability (Wheelwright 1986).

The aim of the present study was to characterize and compare edge and interior of a large forest fragment, and the interior of this fragment with the interior of a small fragment according to the amount of light, number and size of fruits produced, density and spatial distribution of individuals of *Nectandra megapotamica* (hereafter referred to by genus only). The question we wanted to answer was: do the interior and edge of large fragment, and the interior of large and small fragments, differ in the amount of light and in the number and size of fruits produced by trees of *Nectandra*? Due to the increasing importance of population density on the conservation of species in fragments, we investigated if the production of fruits of *Nectandra* in the interior of the fragments varied according to the density and spatial distribution pattern of *Nectandra* trees.

Our prediction, based on studies that report greater amount of light and fruit production on the edge compared to the forest interior (Hernandes et al. 2004; Burgess et al. 2006, respectively), is that the edge of the large fragment will present a greater amount of light and a larger number and size of fruits of *Nectandra* when compared to the interior of the large fragment and to the trails in the interior of the small

fragment. Considering that light is an important factor in the reproductive activity of the plants (Niesenbaum 1993; Murcia 1995), we expect that the rank order of the habitats with regard to the number and size of fruits will reflect the same order regarding amount of incident light.

Materials and Methods

The study was conducted in 2003 in Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Brasil (29°43' S and 53°47' W) in two forest fragments: a large one locally named Morro do Elefante (400 ha covered by forest) and a small one (35 ha). The region has a subtropical climate of the Cfa type according to the classification of Köppen (1948). The mean annual temperature is 19.2 °C, and the mean annual rainfall is 1823 mm (meteorological station of the Universidade Federal de Santa Maria, 1980-2003). In the study areas there is a predominance of cambisols, chernozems and leptosols (Streck et al. 2002). The vegetation is seasonal semideciduous forest (Veloso et al. 1991).

The large fragment is located at 53°43' W and 29°40' S, has an irregular shape, 458 m a.s.l., a southern exposure and a matrix formed by fields. Wood was selectively extracted from the area before the 1960s. It is the most well-preserved fragment. The individuals of *Nectandra* were sampled from two habitats: the forest edge and the forest interior. The term 'edge' was used to define the abrupt transition between two habitats (Ranney et al. 1981). The edge is made up of a mosaic of field areas that irregularly stretch into the fragment (Fig. 1A). The sample points were selected according to the ease of access since the area explored in 1960 became secondary growth forests (capoeirão) in 2003, which makes it difficult to access the fragment as well as finding the point of edge creation within the field. The trail used in the interior of the large fragment is located at 229 m a.s.l. at least 20 m from the closest edge, and is about 500 m long and 3 m wide. Here, at a distance shorter than 10 m with regard to the trail center, 38 individuals of *Nectandra* with a circumference at breast height (CBH) greater than 31.4 cm were sampled. On the edge, nine individuals of *Nectandra* with a CBH greater than 31.4 cm were sampled, located at a distance of up to 10 m from the point of edge creation towards the interior of the fragment. The CBH was chosen to include just reproductive trees, reducing the frequency of zeros for reproductive variables and increasing the confidence of results and statistical analyses.

The small fragment is located at 53°47'W and 29°42'S, has an altitude of 246 m a.s.l. and a matrix formed by cleared fields, secondary vegetation (capoeira) and urban areas; several trees were extracted from the area in 1949 (A. Muller, personal communication, 2003). The trail 1, located Northeast of the fragment, locally named Cerrito, is about 700 m long and 5 m wide and at least 15 m from the edge (Fig. 1B). It was first originated from a road used for wood felling (A. Muller, personal communication, 2003) and ranges from the base of the hill until about 100 meters from its crest at 246 m asl. The trail 2 is located Southwest of the fragment, locally named Tabor, at least 15 m from the closest edge and is about 3 m wide and 500 m long (Fig. 1B). In the interior of the small fragment we sampled individuals found on the trails located in the forest interior using the same sampling criteria for individuals found in the interior of the large fragment. Seven individuals were sampled on trail 1 and nine on trail 2. None *Nectandra* tree was found on the edges of the small fragment.

The average luminosity on the edge of the large fragment was measured along the edge with a luximeter with one sensor (LI-210 *Photometric Sensor*) at 1.3 m above the ground, during a 20 second stop, between 13h30min e 15h30min. The measurements were repeated for each season of the year (see Table 1 for details). Due to the heterogeneity of the forest interior (Ramos and Santos 2005), the luminosity for the interior of the large fragment and the trails was estimated after at least 1100 readings in each habitat.

All sampled individuals on the edge and trails were also selected for fruit collection. In the interior of the large fragment, due to the great number of individuals sampled, all individuals were numbered and 10 of these were randomly sampled for fruit collection, excluding the trees with crown overlapping between neighbors, which could affect the number of fruits estimated. For each individual, the trunk was used as a reference for installing a sampling unit of 5x5 m on the ground. In each sampling unit, all fruit in good state were collected during a 20 minute search. These fruit collections were performed in only three days in January 2003. The fruits were counted and measured. Several studies confirm the consistency of counting fruits found on the ground or in fruit collectors for estimating fruit abundance (see Barlow and Peres 2006 and references therein).

The circumference at breast height (CBH) of the individuals could cause an error in the comparison between fragments, since the number and size of fruits may be correlated to the CBH of the individuals and not to differences between the habitats (Davies and Ashton 1999; Cunningham 2000). Therefore, the

number and size of the fruits was pondered for each individual, dividing the values by the CBH. All habitats were compared one to one with regard to light, number and size of fruits using the rank mean multiple comparison (RMMC) of the Kruskal-Wallis test (K-W).

The sampled area in the three trails was subdivided into 20x10 m plots and the number of individuals of *Nectandra* in each plot was recorded and used to calculate the pattern of spatial distribution of the individuals in the interior of the large fragment, trail 1 and trail 2. We applied the Standardized Morisita Index (I_p), which vary from -1 to +1 with confidence limits of 95% to $I_p < -0,5$ and $> +0,5$, and recognizes three spatial distribution patterns: clumped, when $I_p > 0$, random, $I_p \approx 0$ and uniform, $I_p < 0$ (Krebs 1989). Moreover, the sum of the number of individuals in each plot provided the density of individuals of *Nectandra* in the interior of the large fragment, trail 1 and trail 2. We also verified whether the order of the habitats according to density of individuals, area and light was similar to that observed for number and size of fruits.

Results

All habitats differed significantly with regard to the mean ranking for light ($p < 1 \times 10^{-4}$ for all the RMMCs between habitats), with the edge receiving significantly more light than both trails in the interior of the small fragment and the interior of the large fragment (Fig. 2). The mean ranking for number of fruits produced by individuals of *Nectandra* was greater in the interior than on the edge of the large fragment, although there was no statistical significance ($p = 0.99$, RMMC between the two habitats). However, the total number of fruits produced on the edge was twice the amount found in the interior of the large fragment (Table 1, Fig. 3A). The mean ranking for number of fruits produced by individuals of *Nectandra* on the edge was significantly greater than the number produced by individuals found in the trails inside the small fragment ($p < 0.04$ RMMC for edge vs trail 1 and edge vs trail 2).

The individuals located in the interior of the large fragment presented a higher mean ranking in number of fruits than those found in the trails inside the small fragment ($p = 0.19$ and $p = 0.25$, RMMC for interior of the large fragment vs. trail 1 and interior of the large fragment vs. trail 2, respectively), although the values did not differ significantly.

The mean ranking in fruit size was significantly smaller in individuals of *Nectandra* located in trail 2 than those located in the other habitats ($p < 3 \times 10^{-4}$, for the RMMC of trail 2 with the other habitats) but the other habitats did not differ among themselves (Fig. 3B).

The density of individuals was much higher in the interior of the large fragment than in the trails studied in the small fragment (Table 1). *Nectandra* had a uniform distribution pattern in both fragments studied (Table 2). The individuals of *Nectandra* were distributed in groups of high density in the interior of the large fragment and groups of low density in the trails inside the small fragment.

The increasing order in the number of fruit produced corresponded to the increasing order of light (with the exception of the interior of the large fragment) and to the increasing order of fragment area and density of individuals (Table 1). The order for fruit size followed the same tendency, except for trail 1, that had a smaller density and area but larger fruits than edge and interior of the large fragment.

Discussion

The comparison of the four habitats showed that light was a more abundant resource on the edge of the large fragment than in the interior of the large and the small fragment. The fact that the edge of the large fragment did not differ significantly from the interior with regard to the fruit number mean rank, even though it produced double the amount of fruits, suggests that some of the individuals are excellent fruit producers. Since the seed dispersers generally prefer individuals with more fruits (Blake and Loisele 1991), the concentrated fruit production in some of the individuals found on the edge may have important consequences for the dispersion of seeds and *Nectandra* gene flow (Aldrich and Hamrick 1998).

Similarly, the quantity of fruits produced by individuals of *Nectandra* in the interior of the large fragment, although not significant, was more than the double the amount observed in the trails located in the interior of the small fragment, that received on average two to five times more light than the interior of the large fragment. Therefore, considering the total number of fruits produced, the individuals of *Nectandra* located in the trails inside the small fragment did not respond to the greatest amount of available light in these habitats.

Fruit size was significantly smaller in trail 2, the habitat with most light, confirming the low reproductive performance of *Nectandra* in the small fragment. Moreover, since the most preserved and

darkest fragment had the largest area and density of individuals of *Nectandra*, we can assume that the diminished population of *Nectandra* in the interior of the small fragment is not sufficient for sustaining the production of fruits at a level comparable with that of the large fragment, even with more available light. The values of *Ip* were quite similar among the three fragments. Therefore, it seems that, in the present study, the influence of the density of individuals in the production of fruits was more important than the pattern of spatial distribution.

A small fragment may have a large population whose reproductive success is not compromised (Tomimatsu and Ohara 2002). Instead, in the present study the small fragment included the smallest populations of *Nectandra*, which could have affected the production of fruits, supporting the suggestion by Lamont et al. (1993) e Aizen and Feinsinger (1994) that small populations do not favor plant reproduction. The interior of the large fragment had less incident light but a larger population size and produced more and larger fruits. The production of significantly larger fruits in the interior of the large fragment when compared to the small one, even with less incident light, suggests that in the small fragments the reproductive activity of *Nectandra* trees was not limited by light, but perhaps by the absence of pollinators, as the small populations of *Nectandra* in these fragments would not be attractive enough. Somanathan and Borges (2000) observed that in a disturbed forest the production of fruits was smaller than in a preserved forest, due to limited pollination related to isolation and small population density of plants.

Therefore, the population size is an important variable to take into account when evaluating the effects of edge and fragmentation on forest species (Somanathan and Borges 2000). The high fruit production on the edge of the large, more preserved, fragment suggests that the greater amount of light favored fruit production in *Nectandra megapotamica*. Recent studies shows a tendency of higher flowers and fruit production on forest edges (Fuchs et al. 2001; Rocha and Aguilar 2001 and Burgess et al. 2006), as long as there is not a limitation in pollination (Niesenbaum 1993) driven by population size or self-incompatibility. The edge appears once again as an important source of flowers and fruits (Murcia 1996), possibly affecting the patterns of resource utilization by fauna in fragmented habitats. Nevertheless, the advantages of edge regarding light and the number of fruits produced by *Nectandra* trees are apparently lost under conditions of reduced density.

Acknowledgements

The authors thank F.N. Ramos for reading an early draft of the manuscript, Anne T. D’Hourseul for the English version review, to FAPESP, for the PhD scholarship granted to L.F.Alberti and to CNPq for the Bolsa de Produtividade em Pesquisa and Grant Pesquisa granted to L.P.C.Morellato.

References

- Aizen, M.A., and Feinsinger, P., 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecol. Appl.* **4**: 378-392.
- Alberti, L.F., Longhi, S.J., Morellato, L.P.C., 2007. Padrão fenológico de árvores e relação com o clima em floresta semidecidual no sul do Brasil. *In* Pesquisas ecológicas no ecossistema de Floresta Estacional do Rio Grande do Sul. *Edited by* E.J. Brun, M.V. Schumacher, S.J. Longhi and S. Vaccaro. Palotti, Santa Maria (In press).
- Aldrich, P.R., and Hamrick, J.L., 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science*, **281**: 103-105.
- Barlow, J., and Peres, C.A., 2006. Effects of single and recurrent wildfires on fruit production and large vertebrate abundance in a central Amazonian forest. *Biodivers. Conserv.* **15**: 985-1012.
- Blake, J.G., and Loiselle, B.A., 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk*, **108**: 114-130.
- Burgess, V.J., Kelly, D., Robertson, A.W., and Ladley, J.J., 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zeal. J. Ecol.* **30**: 179-190.
- Cunningham, S., 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conserv. Biol.* **14**: 758-768.
- Davies, S.J., and Ashton, P.S., 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *Am. J. of Bot.* **86**: 1786-1795.

- Dennis, A.J., and Westcott, D.A., 2006. Reducing complexity when studying seed dispersal at community scales: a functional classification of vertebrate seed dispersers in tropical forests. *Oecologia*, **149**: 620-634.
- Dick, C.W., 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc. R. Soc. Lond.* **268**: 2391-2396.
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A., and Quesada, M., 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv. Biol.* **17**: 1523-1539.
- Ghazoul, J., McLeish, M., 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol.* **153**: 335-345.
- Ghazoul, J., Liston, K.A., and Boyle, T.J.B., 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *J. Ecol.* **86**: 462-473.
- Hernandes, J.L., Pedro-Junior, M.J., and Bardin, L., 2004. Variação estacional da radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. *Revista Árvore*, **28**: 167-172.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Economica, México.
- Krebs, C.J., 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York.
- Krúgel, M.M., Burger, M.I., Alves, M.A., 2006. Frugivoria por aves em *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) em uma área de floresta estacional decidual no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, **96**: 17-24.
- Lamont, B.B., Klinkhamer, P.G.L., and Witkowski, E.T.F., 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. *Oecologia*, **94**: 446-450.
- Longhi, R.A. 1995. *Livro das árvores e arvoretas do Sul*. L & PM, Porto Alegre.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trend. Ecol. Evol.* **10**: 58-62.
- Murcia, C., 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. In *Forest patches in tropical landscapes*. Edited by J. Schelhas and R. Greenberg. Island Press, Washington, pp. 19-36.
- Niesenbaum, R.A., 1993. Light or pollen – seasonal limitations on female reproductive success in the understorey shrub *Lindera bensoin*. *J. Ecol.* **81**: 315-323.

- Quesada, M., Stoner, K.E., Lobo, J.A., Herrerías-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguía-Rosas, M.A., O-Salazar, K.A., and Rosas-Guerrero, V., 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees. *Biotropica*, **36**: 131-138.
- Ramos, F.N., and Santos, F.A.M., 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. *Can. J. Bot.* **83**: 1305-1316.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C., and Levenson, J.B., 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. *In* Forest island dynamics in man-dominated landscapes. *Edited by* R.L. Burgess and D.M. Sharpe. Springer-Verlag, New York. pp 67-95.
- Reitz, R., Klein, R.M., and Reis, A., 1988. Projeto madeira do Rio Grande do Sul. Superintendência do desenvolvimento da Região Sul/Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Restrepo, C., Gomez, N., and Heredia, S., 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology*, **80**: 668–685.
- Rocha, O.J., and Aguilar, G., 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *Am. J. of Bot.* **88**: 1607–1614.
- Smith-Ramirez, C., and Armesto, J.J., 2003. Foraging behaviour of bird pollinators on *Embothrium coccineum* (Proteaceae) trees in forest fragments and pastures in southern Chile. *Austral Ecol.* **28**: 53-60.
- Somanathan, H., and Borges, R.M., 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biol. Conserv.* **94**: 243-256.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S.D., Klant, E., Nascimento, P.C., and Schneider, F., 2002. Solos do Rio Grande do Sul. Ed. da UFRGS, Porto Alegre.
- Tomimatsu, H. and Ohara, M., 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conserv. Biol.* **16**: 1277-1285.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., and Alves-Lima, J.C., 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Fundação IBGE, Rio de Janeiro.
- Viana, V.M.P., and Pinheiro, L.A.F.V., 1998. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF*, **12**: 25-42.

Wheelwright, N.T. 1986. A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. In *Frugivores and seed dispersal*. Edited by A. Estrada and T.H. Fleming. W. Junk, Amsterdam, pp. 19-35.

Table 1. Characteristics of the forest edge, interior and of the populations of *Nectandra megapotamica* studied in two fragments of semideciduous forest, South Brazil.

	Large Fragment		Small Fragment	
	Edge	Interior	Trail 1	Trail 2
Fragment area (ha)	-	400	35	35
Density (number of individuals)	>10	38	7	9
Annual incident light (Klx) Median (1st-3th quartile)	37.1(31.1-43.4) (n=16)	0.3(0.2-0.7) (n=1,435)	0.4(0.2-1.0) (n=1,318)	1.0(0.4-4.8) (n=1,187)
Date of light sampling	2 October 2002, 25 December 2002, 21 March 2003, 6 August 2003	Same as edge	1 October 2002, 27 December 2002, 22 March 2003, 8 August 2003	28 September 2002, 26 December 2002, 23 March 2003, 7 August 2003
Number of fruits Median (1st-3th quartile)	16(8-65) (n=9)	17(9-42) (n=10)	3(0-6) (n=7)	1(0-18) (n=9)
Total number of fruits produced	456 (n=9)	224 (n=10)	24 (n=7)	75 (n=9)
Size of fruits (cm) Median (1st-3th quartile)	0.98(0.9-1.1) (n=29)	0.89(0.8-1.0) (n=20)	0.90(0.8-1.0) (n=5)	0.66(0.5-0.7) (n=8)
CBH (cm) Median (1st-3th quartile)	87(65-117) (n=10)	87,5(62,2-194) (n=10)	46(43-84) (n=7)	82(59-107) (n=9)

Table 2. Standardized Morisita Index (I_p) for *Nectandra megapotamica* trees from the interior of the two fragments of semideciduous forest studied, Southern Brazil.

Habitat	I_p	Pattern	Number of plots
Large fragment	-0.22	Uniform	19
Small fragment			
Trail 1	-0.20	Uniform	18
Trail 2	-0.07	Uniform	17

Figure Captions

Fig. 1: Aerial photograph of (A) the large fragment, showing the sample areas on the edge (solid vertical lines on the center) and interior (solid curved line on the center), and (B) the small fragment, indicating the sample areas in the interior, the trail 1 (solid curved line on right above) and trail 2 (solid straight lines on the center), of semideciduous forest, South Brazil. The straight horizontal lines (down right of A and B) indicate 500 m. Dotted lines indicate fragment boundaries (Source: LABGEO - Laboratório de Geoprocessamento do Departamento de Engenharia Rural da UFSM).

Fig. 2: Light intensity on log scale in the four habitats of the semideciduous forest fragments, South Brazil. Legend: ELF – Edge of the large fragment, IFL – Interior of the large fragment, Trail 1 and Trail 2 – interior of the small fragment, median (\square), the box is determined by 25th and 75th percentiles and the minimum and maximum values are displayed by the whiskers. Box-plots with *** indicates significant differences ($p < 0,001$) between habitats according to the rank mean multiple comparison (RMMC) of the Kruskal-Wallis test.

Fig. 3: Number of fruits/CBH (A) and Size of fruits/CBH (B), produced by *Nectandra megapotamica* trees in the four habitats of the semideciduous forest fragments, South Brazil. Legend: ELF – Edge of the large fragment, IFL – Interior of the large fragment, Trail 1 and Trail 2 – interior of the small fragment, median (\square), the box is determined by 25th and 75th percentiles and the minimum and maximum values are displayed by the whiskers. Box-plots with ** or linked by lines indicates significant differences ($p < 0,05$) between habitats according to the rank mean multiple comparison (RMMC) of the Kruskal-Wallis test.



Fig. 1

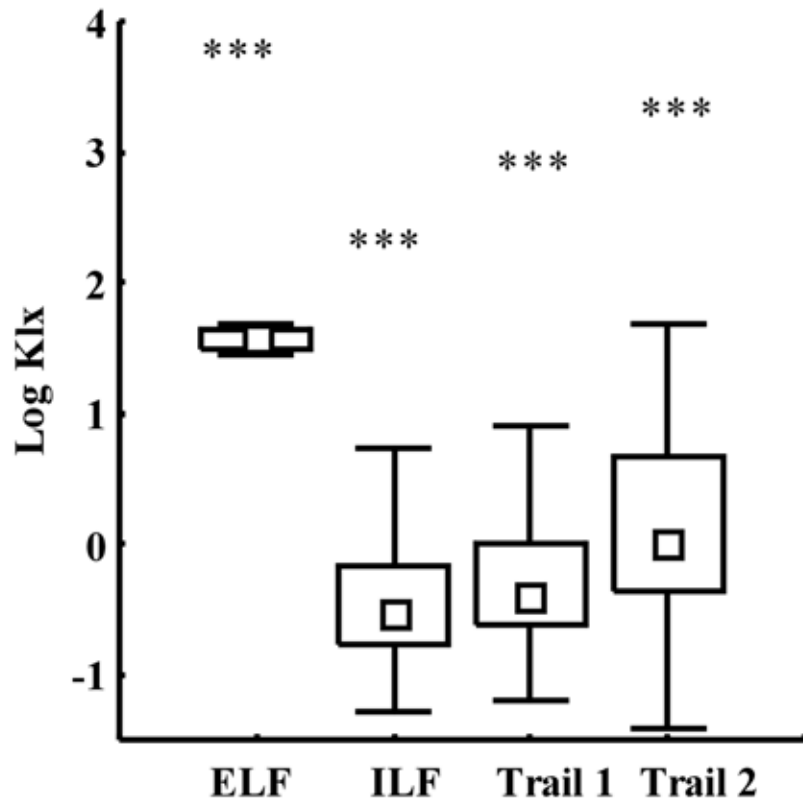


Fig. 2

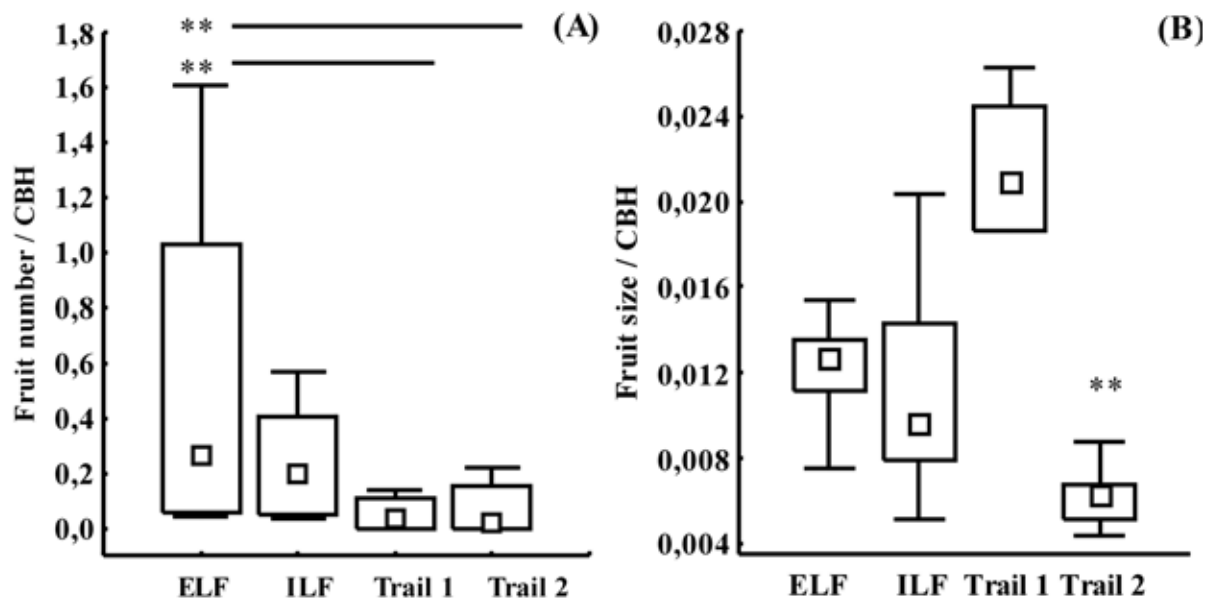


Fig. 3

CAPÍTULO IV

Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae)

(Segundo normas da Revista Brasileira de Botânica)

Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae)¹

LUIS FERNANDO ALBERTI^{2,3}, L. PATRÍCIA C. MORELLATO²

Título resumido: Trilhas antrópicas, clareiras naturais e fenologia de *Gymnanthes concolor*

-
1. Parte da tese de doutorado do primeiro autor, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Estadual Paulista (UNESP) de Rio Claro.
 2. Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes. Av. 24-A, 1515 - Bela Vista, CEP 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil.
 3. Autor para correspondência: nuandii@hotmail.com

ABSTRACT – (Influence of natural gaps and anthropic trails in the reproductive phenology of *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae)). In the interior of a seasonal semideciduous forest at Santa Maria, RS, Brazil, we investigated whether a wide and lighter trail differed from a narrow and darker path (darker trail) concerning the reproductive phenology of *G. concolor*. We also examined whether the creation of natural gaps in 2002 affected the incident light and phenology of *G. concolor* in 2003, answering the questions: (a) Do the trails differ regarding the incident light on the tree canopy and the number of male inflorescences, female flowers, fruits and fruit size (phenological variables)? (b) Is there a relationship between incident light on the tree canopy and the phenological variables? (c) In each trail, do individuals adjacent to gaps differ from individuals far away from gaps regarding the interannual variation in the incident light and phenological variables? In 2002, the incident light was significantly higher on lighter trail than darker trail trees, but trails did not differ in respect to phenological variables. In 2003, incident light and phenological variables did not differ significantly between trees in lighter trail and darker trail. Therefore, the light incidence on lighter trail did not promote a significantly phenological change. The result is supported by the low number of significant regressions between light incidence and phenological variables. Trees adjacent to gaps presented a light incidence variation significantly higher than those trees far away from gaps, but did not differ in respect to interannual variation in phenological variables. Hence, the higher light incidence after the creation of gaps did not affect significantly the phenology of *G. concolor* as well, which may need even higher amounts of light to respond to gaps or open trails. Our results may give some insight to the design of ecological trails or other open spaces on

natural reserves, to reduce its impact on flowering and fruiting production of the species nearby.

Key words - anthropic trail, gap creation, *Gymnanthes concolor*, phenology

RESUMO - (Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae)). Investigamos se no interior de uma floresta estacional semidecidual em Santa Maria, RS, uma trilha clara diferiu de um caminho escuro (trilha escura) quanto à luz incidente e à fenologia reprodutiva de *G. concolor* e se a abertura de clareiras em 2002 afetou a luz incidente e a fenologia dessa espécie em 2003. Procuramos responder: (a) as trilhas clara e escura diferem quanto à luz incidente na copa das árvores e ao número de inflorescências masculinas, flores femininas, frutos e tamanho de frutos (variáveis fenológicas)? (b) Houve relação entre a luz incidente na copa das árvores e as variáveis fenológicas? (c) Em cada trilha, indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras diferem quanto à variação interanual da luz incidente e das variáveis fenológicas devido à abertura de clareiras? Em 2002, a luz incidente foi significativamente maior sobre as copas dos indivíduos da trilha clara, mas as trilhas não diferiram significativamente quanto às variáveis fenológicas. Em 2003, os indivíduos na trilha clara não diferiram significativamente daqueles na trilha escura quanto à luz incidente e às variáveis fenológicas. Portanto, a luz incidente na trilha clara não promoveu uma mudança fenológica significativa, o que foi corroborado pelo baixo número de regressões significativas entre luz incidente e as variáveis fenológicas. Os indivíduos vizinhos tiveram taxa de variação da luz incidente significativamente maior do que os não vizinhos, mas não diferiram significativamente quanto às taxas de variação das variáveis

fenológicas. Portanto, a maior luz incidente após a abertura de clareiras também não afetou significativamente a fenologia de *G. concolor*, que dependeria de maiores intensidades de luz. Estes resultados podem nortear as dimensões de futuras trilhas ecológicas ou espaços abertos em reservas naturais, de forma a causarem menor impacto na produção de flores, frutos e sementes em espécies vegetais nas suas proximidades.

Palavras-chave – abertura de clareiras, fenologia, *Gymnanthes concolor*, trilha antrópica

Introdução

Os trabalhos sobre clareiras e efeito da fragmentação e de borda na fenologia (*e.g.* Restrepo & Vargas 1999) atribuem à luz o *status* de variável chave no entendimento da ecologia de florestas nativas e fragmentadas (Murcia 1995). Contudo, a maioria dos trabalhos sobre a luz em florestas trata da descrição de habitats (*e.g.* Bazzaz & Pickett 1980 e referências neste, Chazdon & Fetcher 1984, Zaia & Tatakis 1999), não testando sua influência no processo reprodutivo de plantas ou animais (Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995). Conseqüentemente, a resposta fenológica das plantas na natureza decorrente da variação luminosa é pouco conhecida (Ghazoul & MacLeish 2001) e ambígua. Johns (1988), Kato & Hiura (1999), Restrepo *et al.* (1999) e F.F.D. Neves & L.P.C. Morellato (dados não publicados) apontaram para o favorecimento da atividade fenológica em condições de maior luminosidade, enquanto Rocha & Aguilar (2001) relataram o oposto, delegando a causa principal à limitação de polinizadores. Niesenbaum (1993) verificou que *Lindera benzoin* (Lauraceae) não teve aumento significativo na produção de frutos, mesmo após o fornecimento de pólen suplementar e

apontou a limitação da luz e de nutrientes no solo como fatores importantes para regular a atividade fenológica da referida espécie.

Além da influência ou não dos polinizadores, a incerteza da existência de favorecimento da atividade fenológica em condições de maior luminosidade se deve à complexidade biótica e estrutural das florestas tropicais (Ramos & Santos 2005), que dificulta a separação da sua influência na fenologia. Por exemplo, as alterações na luz disponível para as plantas devido à abertura de clareiras e ou trilhas modificam a fenologia das espécies vegetais (F.F.D. Neves & L.P.C. Morellato, dados não publicados, Ramos & Santos 2005), alterando o número de sementes produzidas e, conseqüentemente, a futura composição florística e densidade de indivíduos das diferentes espécies que ocorrem na floresta (Johns 1988). Compreender até que ponto as variáveis fenológicas medidas em indivíduos vizinhos às clareiras naturais diferem daquelas medidas em trilhas antrópicas possibilita comparar a intensidade do impacto da atividade humana em relação à variação natural na floresta (ver Dahlem & Boerner 1987).

Dentro deste contexto investigamos, no interior de uma floresta estacional semidecidual, se uma trilha larga e clara (trilha clara) e um caminho estreito e escuro (trilha escura) diferem quanto à luz incidente e a fenologia de *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae). Durante o período de estudo, um forte temporal atingiu ambas as trilhas e surgiu a oportunidade de compararmos, a influência da abertura de clareiras na luz e fenologia dos indivíduos de *Gymnanthes concolor*. Reduzimos a influência de polinizadores e dispersores de sementes no número de frutos observados, por meio da escolha de uma espécie autocórica e que pertence a uma família onde a produção de frutos por apomixia é comum (Nigren 1954, Salomão & Allem 2001). Procuramos

responder às perguntas: (a) as trilhas clara e escura diferem quanto à luz incidente na copa das árvores e à fenologia de *Gymnanthes concolor*? Esperamos que os indivíduos localizados na trilha clara recebam maior quantidade de luz incidente sobre suas copas e apresentem valores mais elevados nas variáveis fenológicas em comparação com aqueles da trilha escura, similar ao observado em borda antrópica por Ramos & Santos (2005); (b) para cada ano e trilha, existe relação entre a luz incidente na copa e as variáveis fenológicas? Uma vez que a fenologia das árvores responde positivamente a níveis crescentes de luminosidade (Niesenbaum 1993), esperamos que exista relação positiva significativa entre a luz incidente e os valores das variáveis fenológicas; (c) dentro de cada trilha, os indivíduos vizinhos às clareiras diferem dos indivíduos não vizinhos às clareiras quanto à variação da luz incidente e variáveis fenológicas? Devido à marcante diferença na luz entre o interior da floresta e clareiras (Levey 1988, Niesenbaum 1993), esperamos que os indivíduos vizinhos às clareiras apresentem taxa de variação na luz incidente e nas variáveis fenológicas significativamente maiores daquelas registradas nos indivíduos não vizinhos.

Material e métodos

Espécie estudada - *Gymnanthes concolor* Spreng (Euphorbiaceae) é uma arvoreta característica da floresta estacional semidecidual, ocorre desde o Ceará até o Rio Grande do Sul, atinge de 2 a 10 m de altura e 18 a 35 cm de circunferência a altura do peito (CAP), sendo comum no subdossel (Smith *et al.* 1988), mas pouco freqüente em clareiras (Carvalho *et al.* 2000) e bordas (Amador & Viana 2000). Apresenta racemos com 2 a 3 cm de comprimento, contendo três a seis flores masculinas de cor amarela

com até 4 mm de diâmetro e, comumente, duas flores femininas na base. Os frutos, cápsulas globosas de 5 a 8 mm de diâmetro (Smith *et al.* 1988), são secos, deiscentes e autocóricos (Morellato & Leitão-Filho 1992). Os indivíduos avaliados apresentam baixa variação na CAP, fator que minimiza erros associados à expressão fenológica devido ao vigor das plantas, facilitando desta forma, o isolamento da variável luz, em avaliação neste trabalho.

Área de estudo – O presente estudo foi desenvolvido no Morro do Cerrito, localizado no Município de Santa Maria (29°43' S e 53°47' W), na região central do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A região possui clima subtropical do tipo Cfa segundo a classificação climática de Köppen (1948). A temperatura média anual é 23°C e a precipitação média anual é de 1823 mm (estação meteorológica da Universidade Federal de Santa Maria, período de 1980-2003). Na área de estudo, a vegetação é classificada como floresta estacional semidecidual (Veloso *et al.* 1991) e predominam neossolos litólicos de matriz basáltica (Streck *et al.* 2002).

As duas trilhas estudadas estão localizadas no interior da floresta do Morro do Cerrito, com 246 m de altitude, exposição predominante norte e 20 ha de sua área recoberta por floresta estacional semidecidual. A trilha larga e clara (trilha clara) possui 700 m de comprimento e 1 a 5 m de largura. Foi originada em 1948, a partir de uma estrada utilizada na extração madeireira (com. pess. de Irmão Aloísio Muller). O caminho estreito e escuro (trilha escura) possui 500 m de comprimento e 1 a 2 m de largura. A trilha clara possui muitas árvores cujas copas não se tocam, criando maior abertura de dossel sobre os indivíduos de *Gymnanthes concolor* quando comparada com a trilha escura.

As duas trilhas foram caracterizadas quanto à luminosidade durante caminhada com um luxímetro LI-210 *Photometric Sensor* constituído de um sensor pontual posicionado sobre a palma da mão a 1,30 m de altura, parando a aproximadamente cada 15s para fazer a leitura. O sensor coletou 209 amostras na trilha clara e 244 amostras na trilha escura, alternando 30min. em cada trilha, entre as 13h30min e 15h30min do dia 1º de outubro de 2002. A luz incidente foi significativamente maior na trilha clara (mediana = 0,7 Klx) do que na trilha escura (mediana= 0,4 Klx, Mann-Whitney U = 9, P < 0,001), comprovando a existência de dois ambientes distintos. A trilha clara apresentou maior variação de luz incidente (25 - 75 percentis = 0,41 - 3,0) em relação à trilha escura (25 - 75 percentis = 0,3 - 0,8 Klx).

Amostragem dos indivíduos - Em ambas as trilhas foram amostrados todos os indivíduos de *Gymnanthes concolor* com circunferência a altura do peito (CAP) maior que 31,4 cm e que se encontravam a uma distância menor que 10 m em relação ao centro das mesmas. A amostragem de indivíduos acima de 31,4 cm de CAP reduz a frequência de valores zero nas variáveis reprodutivas, aumentando a confiabilidade dos resultados das análises estatísticas. A amostragem totalizou 500 x 10 m (0,5 ha) em cada trilha, sendo que foram encontrados 17 indivíduos na trilha clara e 15 na trilha escura. Dentre os indivíduos amostrados, foram selecionados oito em cada trilha, de acordo com a facilidade de acesso à copa. Para cada indivíduo selecionado foram avaliados, nos anos de 2002 e 2003, uma vez na floração e outra na frutificação, na porção mediana da copa, um ramo de 1 x 0,5 x 0,5 m em cada ponto cardeal. Em cada ramo (no caso das variáveis Y_1 a Y_3 e X_2) e indivíduo (X_1) foram quantificadas as seguintes variáveis dependentes ou fenológicas (Y) e independentes (X):

Y_1 - Número de inflorescências masculinas; Y_2 - número de flores femininas; Y_3 - número de frutos, Y_4 - tamanho de frutos - Para cada indivíduo selecionado, tomamos seu tronco como referência central para a instalação de uma unidade amostral de 5 x 5 m no chão, subdividida em quatro subunidades de 2,5 x 2,5 m. Em cada subunidade, coletamos todos os frutos em bom estado encontrados durante 5min. de busca. Medimos o comprimento e largura de um a cinco frutos, conforme a disponibilidade dos mesmos, somente em 2002; X_1 - circunferência a altura do peito (CAP) - medido em todos os indivíduos amostrados; X_2 - luz incidente na copa da árvore, amostrada a 4 m de altura com o sensor do luxímetro LI-210 posicionado sobre uma pequena plataforma acoplada à ponta de uma vara, por meio de quatro tomadas por ramo, cuja posição em cada ramo definimos de acordo com a facilidade de manuseio do sensor. Alternamos a coleta de dados em indivíduos na trilha clara e escura, entre as 11h30min e 15h30min em um único dia de agosto de 2002. Para as variáveis Y_1 a Y_3 , X_1 e X_2 , usamos a somatória das medidas dos quatro ramos e calculamos a mediana entre os indivíduos por ambiente nas tabelas e teste U de Mann-Whitney (Zar 1996); para a variável Y_4 , em cada indivíduo, calculamos a média das quatro subunidades, sendo que obtivemos o valor de cada subunidade por meio da média do tamanho dos frutos encontrados na mesma. Posteriormente calculamos a mediana entre os indivíduos.

Em 2002 e 2003, comparamos as duas trilhas quanto à soma de postos dos valores da luz incidente e às variáveis fenológicas medidas nas copas dos indivíduos de *Gymnanthes concolor* por meio do teste U de Mann-Whitney, conforme Zar (1996). Em ambas as trilhas e anos testamos a relação entre as fenofases reprodutivas e luz por meio de regressão linear simples, considerando Y_1 a Y_3 como variáveis dependentes e X_2 como independente (Zar 1996).

Para testar a influência da abertura de clareiras ocorrida em 11 de setembro de 2002, identificamos entre os indivíduos selecionados em cada trilha aqueles vizinhos e não vizinhos às clareiras e calculamos a taxa de variação dos valores, ou seja, os valores obtidos após a abertura de clareiras (2003) menos os valores obtidos antes da abertura das clareiras (2002) das variáveis Y_1 a Y_3 e X_2 para cada um dos quatro indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras da trilha clara e três indivíduos vizinhos às clareiras e cinco não vizinhos na trilha escura. Consideramos indivíduos vizinhos às clareiras aqueles cuja base do seu tronco delimitava a abertura da clareira (Runkle 1981).

Para cada trilha comparamos indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras quanto à taxa de variação da luz incidente e das variáveis reprodutivas por meio do teste U de Mann-Whitney. A existência de diferença significativa no teste U indicaria que, dentro de uma dada trilha, a soma dos postos das taxas de variação das variáveis Y_1 a Y_3 e X_2 diferia significativamente entre os indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras.

Resultados

Gymnanthes concolor floresceu de agosto a setembro e frutificou de agosto a novembro e a maioria dos frutos foi produzida por apomixia (L.F. Alberti, dados não publicados) e não apresentou diferença significativa entre a trilha clara e a trilha escura quanto ao posto médio dos valores de CAP (tabela 1).

Em 2002, a luz incidente na copa foi significativamente maior nos indivíduos localizados na trilha clara em relação aqueles na trilha escura (tabela 1). Não houve diferenças significativas entre as trilhas quanto ao número de inflorescências masculinas, flores femininas e frutos produzidos (tabela 1). No entanto, em 2002 e 2003

houve uma maior produção de flores masculinas na trilha clara. Os indivíduos localizados na trilha clara não diferiram significativamente daqueles da trilha escura quanto ao tamanho dos frutos (tabela 1). Em 2003, os indivíduos localizados na trilha clara não diferiram significativamente daqueles localizados na trilha escura quanto à luz incidente ou qualquer variável fenológica estudada.

Ao contrário do esperado, os modelos de regressão linear simples testados não mostraram relação significativa entre a luz e variáveis reprodutivas (figura 1). Somente o número de flores femininas produzidas pelos indivíduos na trilha escura em 2002 apresentou relação negativa significativa com a luz incidente (figura 1B).

Na comparação entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras quanto à taxa de variação interanual na luz incidente e das variáveis fenológicas observamos que, tanto na trilha clara quanto na trilha escura, os indivíduos vizinhos às clareiras tiveram taxa de variação de luz incidente significativamente maior do que os indivíduos não vizinhos, mas não diferiram significativamente quanto às taxas de variação das variáveis fenológicas (tabela 2).

Discussão

Ao contrário do previsto, a trilha clara não diferiu significativamente da trilha escura quanto às variáveis fenológicas em nenhum dos anos de estudo. A maior luz incidente sobre a copa de *Gymnanthes concolor* na trilha clara, aparentemente, não favoreceu a atividade reprodutiva quando comparada com a trilha escura. Valores superiores de luz na borda (Zaia & Takaki 1999, Hernandez *et al.* 2004) favorecem a maior produtividade de flores e frutos em árvores nessas condições (F.F.D. Neves & L.P.C. Morellato, dados não publicados, Quesada *et al.* 2004) quando comparadas com aquelas árvores

localizadas dentro da floresta (Carvalho *et al.* 2000). Árvores isoladas possuem atividade reprodutiva ainda maior do que na borda, sugerindo que uma combinação de quantidades excepcionais de luz incidente e de espaço físico para suas raízes favoreceria a obtenção de nutrientes e conseqüentemente a atividade reprodutiva nessas condições (Fuchs *et al.* 2001). Portanto, aparentemente os indivíduos de *Gymnanthes concolor* da trilha clara necessitariam maior quantidade de luz para que sua atividade fenológica fosse significativamente maior do que aquela observada nos indivíduos da trilha escura. A observação na área de alguns indivíduos isolados com abundante produção de flores reforça esta idéia.

A tendência de maior produção de inflorescências masculinas na trilha clara em ambos os anos sugere que níveis de luz incidente superiores àqueles observados no presente estudo poderiam favorecer a produção de estruturas que são menos custosas para a planta, como proposto por Fuchs *et al.* (2001), Quesada *et al.* (2004) e Holland *et al.* (2004). Como conseqüência, poderíamos ter um favorecimento da reprodução cruzada e trocas genéticas efetuadas pelos grãos de pólen, especialmente se considerarmos que em *Gymnanthes concolor* grande parte dos frutos é formada por apomixia (L.F. Alberti, dados não publicados).

Ao contrário do esperado, a maioria dos modelos lineares simples testados para a relação entre a luz incidente e as variáveis fenológicas não foram significativos, sugerindo que a grande heterogeneidade da luz incidente no nível de micro-habitat em florestas tropicais torna difícil isolar e modelar sua influência na resposta reprodutiva de espécies vegetais (Kato & Hiura 1999, Ramos & Santos 2005). Ainda, sugere que a fenologia de *Gymnanthes concolor* é influenciada também por fatores diferentes da luz incidente. Neste sentido, Pinero *et al.* (1982) sugerem que a frutificação de *Astrocaryum*

mexicanum (Arecaceae) estaria também relacionada à disponibilidade de nutrientes no solo.

A abertura de clareiras aumenta a luz incidente (Chazdon & Fetcher 1984) e favorece a produção de frutos (Blake & Hoppes 1986, Dahlem & Boerner 1987, Levey 1988). No presente estudo, a abertura de clareiras, embora tenha proporcionado aumento significativo na luz incidente na copa dos indivíduos vizinhos às clareiras nas duas trilhas, não promoveu aumento significativo na atividade fenológica nos indivíduos de *Gymnanthes concolor* vizinhos às clareiras em relação aos não vizinhos às clareiras. As clareiras abertas possuem, em sua grande maioria, menos que 80 m² (L.F. Alberti, obs. pessoal). Não observamos nenhuma clareira grande (maior que 200 m² *sensu* Muniz 2004) próxima aos indivíduos de *Gymnanthes concolor* amostrados, que propiciaria uma maior quantidade de luz incidente, podendo afetar a fenologia da espécie. Em floresta estacional semidecidual na estação ecológica de Caetetus – SP, Muniz (2004) verificou que as clareiras pequenas estão expostas a menor quantidade de luz quando comparadas às clareiras grandes. Estudando várias espécies de arbustos na Costa Rica, Levey (1988) observou número significativamente maior de indivíduos com frutos em clareiras maiores que 320 m² em relação à clareiras menores que 80 m². Em uma clareira com 900 m², distante das trilhas estudadas e aberta também em 11 de setembro de 2002, foram observados indivíduos de *Gymnanthes concolor* com floração copiosa em abril, fora da época normal de florescimento da espécie. Portanto, para que a atividade fenológica de *Gymnanthes concolor* seja aumentada significativamente em decorrência da abertura de clareiras, talvez sejam necessárias clareiras de maiores dimensões do que as consideradas neste estudo.

Os resultados do presente estudo sugerem que as respostas das espécies a abertura de trilhas e luz podem ser diferentes do previsto pela literatura corrente. São necessários ambientes como trilhas mais largas ou clareiras maiores para que a luz incidente alcance níveis capazes de modificar significativamente a fenologia de *Gymnanthes concolor* bem como testar experimentalmente até que ponto a sua fenologia (principalmente a formação de flores femininas e frutos) responde ao acréscimo de luz incidente ou é limitada por nutrientes no solo. Adicionalmente, para as condições do presente estudo, a abertura de trilhas com até 5 m de largura e a abertura de clareiras com menos de 80 m² não foram capazes de afetar significativamente a fenologia de *Gymnanthes concolor*. O valor da largura da trilha estudada pode nortear as dimensões de futuras trilhas ecológicas ou espaços abertos em parques, de forma que a abertura dos mesmos cause menor impacto na produção de flores, frutos e sementes em espécies vegetais nas suas proximidades.

Agradecimentos – Os autores agradecem à FAPESP, pela bolsa de doutorado concedida a Luis Fernando Alberti e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa e taxa de bancada de associada, concedidos à L. Patrícia C. Morellato. O Laboratório de Fenologia onde este trabalho foi desenvolvido recebe apoio da FAPESP e CNPq.

Referências bibliográficas

AMADOR, D.B. & VIANA, V.M. 2000. Dinâmica de capoeiras baixas na restauração de um fragmento florestal. *Scientia Forestalis* 57:69-85.

- BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- BLAKE, J.G.H. & HOPPES, W.G. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk* 103:328-340.
- CARVALHO, L.M.T., FONTES, M.A.L. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of Ibitipoca range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149:9-22.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- DAHLEM, T.S. & BOERNER, R.E.J. 1987. Effects of canopy light gap on the growth and reproduction of *Geranium maculatum*. *Canadian Journal of Botany* 65:242-245.
- FUCHS, E.J., LOBO, J.A. & QUESADA, M. 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17:1523-1539.
- GHAZOUL, J. & MCLEISH, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153:335-345.
- HERNANDES, J.L., PEDRO-JUNIOR, M.J. & BARDIN, L. 2004. Variação estacional da radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. *Revista Árvore* 28:67-172.

- HOLLAND, J.N., BRONSTEIN, J.L. & DEANGELIS, D.L. 2004. Testing hypotheses for excess flower production and low fruit-to-flower ratios in a pollinating seed-consuming mutualism. *Oikos* 105:633-640.
- JOHNS, A.D. 1988. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20:31-37.
- KATO, E. & HIURA, T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86:495-501.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fundo de Cultura Econômica, México.
- LEVEY, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58:251-269.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. (L.P.C. Morellato, org.) Editora da Unicamp, Campinas. p.112-140.
- MUNIZ, M.R.A. 2004. Estudo do regime de luz nas quatro principais formações fitogeográficas no estado de São Paulo durante o inverno do ano de 2003. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.

- NIESENBAUM, R.A. 1993. Light or pollen – seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81:315-323.
- NIGREN, A. 1954. Apomixis in Angiosperms. Part II. *Botanical Review* 20:577-649.
- PINERO, D., SARUKHAN, J. & ALBERDI, P. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70:473-481.
- QUESADA, M., STONER, K.E., LOBO, J.A., HERRERÍAS-DIEGO, Y., PALACIOS-GUEVARA, C., MUNGUÍA-ROSAS, M.A., O-SALAZAR, K.A. & ROSAS-GUERRERO, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees. *Biotropica* 36:131-138.
- RAMOS, F.N. & SANTOS, F.M. 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. *Canadian Journal of Botany* 83:1305-1316.
- RESTREPO, C. & VARGAS, A. 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119:419-426.
- RESTREPO, C., GOMEZ, N. & HEREDIA, S. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80:668-685.
- ROCHA, O.J. & AGUILAR, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany* 88:1607-1614.

- RUNKLE, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62:1041-1051.
- SALOMÃO, A.N. & ALLEM, A.C. 2001. Polyembryony in angiospermous trees of the brazilian cerrado and caatinga vegetation. *Acta Botanica Brasilica* 15:369-378.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- SMITH, L.B., DOWNS, R.J. & REITZ, R. 1988. Euforbiáceas. *In* Flora ilustrada catarinense. (R. Reitz, ed.). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- STRECK, E.V., KÄMPF, N., DALMOLIN, R.S.D. & KLANT, E. & SCHNEIDER, F. 2002. Solos do Rio Grande do Sul. Editora da UFRGS, Porto Alegre.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & ALVES-LIMA, J.C. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Fundação IBGE, Rio de Janeiro.
- ZAIA, J.E. & TAKAKI, M. 1999. A relação V/VE da radiação solar sob o dossel de uma área de mata atlântica. *Acta Botanica Brasilica* 13:43-48.
- ZAR, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

Tabela 1. Luz incidente, variáveis fenológicas e circunferência à altura do peito (CAP) de *Gymnanthes concolor* nas trilhas clara e escura (mediana e entre parênteses os 25 e 75 percentis), nos dois anos de estudo, em floresta estacional semidecidual, Santa Maria, RS. – Valores não estimados.

Table 1. Incident light, phenological variables and circumference at breast high (CAP) of *Gymnanthes concolor* in the open and dark trails (median and 25 and 75 percentiles inside parenthesis), in the two years of study, in the seasonal semideciduous forest, Santa Maria, RS. – Not estimated.

	Trilha Clara		Trilha Escura	
	2002	2003	2002	2003
Luz incidente na copa [#] (Klx)	60,3 (37,5 - 91,4) *	67,8 (28,1 - 211,7)	13,2 (10,3 - 20,2)	41,81 (28,2 - 50,6)
Número de inflorescências masculinas [#]	40,0 (31,5 - 48,5)	81,5 (67,5 - 99,5)	30,0 (16,0 - 35,5)	65,5 (49,0 - 95,5)
Número de flores femininas [#]	7,0 (3,0 - 14,0)	22,5 (11,5 - 26,5)	6,0 (3,5 - 7,5)	14,0 (7,0 - 20,0)
Número de frutos [#]	4,0 (3,5 - 5,0)	18,5 (10,5 - 23,0)	5,5 (4,0 - 8,0)	15,5 (10,5 - 19,5)
Tamanho de frutos [#]	0,8 (0,7 - 0,9)	–	0,7 (0,6 - 0,8)	–
CAP †	36,0 (32,0 - 39,0)	–	35,0 (31,5 - 36,0)	–

† Número de indivíduos = 17 na trilha clara e 15 na trilha escura

Número de indivíduos = 8 na trilha clara e 8 na trilha escura

* $P < 0,01$ Valor significativo segundo o teste U de Mann-Whitney

† Number of individuals = 17 in the open trail and 15 in the dark trail

Number of individuals = 8 in the open trail and 8 in the dark trail

* $P < 0,01$ Significant value according to the Mann-Whitney U test

Tabela 2. Variação interanual das variáveis fenológicas devida à abertura de clareiras, em indivíduos de *Gymnanthes concolor* vizinhos (VC) e não vizinhos (NV) às clareiras (mediana e entre parênteses os 25 e 75 percentis), em floresta estacional semidecídua, Santa Maria, RS.

Table 2. Interannual variation of the phenological variables due to the gap creation, observed on *Gymnanthes concolor* trees adjacent (VC) and not adjacent (NV) to gaps (median and 25 and 75 percentiles inside parenthesis), in the seasonal semideciduous forest in Santa Maria, RS.

	Trilha Clara		Trilha escura	
	VC	NV	VC	NV
	(n = 4)	(n = 4)	(n = 3)	(n = 5)
Luz incidente na copa (Klx)	118,0 *	-37,5	40,7 *	22,8
	(36,5; 212,0)	(-63,2; 19,2)	(34,9; 43,8)	(14,2; 25,3)
Número de inflorescências masculinas	40,5	42,5	54,0	30,0
	(34,0; 62,0)	(40,0; 52,5)	(2,0; 68,0)	(20,0; 52,0)
Número de flores femininas	13,5	9,0	-4,0	9,0
	(8,5; 18,0)	(7,5; 11,0)	(-7,0; 18,0)	(6,0; 16,0)
Número de frutos	7,5	15,5	13,0	9,0
	(3,0; 25,5)	(13,0; 19,5)	(1,0; 13,0)	(4,0; 11,0)

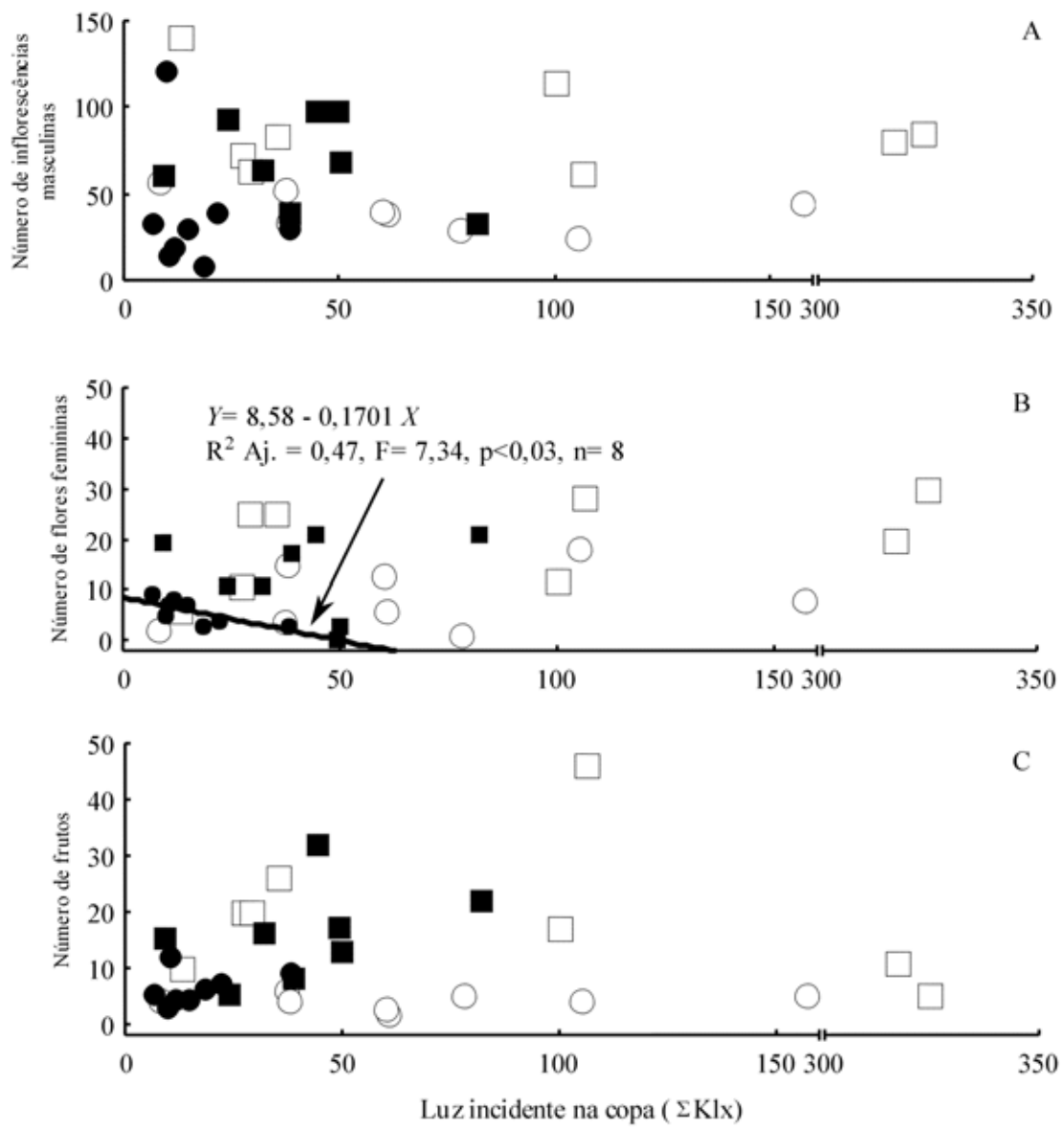
* $P < 0,05$ Valores significativos segundo o teste U de Mann-Whitney.

* $P < 0,05$ Significant values according to the Mann-Whitney U test

Legenda da Figura

Figura 1. Relação entre a variação na luz incidente na copa e o número de (A) inflorescências masculinas (A), flores femininas (B) e frutos (C) em indivíduos de *Gymnanthes concolor* em floresta estacional semidecidual em Santa Maria, RS. Número de indivíduos = 8, para cada trilha e ano. Símbolos: 2002 - ○ = trilha clara, ● = trilha escura; 2003 - □ = trilha clara, ■ = trilha escura.

Figure 1. Relationship between incident light on the tree crown and the number of (A) male inflorescences, (B) female flowers and (C) fruits on trees of *Gymnanthes concolor* in the seasonal semideciduous forest in Santa Maria, RS. Number of trees = 8 in each trail and year. Symbols: 2002 - ○ = open trail, ● = dark trail; 2003 - □ = open trail, ■ = dark trail.



CAPÍTULO V

A abertura de clareiras naturais influi na fenologia reprodutiva de árvores em floresta semidecídua no Sul do Brasil?

(Segundo normas da revista Forest Ecology and Management)

A abertura de clareiras naturais influi na fenologia reprodutiva de árvores em floresta semidecídua no Sul do Brasil?

LUIS FERNANDO ALBERTI^{1,*} & L. PATRÍCIA C. MORELLATO¹,

*¹Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Av. 24-A, 1515 - Bela Vista, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil; *Author for correspondence: (e-mail: muandii@hotmail.com; phone: 19 3526 4205; fax. 19 3434 0009*

Key words: Gap opening, Disturbance, Resource production, Phenology, Trees

Running head: Phenological responses of forest trees to natural canopy gap opening

Abstract. We investigated the influence of natural gap formation on the reproductive phenology of forest trees in a semideciduous forest from South Brazil. We compared: (i) the intensity of flowering (flower buds and open flowers) and fruiting (immature and mature fruits) between trees neighbor to gaps and trees not neighbors to gaps before and after the gap formation; (ii) the proportion of trees neighbor to gaps and not neighbor to gaps flowering and fruiting after the gap formation, considering just the trees that have not reproduced before the gap formation; (iii) the intensity of response to gap formation between subordinated and dominant trees; and (iv) the relationship between the gap size and the intensity of flowering and fruiting before and after gap formation, considering just the trees neighbor to gaps. Observations were carried out biweekly from 2000 to 2004, and the creation of gaps occurred due to a storm on September 11, 2002. The intensity of phenological response did not differ significantly

between trees neighbor to gaps and not neighbor to gaps, even when considering the canopy position. The proportion of trees reproducing just after the gap formation did not differ between neighbor to gaps and not neighbor to gaps trees. We found a greater proportion of small than larger gaps, and a slight correlation between gap size and the intensity of phenological response after gap formation. The great frequency of small gaps seems to be responsible for the absence of significant difference between trees neighbor and not neighbor to gaps regarding the phenological intensity.

Resumo. Investigamos a influência da abertura de clareiras naturais na fenologia reprodutiva de árvores em uma floresta semidecídua em Santa Maria-RS (29°43' S e 53°47' W). Para isso, comparamos: (1) A intensidade da floração (botões florais e antese) e frutificação (frutos imaturos e maduros) entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras antes e após a abertura de clareiras; (2) A proporção de indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras que floresceram e frutificaram após a abertura das clareiras; (3) A intensidade de resposta à abertura de clareiras entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras, em indivíduos oprimidos e dominantes; e (4) Verificamos se havia relação entre tamanho das clareiras e a intensidade floração e frutificação antes e depois da abertura das clareiras, considerando apenas os indivíduos vizinhos às clareiras. Os indivíduos foram observados a cada duas semanas de 2000 a 2004 e a abertura das clareiras ocorreu devido a uma tempestade em 11 de setembro de 2002. A intensidade das respostas fenológicas não diferiu significativamente entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras inclusive nas comparações utilizando indivíduos oprimidos. A proporção de indivíduos reproduzindo após a abertura das clareiras não diferiu entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras. Encontramos uma maior frequência de pequenas clareiras e ausência de correlação entre a área das clareiras e a intensidade de atividade fenológica após a abertura das clareiras. A maior frequência de pequenas clareiras parece ser o principal responsável pela ausência de diferença

significativa entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às mesmas quanto à intensidade fenológica.

1. Introdução

Clareira é uma área de solo delimitada pelas bases das árvores que circundam uma abertura no dossel da floresta (Runkle, 1981). As clareiras são abertas pela morte de árvores velhas (Levey, 1988), corte de árvores (Dahlem & Boerner, 1987; Johns, 1988; Costa & Magnusson, 2003) e principalmente pela queda de árvores após temporais (Wunderle Jr, 1999; Mikich, 2003; Beck et al., 2004; Pavelka & Behie, 2005), os quais são muito importantes, pois determinam o número, o tamanho e a periodicidade de abertura das clareiras (Wunderle Jr, 1995, 1999; Mikich, 2003 e Beck et al., 2004).

Baseado na maior diversidade de plântulas em clareiras em relação ao interior da floresta, Denslow (1980), Schupp et al. (1989), Carvalho et al. (2000, mas veja Hubbel et al., 1999) creditaram às clareiras papel importante na manutenção da diversidade de espécies vegetais, sendo que a maioria dos trabalhos sobre clareiras tratam da diversidade de plântulas (ver Schupp et al., 1989), sem, no entanto, abordar processos anteriores e este, como por exemplo, a dispersão de sementes e a fenologia, a ciência da observação das fases do ciclo da vida das plantas e animais ao longo do tempo (Lieth, 1974).

Com base na maior incidência de luz, produção de flores e frutos seguida de maior atividade de polinizadores e dispersores de sementes nas clareiras em relação ao interior da floresta, Levey (1988) e Malizia (2001) creditaram grande importância às clareiras para a distribuição de recursos na floresta.

Apesar de a fenologia ser uma ciência importante na compreensão da distribuição de recursos na floresta e dos temporais serem eventos importantes na dinâmica de abertura de clareiras, há poucos estudos tratando conjuntamente dos efeitos da abertura de clareiras por temporais na fenologia de espécies vegetais.

Os trabalhos de Wunderle Jr (1995, 1999), Mikich (2003) e Beck et al. (2004) são exemplos de estudos que compararam o antes e depois da ocorrência de temporais e abertura das clareiras na fenologia de espécies vegetais, mas infelizmente não compararam indivíduos vizinhos e não vizinhos às mesmas. Blake & Hoppes (1986), Dahlem & Boerner (1987) e Restrepo et al. (1999) compararam indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras quanto à fenologia, mas, infelizmente, somente após a sua abertura.

Dentro deste contexto, o presente trabalho objetivou avaliar a influência da abertura de clareiras na atividade reprodutiva de indivíduos vizinhos em comparação aos não vizinhos às clareiras em uma floresta semidecídua no Sul do Brasil, visando responder se: (1) indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto à intensidade das fenofases botões florais, antese, frutos imaturos e maduros (fenofases reprodutivas), antes e após a abertura das clareiras? Seria esperado após a abertura das clareiras, os indivíduos vizinhos passassem a diferir dos não vizinhos quanto à intensidade das fenofases, devido ao aumento de luz incidente e maior atividade fenológica observada em espécies vegetais próximas às clareiras (Levey, 1988). Na pergunta 1, analisamos conjuntamente indivíduos com diferentes posições de copas no dossel. Entretanto, diferenças maiores entre indivíduos vizinhos e não vizinhos seriam esperadas após a abertura de clareiras entre indivíduos limitados por luz, do subdossel, ou seja ‘oprimidos’ do que indivíduos ‘dominantes’, do dossel, que utilizamos como controle. Portanto, perguntamos se: (2) nos grupos de posição de copa oprimidos e dominantes, indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto à intensidade das fenofases reprodutivas antes e após a abertura das clareiras? Esperamos que no grupo ‘oprimidos’, devido ao aumento da exposição de suas copas à luz após a abertura das clareiras, os indivíduos vizinhos passem a produzir flores e frutos com intensidade significativamente maior do que os indivíduos não vizinhos (Malizia, 2001). No grupo ‘dominantes’, a abertura das clareiras não deve modificar a grande exposição de suas copas à luz. Portanto, seria esperado que os indivíduos vizinhos não diferissem de não

vizinhos quanto à intensidade das fenofases reprodutivas, antes e após a abertura das clareiras; (3) Considerando apenas os indivíduos que não haviam florescido ou frutificado antes da abertura de clareiras, como varia a proporção de indivíduos em flor ou fruto após a abertura das clareiras, entre os vizinhos e não vizinhos às clareiras? Baseado na maior luminosidade incidente (Chazdon & Fetcher, 1984) e atividade reprodutiva observada em indivíduos vizinhos às clareiras (Dahlem & Boerner, 1987; Levey, 1988) esperamos que a proporção de indivíduos que não haviam florescido ou frutificado antes da abertura de clareiras, mas que floresceram ou frutificaram após a abertura das clareiras seja maior entre indivíduos vizinhos do que em não vizinhos. (4) Considerando os indivíduos vizinhos às clareiras, há relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases antes e após a abertura das clareiras? Uma vez que a atividade reprodutiva das árvores responde positivamente a níveis crescentes de luminosidade (Niesenbaum, 1993; Kato & Hiura, 1999) e que clareiras maiores apresentam maior luminosidade em relação às clareiras pequenas (Chazdon & Fetcher, 1984; Gandolfi, 2003), esperamos que, após a abertura das clareiras passe a existir relação positiva entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado no fragmento florestal urbano do Morro do Cerrito, no município de Santa Maria (29°43' S e 53°47' W) localizado na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. O fragmento estudado possui área de 35 ha, matriz formada por campos limpos, capoeira e área urbana. A região possui clima subtropical do tipo Cfa segundo a classificação climática de Köppen (1948). A temperatura média anual oscila em torno de 19,2°C, com uma amplitude média mensal de 14,1 a 24,8°C e a precipitação média anual é de 1823 mm (estação meteorológica da

Universidade Federal de Santa Maria, período de 1980-2003). No local de estudo predominam neo-solos litólicos de matriz basáltica (Streck et al., 2002). A vegetação pertence à floresta estacional semidecídua (Veloso et al., 1991) e está localizada na área urbana de Santa Maria.

Trilha 1 – Localiza-se no interior da floresta, ao Norte do fragmento e sofreu a extração de algumas árvores em 1949 (Irmão Aloísio Muller, com. pess.). Possui cerca de 700 metros de comprimento e sua largura varia de 1 a 4 m. Foi originada a partir de uma estrada utilizada na extração madeireira (Irmão A. Muller, com. pess.) e abrange desde a base do morro até cerca de 100 m do seu pico, que possui 246 m de altitude.

Trilha 2 – Localiza-se no interior da floresta mais ao Sul do fragmento e sofreu extração de madeira e pedras entre os anos de 1942-1950 (Dileta Dias Parciannelo, com. pess.). Possui ramificações e mede cerca de 3 m de largura e 500 m de comprimento, abrange desde a base do morro até seu pico, que possui 244 m de altitude.

2.2 Amostragem e observações fenológicas

Foram amostrados todos os indivíduos com circunferência a altura do peito (CAP) maior que 31,4 cm na trilha 1 e 91,4 cm na trilha 2 e que se encontravam a uma distância de até 5 m do centro da trilha. O ponto de corte de 91,4 cm de CAP na trilha 2 visou obter o maior número de indivíduos férteis com o menor esforço amostral possível. A amostragem totalizou 500 x 10 m (0,5 ha) em cada trilha.

Em cada indivíduo, os dados fenológicos foram coletados de junho de 2000 a dezembro de 2004, com intervalos de 14 dias entre cada observação, anotando o nível de intensidade das fenofases botões florais, antese, frutos imaturos e maduros conforme Fournier (1974): zero - ausência do evento; 1 - evento de baixa intensidade (1-25% da copa); 2 - evento de média intensidade (26-50%); 3 - evento de grande intensidade (51-75%) e 4 - evento de massiva intensidade (76-100%). A observação das copas das árvores foi realizada com um binóculo TASCOTM 10 x 25.

Em 11 de setembro de 2002 um forte temporal abriu clareiras em ambas as trilhas, possibilitando a oportunidade única de estudar a influência da abertura das clareiras na fenologia em indivíduos pertencentes a mais de 30 espécies arbóreas. Foram comparados indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras, nos anos anteriores (2000 a 2002) e após a sua abertura (2003 e 2004).

2.3 Análises estatísticas dos dados

Para as análises estatísticas foram selecionados apenas indivíduos de espécies com padrão fenológico anual segundo Newstrom et al. (1994) e que possuíssem tanto indivíduos vizinhos como não vizinhos às clareiras, totalizando 35 espécies. Espécies com padrão fenológico supra-anual, cuja floração coincidissem com o período anterior ou posterior à abertura das clareiras, sub - ou superestimaria a influência das clareiras.

Os indivíduos pertencentes às espécies selecionadas foram divididos em dois grupos: a) indivíduos vizinhos às clareiras abertas - aqueles indivíduos cujas bases do tronco delimitavam a área de solo sob a abertura do dossel (clareira *sensu* Runkle 1981); b) indivíduos não vizinhos às clareiras abertas - todos os demais indivíduos. Caracterizamos o período completo dos dados fenológicos, por meio da intensidade anual simples (IAS), que é a série temporal originada das médias aritméticas dos códigos de Fournier dos indivíduos vizinhos ou NV em cada data $ID_1 = (\sum_{i=1}^n F) / n$, onde 'n' é o número de indivíduos na data t_1 e 'F' é o código de intensidade de Fournier. Logo, a $IAS = (ID_1, 2, 3, \dots, ID_m)$, onde 'm' é a i-ésima data de coleta de dados.

2.3.1 Comparação 1: Indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto a intensidade das fenofases, antes e após a abertura das clareiras?

Primeiramente, calculamos, para cada ano e para setembro a dezembro de cada ano, a intensidade das fenofases, dada pela soma dos códigos de Fournier e ponderamos pela duração da fenofase e CAP (SCFP), obtida para cada indivíduo através da fórmula:

$$SCFP = \frac{\left(\sum_{i=1}^m F\right)}{d} \times \left(\frac{1}{CAP}\right). \text{ Onde 'm' é cada data de observação fenológica, 'F', é o código de}$$

Fournier, 'd' é a duração da fenofase e 'CAP' é a circunferência a altura do peito.

Uma vez que estamos interessados na intensidade da fenofase, esta ponderação elimina a interferência da sua duração e do vigor do indivíduo (CAP) nos resultados (Davies & Ashton, 1999).

Com os valores da intensidade das fenofases de setembro a dezembro, calculamos a média do período anterior (2000 e 2001) e a média do período posterior (2002 e 2003) a abertura das clareiras, bem como a diferença (taxa de variação) entre os períodos. A taxa de variação pode assumir valores positivos ou negativos. Valores positivos indicam aumento na produção de flores ou frutos no período posterior à abertura das clareiras em relação ao período anterior. Valores negativos indicam decréscimo na produção de flores ou frutos no período posterior à abertura das clareiras em relação ao período anterior.

Após esta etapa, para cada espécie, fenofase e ano, testamos os dados quanto à normalidade (Teste de Kolmogorov-Smirnov) e se havia diferença entre as trilhas quanto aos valores da intensidade das fenofases de seus indivíduos (ANOVA ou Teste U de Mann-Whitney), de acordo com a normalidade dos dados. Salvo raras exceções, os dados não apresentaram normalidade e as trilhas 1 e 2 não diferiram significativamente quanto à soma dos postos da intensidade das fenofases de suas espécies. Desta forma, os indivíduos vizinhos às clareiras foram comparados com os não vizinhos independentemente da espécie ou trilha quanto aos valores da intensidade das fenofases antes e após a abertura de clareiras, através do Teste U de Mann-Whitney. A hipótese nula prediz que os indivíduos vizinhos e não vizinhos não diferem significativamente quanto à soma dos postos da intensidade das fenofases.

Os anos 2001 a 2004 foram comparados entre si quanto aos valores da intensidade das fenofases dos indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras, por meio do Teste de Wilcoxon. A hipótese nula prediz que a mediana de cada par de anos testado não difere de zero, ou seja, não há aumento nem diminuição significativa dos valores da intensidade das fenofases entre anos.

Os indivíduos vizinhos e não vizinhos foram comparados quanto à taxa de variação da intensidade das fenofases por meio do Teste U de Mann-Whitney. A hipótese nula prediz que os indivíduos vizinhos e não vizinhos não diferem significativamente quanto à soma dos postos da taxa de variação da intensidade das fenofases. Registramos a percentagem de indivíduos vizinhos e não vizinhos com copas danificadas durante o temporal de 11 de setembro de 2002.

2.2.2. Comparação 2: Nos grupos de posição de copa oprimidos e dominantes, indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto à intensidade das fenofases reprodutivas?

Os mesmos indivíduos utilizados na comparação 1 foram agora classificados como pertencendo ao grupo oprimido, quando sua copa estava abaixo dos três indivíduos mais próximos ou dominante, quando sua copa estava sobre as copas dos três indivíduos mais próximos, através de uma adaptação do critério de Kraft (1884). Dentro de cada grupo, indivíduos vizinhos e não vizinhos foram comparados quanto aos valores da intensidade das fenofases, através do Teste U de Mann-Whitney. A hipótese nula prediz que, para ambos os grupos oprimidos e dominantes, os indivíduos vizinhos e não vizinhos não diferem significativamente quanto à soma dos postos da intensidade das fenofases.

2.2.3 Comparação 3: Considerando apenas os indivíduos que não haviam florescido ou frutificado antes da abertura de clareiras, como varia a proporção de indivíduos em

flor (botão e antese) ou fruto (fruto imaturo e fruto maduro) após a abertura das clareiras, entre os vizinhos e não vizinhos às clareiras?

Entre os indivíduos vizinhos e não vizinhos que não haviam florescido ou frutificado antes da abertura das clareiras, foi calculada, para cada espécie, a proporção de indivíduos com atividade reprodutiva após a abertura de clareiras, em 2003 e 2004, baseada na fórmula $P\% = N_{pi}/N_{ti}$, onde N_{pi} é o número de indivíduos que apresentaram atividade reprodutiva após a formação das clareiras e N_{ti} é o número total de indivíduos amostrados. As proporções $P\%$ de indivíduos vizinhos e não vizinhos das espécies estudadas foram comparadas em 2003 e 2004, independentemente das fenofases, utilizando o teste U de Mann-Whitney. A hipótese nula prediz que os indivíduos vizinhos e não vizinhos não diferem significativamente quanto à soma dos postos das proporções $P\%$.

2.2.4 Análise 1: Considerando os indivíduos vizinhos às clareiras, há relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases antes e após a abertura das clareiras?

Calculamos a área de cada clareira 'A' através da fórmula $A = \pi \times d^2/4$, onde 'd' é a média do maior e menor diâmetro da clareira. Devido à falta de normalidade nos dados da intensidade das fenofases dos indivíduos vizinhos em todas as fenofases, utilizamos a correlação de Spearman para testar se há relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases antes e após a abertura das clareiras. Todas as análises estatísticas conforme Zar (1996).

3. Resultados

3.1 Comparação 1: Indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto a intensidade das fenofases, antes e após a abertura das clareiras?

O temporal que atingiu Santa Maria em 11 de setembro de 2002 durou cerca de 30 min e foi caracterizado por chuvas pesadas e ventos com até 141 km/h (Heldwein et al., 2003), os quais mataram 8/407 (1,9%) e danificaram 36/407 (8,8%) das árvores inicialmente amostradas. Foram abertas 20 clareiras, 14 (70%) das quais, com menos de 120 m². Os ventos danificaram maior percentagem de copas nos indivíduos vizinhos (27,7%) do que indivíduos não vizinhos (4,1%).

No ano de 2002 houve um decréscimo geral na intensidade das fenofases e em 2003 a maioria das mesmas haviam restabelecido os níveis anteriores ao temporal (figura 1a-d).

Os indivíduos vizinhos não diferiram significativamente dos não vizinhos quanto à intensidade de nenhuma das fenofases antes da abertura das clareiras.

Em 2003, indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras não diferiram significativamente quanto à intensidade da maioria das fenofases (Figura 2c) e em 2004, quanto à intensidade de nenhuma das fenofases (Figura 2).

Contrariamente ao esperado, em 2003, após a abertura das clareiras, os indivíduos vizinhos apresentaram intensidade da fenofase frutos imaturos significativamente menor do que os indivíduos não vizinhos.

Nos indivíduos vizinhos, houve diferenças significativas exclusivamente nas comparações que envolviam 2002, o ano em que ocorreu a tempestade (Tabela 1).

Nos indivíduos vizinhos, em relação a 2001, a intensidade das fenofases botões florais e antese diminuiu significativamente em 2002, mas aumentou significativamente em 2003 em relação a 2002 (Tabela 1).

Nos indivíduos não vizinhos as diferenças significativas ocorreram principalmente entre os anos 2001 vs 2003 e 2001 vs 2004, distantes do ano em que ocorreu a tempestade (Tabela 1).

Nos indivíduos não vizinhos, os anos não diferiram entre si quanto à intensidade da fenofase botões florais. Houve um aumento significativo na intensidade da fenofase antese em 2003 em relação a 2002, mas as demais comparações entre anos não foram

significativas (Tabela 1). Em 2003, na fenofase frutos imaturos, houve um decréscimo significativo em relação a 2001, mas as demais comparações entre anos não foram significativas. Na fenofase frutos maduros, houve um aumento significativo em 2004 quando comparado com 2001, mas as demais comparações entre anos não foram significativas.

A taxa de variação da intensidade da fenofase frutos imaturos foi positiva e significativamente maior nos indivíduos vizinhos em relação aos não vizinhos, que apresentaram taxa negativa (Mann-Whitney $U = 93$, $p < 0,02$; $n_1 = 19$, $n_2 = 18$). Indivíduos vizinhos e não vizinhos não diferiram significativamente quanto à taxa de variação das demais fenofases.

3.2 Comparação 2: Nos grupos de posição de copa oprimidos e dominantes, indivíduos vizinhos e não vizinhos diferem quanto à intensidade das fenofases reprodutivas antes e após a abertura das clareiras?

No grupo oprimidos, conforme esperado, os indivíduos vizinhos não diferiram significativamente dos não vizinhos quanto à intensidade em nenhuma das fenofases antes da abertura das clareiras, mas contrariamente ao esperado, os indivíduos vizinhos mantiveram a ausência de diferença em relação aos indivíduos não vizinhos após da abertura de clareiras (Figura 3).

No grupo dominantes, conforme esperado, os indivíduos vizinhos não diferiram significativamente dos não vizinhos quanto à intensidade em nenhuma das fenofases, tanto antes como após a abertura das clareiras.

Entre os indivíduos vizinhos, observamos maior percentagem de dano na copa dos indivíduos dominantes (26%) em relação aos indivíduos oprimidos (13%), respectivamente.

3.3 Comparação 3: Considerando apenas os indivíduos que não haviam florescido ou frutificado antes da abertura de clareiras, como varia a proporção de indivíduos em flor (botão e antese) ou fruto (fruto imaturo e fruto maduro) após a abertura das clareiras, entre os vizinhos e não vizinhos às clareiras?

Contrariamente ao esperado, os indivíduos vizinhos não diferiram significativamente dos indivíduos não vizinhos quanto a P% de indivíduos em flor ou fruto após a abertura das clareiras (Mann-Whitney U = 73, p= 0,57, 2003: n₁, n₂=13 e U = 39, P= 0,93, 2004: n₁, n₂= 9).

3.4 Análise 1: Considerando os indivíduos vizinhos às clareiras, há relação entre a área da clareira e a intensidade das fenofases antes e após a abertura das clareiras?

Conforme esperado, não verificamos nenhuma correlação de Spearman significativa entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases antes da abertura das clareiras. Contrariamente ao esperado, a referida ausência de relação se manteve após a abertura das clareiras (Figura 4).

4. Discussão

Após a abertura das clareiras, os indivíduos vizinhos não foram capazes de superar os indivíduos não vizinhos quanto ao nível da intensidade das fenofases. Isto ocorreu apesar da taxa de variação positiva e significativamente maior na fenofase frutos imaturos nos indivíduos vizinhos em relação aos indivíduos não vizinhos, sugerindo que a abertura das clareiras foi insuficiente para modificar a resposta fenológica nos indivíduos vizinhos.

Em 11 de setembro de 2002 os ventos de 140 Km/h acompanhados de chuva duraram 30 min (') e danificaram até 31% de todos os indivíduos. Em 2002 os

indivíduos vizinhos às clareiras tiveram uma queda significativa na intensidade das fenofases botões florais e antese. No entanto, recuperaram os níveis pré-temporal em 2003 e de um modo geral, mantiveram tais níveis em 2004, sugerindo que a influência do temporal foi breve e incapaz de prejudicar significativamente a recuperação dos indivíduos vizinhos às clareiras nos anos que se seguiram ao temporal.

Período semelhante de recuperação foi observado por Wunderle Jr (1995, 1999) após a passagem do furacão Hugo no Porto Rico, com ventos de 160 Km/h, 360' de duração e 70% dos indivíduos danificados, por Mikich (2003), após um temporal de granizo no Paraná (20', 50%) e por Pavelka & Behie (2005) após o furacão Íris no Belize (menos de 230 Km/h, 80%), o que sugere que as florestas tropicais se recuperam rapidamente dos distúrbios. Apesar de mais frequentemente danificados durante o temporal, os indivíduos vizinhos às clareiras se recuperaram suficientemente rápido e poderiam ter ultrapassado os indivíduos não vizinhos nos anos seguintes, o que não ocorreu, diminuindo importância dos danos na fenologia dos indivíduos vizinhos às clareiras.

A ausência de diferença significativa favorecendo os indivíduos vizinhos em relação aos não vizinhos nos dois anos que se seguiram a abertura das clareiras quanto à produção de flores e frutos indica que as clareiras abertas pelo temporal não proporcionaram nenhum acréscimo na disponibilidade de recursos para polinizadores ou dispersores de sementes, ou seja, as clareiras nem sempre são fundamentais para a distribuição de recursos na floresta.

A produção de frutos imaturos significativamente menores nos indivíduos vizinhos em 2003 em relação aos indivíduos não vizinhos poderia prejudicar os dispersores de sementes caso fosse igualmente observada na fenofase frutos maduros, o que não ocorreu. Portanto, parece não ser tão preocupante quanto às quedas de até 80% da produção de flores e frutos observados após o furacão Hugo, uma tempestade de granizo e o furacão Íris por Wunderle Jr (1999), Mikich (2003) e Pavelka & Behie (2005).

A diminuição na oferta de recursos poderia se tornar preocupante caso ocorressem tempestades de maior intensidade num intervalo de tempo menor do que um ano, possibilidade que existe para o Rio Grande do Sul, num cenário de mudanças climáticas segundo Nobre (2001).

Contrariamente ao esperado, na comparação 2, no grupo oprimidos, os indivíduos vizinhos não superaram os não vizinhos quanto a intensidade de nenhuma fenofase e na comparação 3, que considerou indivíduos jovens, geralmente de menor porte, com pouco acesso a luz, os indivíduos vizinhos também não diferiram significativamente dos indivíduos não vizinhos quanto a P% após a abertura das clareiras. Tais resultados indicam que aqueles indivíduos mais limitados por luz não foram atingidos por níveis crescentes de luz devido à abertura das clareiras, ou seja, a abertura no dossel devida a presença das clareiras não atingiu o subdossel.

A grande maioria das clareiras criadas em 11 de setembro de 2002 possuía menos de 100 m², o que equivale a uma abertura circular no dossel com cerca de 6 m de raio. Se considerarmos que as árvores do dossel da floresta semidecídua podem alcançar 20 m de altura (L.F. Alberti, dados não publicados) tais aberturas não seriam capazes de permitir que a luz solar penetrasse no subdossel salvo no horário do meio-dia. Portanto, acrescentando insuficiente luz incidente para alterar significativamente a fenologia dos indivíduos vizinhos, inclusive no grupo oprimidos, onde há maior limitação de luz.

Segundo Chazdon & Fetcher (1984), Barton et al. (1989) e Muniz (2004) clareiras com 100 m² possuem abertura do dossel entre cinco e 10 vezes menor do que clareiras com 400 m², sendo que tal diferença na abertura do dossel deve ter implicado na ausência de diferença significativa na resposta fenológica dos indivíduos vizinhos às mesmas em relação aos não vizinhos. Assim como no presente estudo, Restrepo & Vargas (1999) não observaram diferença significativa entre clareiras com cerca de 50 m² em relação ao interior da floresta quanto ao número de indivíduos frutificando.

A ausência de relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases dos indivíduos vizinhos após a sua abertura deve ser vista com cautela devido ao conjunto

limitado de dados fenológicos em indivíduos vizinhos a clareiras maiores que 100 m² bem como pelo fato de discordar dos estudos de Levey (1988) na Costa Rica e Malizia (2001) na Argentina, que verificaram relação significativa entre área das clareiras e produção de frutos.

No presente estudo, a maior intensidade das fenofases registrada em clareiras com área em torno de 150 m² indica que um nível intermediário de distúrbio aqui traduzido por área de clareira poderia promover as melhores respostas fenológicas nos indivíduos vizinhos após a abertura das clareiras.

Maior número de flores e frutos ou de indivíduos florescendo ou frutificando na vizinhança das clareiras foi observado em clareiras antrópicas por Dahlem & Boerner (1987), Johns (1988), Restrepo et al. (1999) e Costa & Magnusson (2003) e em clareiras originadas possivelmente pela morte de árvores velhas ou deslizamentos de terra (Blake & Hoppes, 1986; Levey, 1988 e Malizia, 2001). Tais estudos têm em comum a formação de clareiras maiores (mais de 320 m² vs 100 m²) e de maior idade (mais de três anos vs dois anos) em relação às clareiras monitoradas no presente estudo, o que confirma a resposta fenológica significativamente maior em indivíduos vizinhos só ocorre em clareiras com determinado tamanho e idade.

Para que conclusões mais seguras sejam obtidas, principalmente no que diz respeito à relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases, sugerimos que nos estudos futuros sejam amostradas mais clareiras e incluídos dados mais precisos sobre as conseqüências dos danos sofridos pelos indivíduos na fenologia, o que permitiria testar até que ponto níveis intermediários de distúrbio promoveria uma resposta fenológica diversificada em indivíduos vizinhos às clareiras.

5. Conclusão

A diminuição significativa da intensidade de algumas fenofases entre 2001 e 2002 nos indivíduos vizinhos às clareiras foi compensada pelo seu aumento significativo

entre 2002 e 2003. Tal oscilação resultou na manutenção após a abertura das clareiras da ausência de diferença significativa entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras observada antes de sua abertura. A grande frequência de clareiras pequenas parece ter sido incapaz de promover aumento significativo na atividade reprodutiva dos indivíduos vizinhos às mesmas.

Tais resultados indicam que as clareiras originadas por tempestades nem sempre podem ser consideradas fundamentais para a produção de recursos para polinizadores e dispersores de sementes.

Agradecimento

A FAPESP, pela bolsa concedida para a realização deste estudo.

Referências bibliográficas

- Barton, A.M., Fetcher, N., Redhead, S., 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5, 437-439.
- Beck., H., Gaines, M.S., Hines, J.E., Nichols, J.D., 2004. Comparative dynamics of small mammal populations in treefall gaps and surrounding understory within Amazonian rainforest. *Oikos* 106, 27-38.
- Blake, J.G.H., Hoppes, W.G., 1986. Influence os resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk* 103, 328-340.
- Carvalho, L.M.T., Fontes, M.A.L., Oliveira-Filho, A.T., 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of Ibitipoca range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149, 9-22.
- Chazdon, R.L., Fetcher, N., 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72, 553–564.

- Costa, R.C., Magnusson, W.W., 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a Central Amazonian forest. *Biotropica* 35, 103–114.
- Dahlem, T.S., Boerner, R.E.J., 1987. Effects of canopy light gap on the growth and reproduction of *Geranium maculatum*. *Canadian Journal of Botany* 65, 242-245.
- Davies, S.J., Ashton, P.S., 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86, 1786-1795.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12, 47-55.
- Fournier, L.A.O., 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24, 422-423.
- Gandolfi, S., 2003. Regimes de luz em florestas estacionais e suas possíveis conseqüências. In: Claudino-Sales, W., (Org.), *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica, Fortaleza, pp. 305-311.
- Heldwein, A.B., Streck, N.A., Buriol, A.G., Sandri, M.A., Trentin, G., Spohr, R.B., Silva, J.C., Alberto, C.M., Faria, N.S., 2003. Freqüência de ocorrência de ventos fortes em Santa Maria, RS. *Revista Brasileira de Agrometeorologia* 11, 285-291.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T.O., Harms, Condit, R., Wechster, B., Wright, S.J., Lao, S.L., 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical Forest. *Science* 283, 554-557.
- Johns, A.D., 1988. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20, 31-37.
- Kato, E., Hiura, T., 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86, 495-501.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fundo de Cultura Economica, Mexico.

- Kraft, G., 1884. Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben, Hannover.
- Levey, D.J., 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58, 251-269.
- Lieth, H., 1974. Phenology and seasonality modeling. Springer Verlag, Berlin.
- Malizia, L.R., 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *The Condor* 103, 45-61.
- Mikich, S.B., 2003. Efeitos de uma tempestade tropical sobre a disponibilidade de frutos zoocóricos e seus consumidores em um remanescente de floresta estacional semidecidual do Paraná, Brasil. *Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza*, p.588-590.
- Muniz, M.R.A. 2004. Estudo do regime de luz nas quatro principais formações fitogeográficas no estado de São Paulo durante o inverno do ano de 2003. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26, 141-159.
- Niesenbaum, R.A., 1993. Light or pollen – seasonal limitaions on female reproductive success in the understorey shrub *Lindera bensoin*. *Journal of Ecology* 81, 315-323.
- Nobre, C.A., 2001. Mudanças climáticas globais: possíveis impactos nos ecossistemas do País. *Parcerias Estratégicas* 12, 239-258.
- Pavelka, M.S.M., Behie, A.M., 2005. The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Allouata pigra*) in Southern Belize. *Biotropica* 37, 102-108.
- Restrepo, C., Gómez, N., Heredia, S., 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80, 668-685.
- Restrepo, C., Vargas, A., 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119, 419-426.

- Runkle, J.R., 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62, 1041-1051.
- Schupp, E.W., Howe, H.F., Augspurger, C.K., Levey, D.J., 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70, 562-564.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S.D., Klant, E., Nascimento, P.C., Schneider, F., 2002. Solos do Rio Grande do Sul. Ed. da UFRGS, Porto Alegre.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE/Projeto RadamBrasil, Rio de Janeiro.
- Wunderle Jr, J.M., 1995. Responses of bird populations in a Puerto Rican forest to Hurricane Hugo: the first 18 months. *The Condor* 97, 879-896.
- Wunderle Jr, J.M., 1999. Pre-and-post-hurricane fruit availability: implications for Puerto Rican parrots in the Luquillo Mountains. *Caribbean Journal of Science* 35, 249-264.
- Zar, J.H., 1996. Bioestatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

Tabela 1. Comparações entre anos quanto à intensidade das fenofases botões florais, antese, frutos imaturos e frutos maduros em indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras abertas em 11 de setembro de 2002, em floresta semidecídua localizada em Santa Maria, RS.

Fenofase	Habitat	Comparação			
		2001 vs 2002	2002 vs 2003	2001 vs 2003	2001 vs 2004
Botões florais	Vizinho	↓**	↑**	ns	ns
	Não vizinho	ns	ns	ns	ns
Antese	Vizinho	↓*	↑*	ns	ns
	Não vizinho	ns	↑*	ns	ns
Frutos imaturos	Vizinho	ns	ns	ns	ns
	Não vizinho	ns	ns	↓**	ns
Frutos maduros	Vizinho	ns	ns	ns	ns
	Não vizinho	ns	ns	ns	↑****

Legenda: (↓) queda ou (↑) aumento significativo na intensidade das fenofases, ns – não significativo, * - $p < 0,05$, ** - $p < 0,01$, **** - $p < 0,001$, probabilidades de erro do Teste de Wilcoxon.

Figura 1: Intensidade anual simples (IAS) das fenofases a) botões florais, b) antese, c) frutos imaturos, d) frutos maduros, durante os anos de 2000 a 2004, em floresta semidecídua localizada em Santa Maria, RS. Legenda: Botões florais: --- vizinhos, — não vizinhos, Antese: --Δ-- vizinhos, —●— não vizinhos, Frutos imaturos: --+-- vizinhos, —●— não vizinhos, Frutos adultos: --o-- vizinhos, —■— não vizinhos. ↓ - temporal de 11 de setembro de 2002.

Figura 2: Box-plot mostrando a intensidade das fenofases (SCFP) a) botões florais, b) antese, c) frutos imaturos e d) frutos maduros em indivíduos vizinhos (V) e não vizinhos (NV) às clareiras antes (2000 a 2002) e após (2003 e 2004) a sua abertura em 11 de setembro de 2002, em floresta semidecídua localizada em Santa Maria, RS. Tamanho da amostra de 2000 a 2003 em indivíduos (V) N= 94, indivíduos (NV) N= 217. Tamanho da amostra em 2004 em indivíduos (V) N= 67, indivíduos (NV) N= 170. Legenda: mediana (\square), box determinado pelos 25th e 75th percentis e valores mínimo e máximo determinados pelos whiskers. * $p < 0,05$ teste U de Mann-Whitney.

Figura 3: Box-plot mostrando a intensidade das fenofases (SCFP) botões florais, antese, frutos imaturos e frutos maduros em indivíduos vizinhos (V) e não vizinhos (NV) às clareiras nos grupos de indivíduos oprimidos (O letras a-d) e dominantes (D letras e-h), antes (2000 a 2002) e após (2003 e 2004) a abertura das clareiras em 11 de setembro de 2002, em floresta semidecídua localizada em Santa Maria, RS. Tamanhos de amostra: De 2000 a 2003 no grupo oprimidos (O) em indivíduos (V) e (NV) (N= 15 e N= 23, respectivamente). Em 2004 no grupo (O) em indivíduos (V) e (NV) (N= 14 e N= 22, respectivamente). De 2000 a 2003 no grupo dominantes (D) nas fenofases botões florais e antese em indivíduos (V) e (NV) (N= 19 e N= 45, respectivamente) e em indivíduos (V) e (NV) (N= 20 e N= 45, respectivamente) nas fenofases frutos imaturos e maduros. Em 2004 no grupo (D) nas fenofases botões florais e antese - indivíduos (V) e (NV) (N= 8 e N= 21, respectivamente), na fenofase frutos imaturos - indivíduos (V) e (NV) (N= 8 e N= 22, respectivamente) e na fenofase frutos maduros - indivíduos (V) e (NV) (N= 6 e N= 22, respectivamente). Legenda: mediana (\square), box determinado pelos 25th e 75th percentis e valores mínimo e máximo determinados pelos whiskers.

Figura 4: Relação entre a área das clareiras e a intensidade das fenofases (SCFP) botões florais, antese, frutos imaturos e frutos maduros antes (2000 a 2002) e após (2003 e 2004) a abertura das clareiras em 11 de setembro de 2002, em floresta semidecídua localizada em Santa Maria, RS. Tamanhos de amostra: em 2000, nas fenofases botões florais, antese, frutos imaturos e frutos maduros (N= 116, 106, 117, 117, respectivamente). Em 2001 (N= 115, 106, 115, 117, respect.). Em 2002 (N= 115, 115, 115, 116, respect.). Em 2003 (N= 115, 115, 114, 115, respect.) e em 2004 (N= 85, 85, 86, 86, respect.).

Figura 1

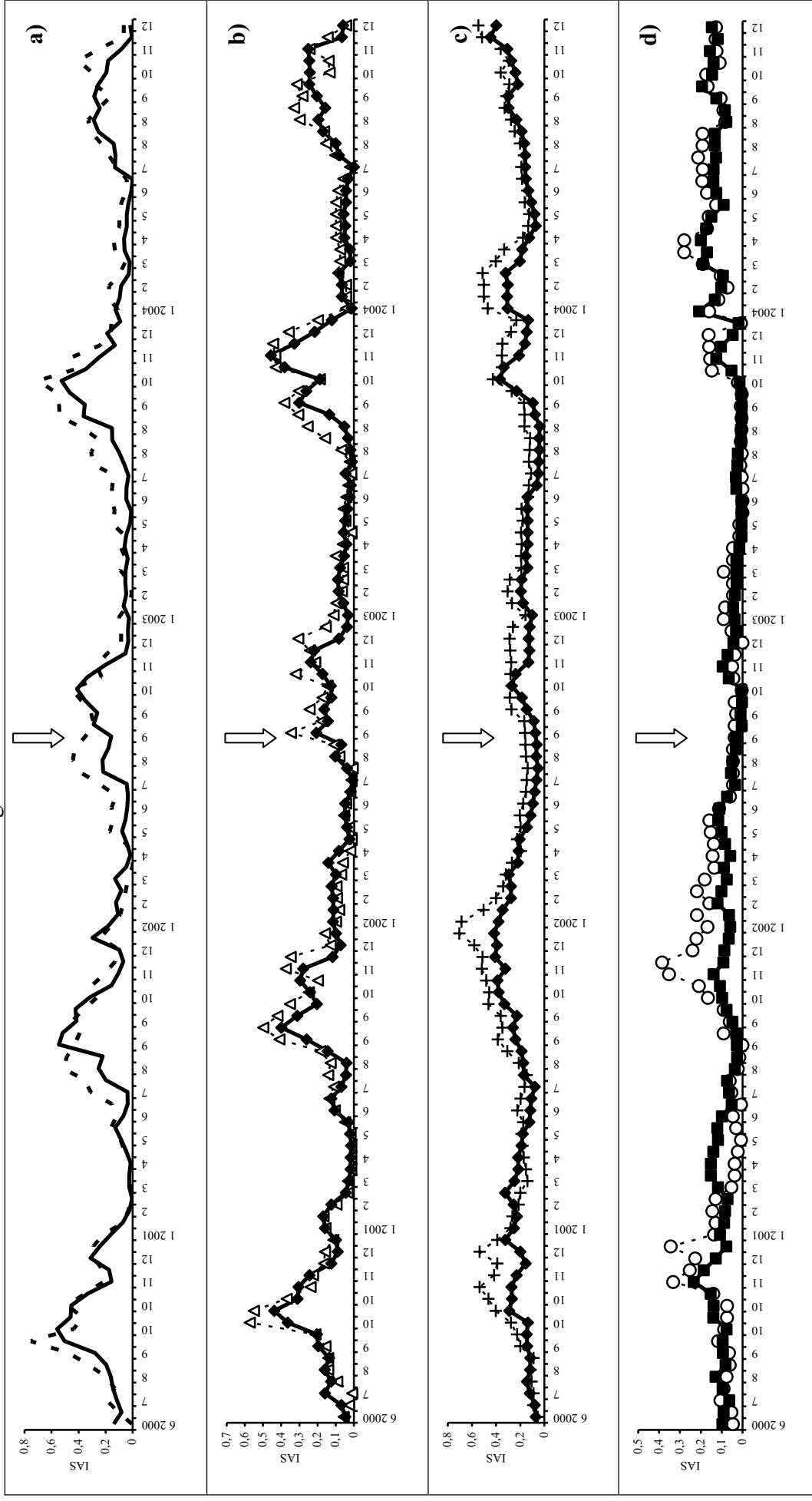


Figura 2

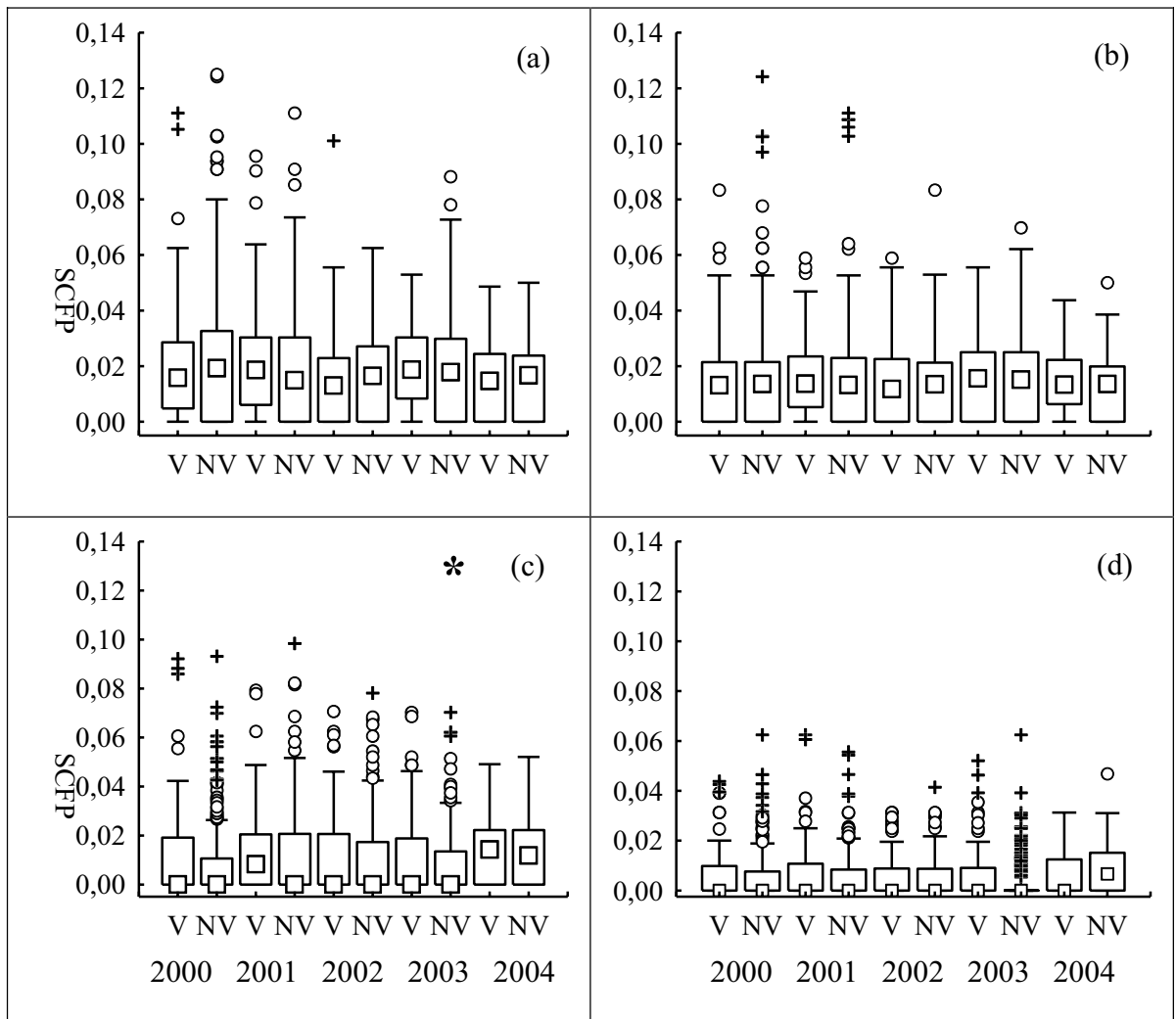


Figura 3

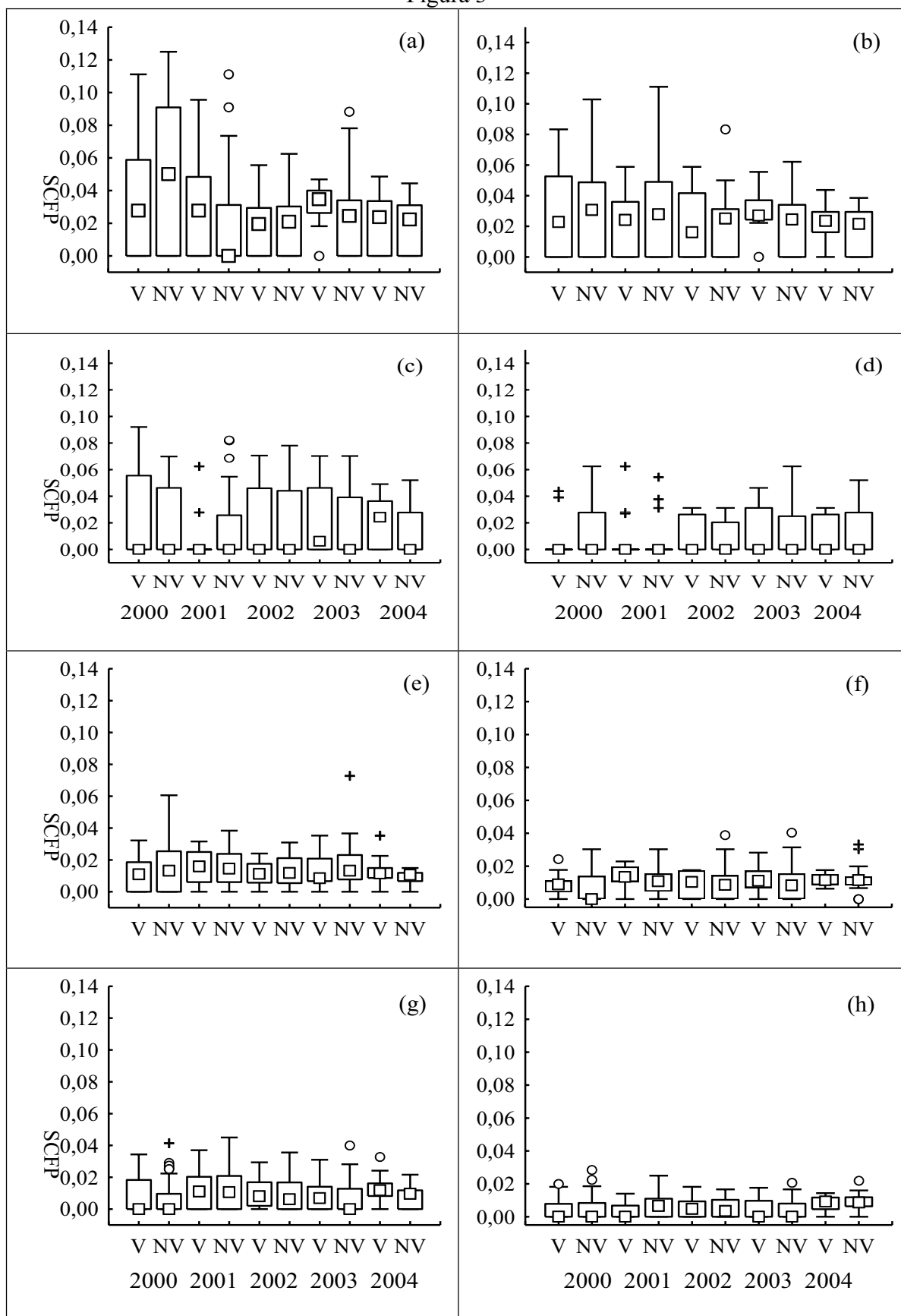
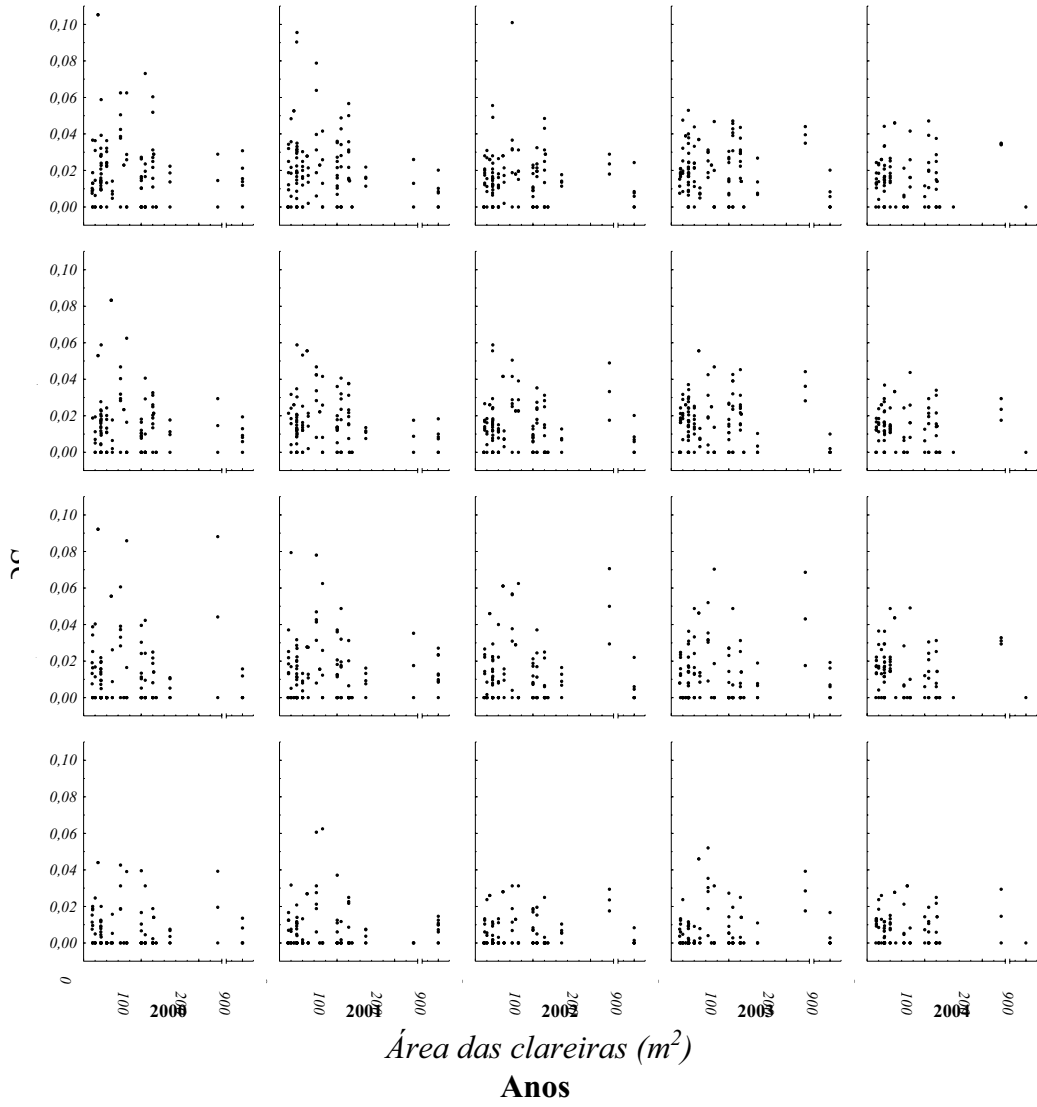


Figura 4



CAPÍTULO VI

Influência de borda antrópica e clareiras naturais na fenologia de *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra (Rubiaceae).

(Segundo normas da revista Forest Ecology and Management)

Influência de borda antrópica e clareiras naturais na fenologia de *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra (Rubiaceae).

LUIS FERNANDO ALBERTI^{1,*} & L. PATRÍCIA C. MORELLATO¹,

¹*Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Plant Phenology and Seed Dispersal Group, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Av. 24-A, 1515 - Bela Vista, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil; *Autor para correspondência: (e-mail: nuandii@hotmail.com; telefone: 19 3526 4216; fax. 19 3434 0009*

Key words: Edge effect, Forest fragmentation, *Psychotria nuda*, Phenology, Atlantic forest

Running head: Influência de borda e clareiras na fenologia de *Psychotria nuda* (Rubiaceae)

Resumo. Espécies que ocorrem em alta densidade no sub-bosque da floresta quando expostas à borda podem ter sua fenologia alterada, afetando a distribuição de recursos na floresta. Nós testamos esta possibilidade, comparando os habitats borda antrópica, clareiras naturais e o interior de uma floresta atlântica com 15.100 ha localizada na Ilha do Cardoso, em Cananéia-SP (48°05'W e 25°18'S) quanto à fenologia de *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra (Rubiaceae), muito comum no subdossel, procurando responder às questões: (1) borda, clareiras naturais e o interior da floresta diferem

quanto à abertura do dossel, número de flores (f) e frutos (r) e sucesso reprodutivo (r/f) (variáveis reprodutivas) medidos em indivíduos de *Psychotria nuda*? (2) há relação entre as variáveis reprodutivas com abertura do dossel, distância entre indivíduos de *P. nuda* e de outras espécies nos diferentes habitats avaliados? (3) Borda e interior da floresta diferem quanto às variáveis abióticas luz incidente, temperatura e umidade relativa do ar e quanto às variáveis bióticas número de beija-flores e demais visitantes florais, número de frutos, tamanho médio de frutos, número de sementes, tamanho e peso médio de sementes? (4) borda e interior da floresta diferem quanto à proporção de frutos danificados na copa de indivíduos de *P. nuda*? O número de frutos danificados no chão da floresta, número de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* difere partindo da borda em direção ao interior da floresta? A borda antrópica não diferiu significativamente das clareiras quanto à abertura do dossel e as variáveis reprodutivas, incluindo aí o sucesso reprodutivo, sugerindo que sua presença não causou impacto maior à fenologia do que as clareiras naturais, o que favorece o equilíbrio na distribuição de recursos na floresta. A abertura do dossel e o número de flores e frutos foram significativamente maiores na borda e nas clareiras naturais em relação ao interior da floresta, o que confirmou a importância da luz incidente como variável e das clareiras como habitat importante para a reprodução de espécies vegetais. Em somente 11% dos casos, a atividade reprodutiva esteve relacionada à abertura do dossel, o que indica que as relações entre luz e fenologia são complexas e precisam de maior variação espacial e temporal para serem descritas com maior certeza. As distâncias entre indivíduos tiveram menor importância na atividade reprodutiva, talvez pelo fato da espécie ser muito comum na floresta estudada. As variáveis abióticas, o número de beija-flores e demais visitantes florais foram significativamente maiores na borda do

que no interior da floresta, mas o tamanho médio de frutos, número de sementes, tamanho e peso médio de sementes não diferiram entre estes dois habitats, o que sugere que na borda possa ocorrer desperdício de recursos abióticos e bióticos. A proporção de frutos danificados na copa e no chão foram, respectivamente, significativamente maiores na borda e a 10 m da mesma em relação às parcelas mais adentro na floresta, o que, aliado a ação da chuva que retirou frutos da borda pode ter contribuído para a concentração significativamente menor de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* na borda. As diferentes tendências de resultados entre borda e interior da floresta à medida que o processo reprodutivo avança, sugere que é preciso acompanhar todo o ciclo de vida da planta para entender quais etapas são mais alteradas pela sua presença.

1. Introdução

O processo de fragmentação florestal origina inúmeras ilhas de vegetação ou fragmentos (Whitmore, 1997) criando áreas abruptas ou bordas entre os mesmos e as áreas adjacentes (sensu Ranney et al., 1981), estas últimas chamadas comumente de matriz. A fragmentação florestal e a criação de bordas influenciam tanto as variáveis abióticas, como por exemplo, a incidência de luz solar sobre as copas (Ramos & Santos, 2005, 2006), como a floração, frutificação e predação de frutos de espécies vegetais (Lovejoy et al., 1986; Murcia, 1995; Restrepo et al., 1999; Baldissera & Ganade, 2005; Burgess et al., 2006).

Poucos estudos relacionam as variáveis abióticas com a atividade reprodutiva de vegetais (ver Kato & Hiura, 1999) ou contemplam várias etapas do seu ciclo reprodutivo (ver Cunningham, 2000, Ramos & Santos, 2005, 2006). Tal abordagem

permite saber quais são e em qual magnitude as variáveis abióticas influenciam a atividade reprodutiva de espécies vegetais em fragmentos florestais bem como se todas as etapas do ciclo de vida das plantas são afetadas pela presença da borda.

São raros os estudos que comparam a influência relativa de bordas antrópicas com bordas ou clareiras naturais no sucesso reprodutivo das plantas (Ramos & Santos, 2005, 2006, respectivamente). Sem tal comparação fica é difícil afirmar se a criação de bordas altera a atividade reprodutiva vegetal a níveis diferentes daqueles que ocorrem naturalmente. Estas informações são fundamentais no desenho e manejo de reservas naturais (Viana & Pinheiro, 1998), uma necessidade urgente para a floresta atlântica brasileira, considerada um *hotspot* de biodiversidade seriamente ameaçado pelo processo de fragmentação florestal (Myers et al., 2000; Fleury & Galetti, 2004).

A família Rubiaceae está entre as mais ricas entre as Angiospermas, com mais de 650 gêneros e 13.000 espécies (Delprete et al., 2004). O gênero *Psychotria* possui espécies que fornecem substâncias de uso farmacológico ou medicinal (Pezzopane et al., 2002), e somente recentemente foram estudadas quanto à sua fenologia (ver Almeida & Alves, 2000; San Martín-Gajardo & Morellato, 2003; Castro & Araújo, 2004). *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra é uma espécie de sub-bosque que ocorre em alta densidade nas áreas de floresta atlântica de encosta e de planície no sudeste do Brasil e possui frutos apreciados pela fauna (Delprete et al. 2005). Alterações na fenologia de espécies com alta densidade devido à exposição à borda podem desestabilizar a oferta de recursos bem como processos ecológicos como a polinização, dispersão e predação de sementes na floresta (ver Restrepo & Vargas, 1999 e Ghazoul, 2004).

O presente trabalho estudou a fenologia e sucesso reprodutivo de *Psychotria nuda* e sua relação com as variáveis abióticas em três habitats de floresta atlântica: borda, clareiras naturais e o interior da floresta. As principais perguntas que propusemos responder foram: (1) borda, clareiras naturais e o interior da floresta diferem quanto à abertura do dossel, número de flores e frutos e sucesso reprodutivo em indivíduos de *Psychotria nuda*? (2) há relação entre as variáveis reprodutivas com abertura do dossel, distância entre indivíduos de *P. nuda* e de outras espécies no diferentes habitats avaliados? (3) borda e interior da floresta diferem quanto às variáveis abióticas luz incidente, temperatura, umidade relativa do ar e variáveis bióticas número de beija-flores e demais visitantes florais, número e tamanho médio de frutos, número, tamanho e peso médio de sementes? (4) borda e interior da floresta diferem quanto à proporção de frutos danificados na copa de indivíduos de *P. nuda*? (5) Como varia o número de frutos danificados no chão da floresta, número de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* a diferentes distâncias partindo da borda em direção ao interior da floresta?

Esperamos que a abertura do dossel e conseqüentemente a atividade reprodutiva sejam significativamente maiores nos indivíduos de *P. nuda* localizados na borda do que naqueles localizados nas clareiras naturais ou no interior da floresta e significativamente maior nos indivíduos localizados nas clareiras naturais em relação àqueles localizados no interior da floresta (Chazdon & Fetcher, 1984; Levey, 1988; Pacheco & Grau, 1997 e Ramos & Santos, 2006). Partimos do pressuposto de que maior abertura do dossel na borda implica em menor competição das copas por luz (Murcia, 1995; Burgess et al., 2006), o mesmo acontecendo em menor escala nas clareiras naturais em comparação com o interior da floresta, favorecendo a produção de flores, frutos e o sucesso reprodutivo.

Uma vez que a abertura do dossel favorece a aquisição de recursos pela planta (Amézquita, 1998; Pezzopane et al., 2002), esperamos relação positiva significativa entre a abertura do dossel e o número de flores, frutos e sucesso reprodutivo, principalmente no interior da floresta, o habitat mais limitado por luz (Kato & Hiura, 1999). Agrupamentos de indivíduos da mesma espécie podem atrair mais polinizadores do que indivíduos mais distantes resultando em maior número de tubos polínicos depositados no estigma (Feinsinger et al., 1991, Burgess et al. 2006). Quanto maior a distância entre indivíduos de diferentes espécies, menor é a competição interespecífica por recursos abióticos (Connell et al., 1997). Portanto, esperamos que quanto mais próximos os indivíduos de *P. nuda* entre si e mais distantes de indivíduos de outras espécies, maiores sejam os valores das variáveis reprodutivas nos indivíduos de *P. nuda* (Feinsinger et al., 1991).

Esperamos que a luz, a temperatura e a umidade relativa do ar, relacionadas positivamente com o crescimento vegetativo (Amézquita, 1998, Pezzopane et al., 2002) e com a atividade dos polinizadores (Burgess et al., 2006), sejam significativamente maiores na borda do que no interior da floresta (Chazdon & Fetcher, 1984; Stevens & Husband, 1998). Conseqüentemente, esperamos maior número e tamanho dos frutos, número, tamanho e peso das sementes nos indivíduos de *P. nuda* localizados na borda em relação àqueles indivíduos localizados no interior da floresta (Barik et al., 1996).

A quantidade de frutos danificados e sementes predadas na borda variam conforme as suas condições abióticas, que influenciam o comportamento dos predadores, que de um modo geral, evitam a borda (Restrepo & Vargas, 1999). Conseqüentemente, a maioria dos estudos sugere menor quantidade de frutos danificados na borda em relação ao interior da floresta (Denslow & Moermond 1982; Restrepo & Vargas, 1999; Fleury

& Galetti, 2004; Baldissera & Ganade, 2005, mas veja Cunningham, 2000; Guimarães Jr & Cogni, 2002), premissa que foi adotada no presente estudo.

Baseado na premissa de que arbustos da família Rubiaceae geralmente possuem ampla distribuição no subdossel das florestas tropicais, regeneram bem em habitats com maior luz incidente (Amézquita, 1998; Carvalho et al., 2000; Schorn & Galvão, 2006), esperamos que o número de indivíduos de *P. nuda* cresça significativamente a partir do interior em direção a borda.

2. Material e Métodos

2.1 Espécie Estudada

Psychotria nuda (Cham & Schl.) Wawra (Rubiaceae), a grandíuva-d'anta é um arbusto com até 6 m de altura e 93 cm de circunferência a altura do peito (CAP) (dados do presente estudo). Possui inflorescências sésseis, terminais, com flores pentâmeras, distílicas com morfotipos longistilo e brevistilo (Castro & Araújo, 2004; Delprete et al., 2005). O cálice é campanulado, vermelho, medindo 0,7 a 1,5 cm, a corola é amarela e carnosa medindo 1,5 a 1,8 cm. As flores são hermafroditas, polinizadas por beija-flores (Castro & Araújo, 2004). Os frutos são drupáceos, elipsóides, com 0,7 x 0,8 cm, variando de azul a violáceo, contendo duas sementes por pirênio (Delprete et al., 2005). Segundo Almeida & Alves (2000), floresce de março a junho e frutifica praticamente o ano inteiro, com pico de atividade nos meses de dezembro e janeiro. *Psychotria nuda* é seletiva higrófila, ocorre desde Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, sendo de crescimento lento, regenerando-se preferencialmente na floresta madura (Delprete et al.,

2005; Schorn & Galvão, 2006). Clones podem ser originados a partir da raiz (Almeida & Alves, 2000). Os frutos são dispersos principalmente pelo *Turdus albicollis* (Vieillot, 1818), o sabiá-coleira (registrado em vídeo por A. Guaraldo) e pelo *Chiroxiphia caudata* (Shaw & Nodder, 1793), o tangará-dançarino (Delprete et al., 2005).

2.2 Área de Estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, que possui 15.100 ha de área, localiza-se no município de Cananéia (48°05'W e 25°18'S), extremo Sul do estado de São Paulo, Brasil. O clima é mesotérmico sempre úmido com verões quentes (Köppen, 1948). A temperatura média anual é 21,3 °C e a precipitação média anual 2.200 mm (Moraes et al., 1999). No local de estudo predominam latossolos vermelho-amarelos e solos aluviais (Pfeifer, 1981). A vegetação pertence à Floresta Pluvial Tropical ou Floresta Ombrófila Densa (Veloso et al., 1991).

A borda estudada foi criada há cerca de 40 anos e localiza-se no extremo Sul da principal estrada que percorre parte da Ilha no sentido Norte-Sul. Trata-se de uma trilha com 500 m de comprimento e 15 m de largura, partindo de uma velha ponte de madeira localizada no limite entre a restinga e a floresta atlântica de planície, até a cabana dos pesquisadores, onde começa a floresta de encosta. No presente estudo o termo borda foi utilizado para definir uma transição abrupta entre dois habitats (Ranney et al., 1981).

A trilha dos índios, trilha dos turistas e a trilha da encosta mais dois transectos instalados paralelamente a pelo menos 20 m da borda e as clareiras localizadas nos mesmos foram utilizados para amostragem dos indivíduos no interior da floresta e

clareiras. Consideramos clareira toda área de solo sob a abertura do dossel, delimitada pelas bases das árvores que circundam a abertura da mesma (Runkle, 1981).

2.3 Amostragem

Entre dezembro de 2004 e janeiro de 2005 foram amostrados 158 indivíduos de *P. nuda* com CAP maior que 10 cm: 30 na borda, 94 no interior da floresta e 34 nas clareiras. Os indivíduos foram escolhidos com base na facilidade de acesso aos seus ramos e presença de frutos, evitando indivíduos com ramos muito altos, próximos a indivíduos de *Astrocarium aculeatissimum* ou qualquer outra barreira física que dificultasse a coleta de dados na copa dos indivíduos. Para cada indivíduo amostrado foram coletadas as seguintes variáveis reprodutivas ou dependentes (Y) e individuais/populacionais ou independentes (X): Abertura do dossel - Foi considerada tanto uma variável dependente (Y_0), na comparação entre habitats, como independente individual (X_1), no estudo da relação entre variáveis reprodutivas e individuais/populacionais. Foi obtida através da média de três leituras com um densiômetro esférico posicionado a 1 m de altura, próximo de cada um dos ramos utilizados para a contagem de flores e frutos, descrita logo a seguir; (Y_1) - número de flores – é a soma do número de cicatrizes florais de três ramos com cerca de 50 cm de comprimento. Os ramos foram escolhidos de acordo com a facilidade de acesso por parte do pesquisador. Verificamos que as flores que caíam deixavam cicatrizes florais permanentes nos ramos; (Y_2) - número de frutos - a soma do número de frutos nos três ramos; (Y_3) - sucesso reprodutivo – calculamos o número médio de flores ($Y_1/3$ ramos) e frutos ($Y_2/3$ ramos) por indivíduo e dividimos o número médio de frutos pelo número

médio de flores mais o número médio de frutos. O valor resultante foi chamado de sucesso reprodutivo; (Y_4) - número total de frutos na copa; (Y_5) - número total de frutos na copa/CAP. O número total de frutos possuiu correlação positiva significativa com a CAP dos indivíduos ($R^2_{Aj} = 0,25$, $F = 54$, $p < 1 \times 10^{-6}$), o que aumenta as chances de erros associados à expressão fenológica devido ao vigor das plantas (Kato & Hiura, 1999). Para contornar este problema, o valor de (Y_4) foi dividido pela CAP originando (Y_5). As variáveis Y_1 a Y_3 obtidas nos ramos não precisaram tal divisão, pois independem da CAP do arbusto; (X_2) - circunferência a altura do peito (CAP); (X_3) - distância entre coespecíficos. É a soma das distâncias de cada indivíduo de *P. nuda* em relação aos três coespecíficos mais próximos e (X_4) - distância de outras espécies. É a soma das distâncias de cada indivíduo de *P. nuda* em relação aos três indivíduos mais próximos de outras espécies.

As variáveis abióticas (Y_6) - luz incidente, (Y_7) temperatura e (Y_8) - umidade relativa do ar foram obtidas para a borda e o interior da floresta, através de um coletor digital de dados Hobo® posicionado sobre uma prancheta a cerca de 1 m de altura, o qual coletou amostras a cada 60 s, alternando 30 min em cada habitat, entre as 10h00min e as 17h00min do dia 13.02.06.

As variáveis bióticas (Y_9) - número de beija-flores e (Y_{10}) - número de demais visitantes florais foram obtidas para a borda e interior da floresta, anotando o número de beija-flores e demais visitantes florais observados na trilha durante caminhadas, alternando 30min em cada habitat, entre as 07h00min até as 17h00min, nos dias 03.01.05 e 13.02.06. O número total de visitantes florais (Y_{11}) foi obtido somando (Y_9) e (Y_{10}).

Para o estudo das características dos frutos e sementes e dos danos aos frutos na copa dos indivíduos de *P. nuda* amostramos em fevereiro de 2006, 50 indivíduos de *P. nuda* na borda e 51 no interior da floresta, através de amostragem pareada, ou seja, com uma única exceção, para cada indivíduo amostrado na borda foi amostrado outro no interior da floresta, respeitando uma distância mínima de 10 m entre ambos, para evitar amostrar indivíduos demasiadamente próximos da borda.

Em cada indivíduo foram coletadas as seguintes variáveis dependentes: (Y_{12}) - número total de frutos na copa; (Y_{13}) - tamanho de frutos. Dentre os 40 indivíduos amostrados em cada habitat foram sorteados 12. Em cada um dos 12 indivíduos sorteados foram coletados cinco frutos. Foi medida a largura (l) e o comprimento (c) de cada fruto e calculado o tamanho médio do fruto (TFR) = $(l) + (c) / 2$. Com o valor do TFR foi calculado (Y_{14}) - tamanho médio dos frutos de cada indivíduo; (Y_{15}) - número de sementes. Foram contadas e somadas em cada um dos cinco frutos utilizados na obtenção de (Y_{14}); (Y_{16}) - tamanho de sementes. Foi medido o comprimento de cada semente de cada fruto medido. Com o valor do tamanho de cada semente foi calculado (Y_{17}) - tamanho médio das sementes de cada indivíduo; (Y_{18}) - peso de sementes, obtido para cada semente medida. Com o valor do peso de cada semente foi calculado (Y_{19}) - peso médio das sementes de cada indivíduo; (Y_{20}) - número de frutos danificados. (Y_{21}) - proporção de frutos danificados. Dividimos (Y_{20}) por (Y_{12}) e o valor resultante foi chamado de proporção de frutos danificados. Foi considerado danificado todo o fruto com parte da polpa arrancada (provavelmente por insetos, B.G. Luize; K. Del Claro; M.A. Pizo, ou aves de menor porte, A. Lopes; L. Freitas; V.B. Zipparro, com. pess., Figura 3). Tal abordagem ao fruto difere do comportamento de *Turdus albicollis* em *Psychotria nuda* (filmado por A. Guaraldo) e de *Lipaugus lanioides* em *Psychotria*

brasiliensis (Almeida et al., 2006), os quais batem o fruto contra um galho, removendo o cálice e engolem o fruto inteiro. Uma vez que as sementes se encontram no centro dos frutos e os mesmos permanecem na copa após serem danificados, assumimos que a remoção de parte da polpa não caracterizou dispersão podendo ter inviabilizado o fruto para ser consumido pelos dispersores efetivos.

O destino e os danos aos frutos colocados no chão da floresta foram avaliados entre os dias 12 e 14.2.2006 através de um experimento de remoção de frutos, onde 63 grupos de cinco frutos de *P. nuda* em bom estado foram dispostos em nove blocos perpendiculares à borda, distantes 50 m entre si, cada bloco constituído de sete estações (níveis discretos) localizadas a distâncias fixas partindo da borda em direção ao interior da floresta: 0 m (borda), 5 m, 10 m, 20 m, 40 m, 80 m e 100 m (ver Figura 4). Em cada estação, os cinco frutos foram dispostos durante o dia e na manhã seguinte verificamos o seu destino, ou seja, as variáveis dependentes (Y_{22}) - fruto desaparecido e (Y_{23}) - fruto danificado no chão com possível predação de semente. Consideramos frutos danificados aqueles que se encontravam despedaçados e assumimos que suas sementes foram predadas, uma vez que isso ocorre frequentemente na Floresta Atlântica (Pizo, 1997; Vieira et al., 2003). Após cada contagem, os frutos desaparecidos ou danificados mais aqueles frutos que haviam perdido a coloração característica foram substituídos. Devido ao baixo número de frutos danificados em cada data, os resultados das contagens realizados entre 12 e 14.2.2006 foram somados.

Em cada bloco utilizado no experimento que avaliou os danos sofridos pelos frutos no chão foram demarcadas sete parcelas contíguas de largura fixa (4 m) e comprimento variável (distâncias utilizadas no experimento que avaliou os danos sofridos pelos frutos no chão): a – de 0 (borda) até 5 m da borda ($4 \times 5 \text{ m} = 20 \text{ m}^2$ de área ‘A’), b - entre 5 e

10 m ($4 \times 5 \text{ m} = 20 \text{ m}^2$), c - entre 10 e 20 m ($4 \times 10 \text{ m} = 40 \text{ m}^2$), d - entre 20 e 40 m ($4 \times 20 \text{ m} = 80 \text{ m}^2$), e - entre 40 e 80 m ($4 \times 40 \text{ m} = 160 \text{ m}^2$) e f - entre 80 e 100 m ($4 \times 20 \text{ m} = 80 \text{ m}^2$) (ver figura 4a,b). Em cada parcela foram contados todos os indivíduos 'n' jovens ($< 2 \text{ m}$ de altura, variável dependente Y_{24}) e adultos de *P. nuda* ($> 2 \text{ m}$ de altura, variável dependente Y_{25}). O número de indivíduos 'n' jovens e adultos de cada parcela foi multiplicado por 10.000 e dividido pela área 'A' originando (Y_{26}) - número de indivíduos jovens por hectare e (Y_{27}) - número de indivíduos adultos por hectare.

2.4 Análises Estatísticas

Borda, interior da floresta e clareiras foram comparados entre si quanto às variáveis reprodutivas (Y_0) a (Y_5), exceto Y_4 através da ANOVA de Kruskal-Wallis com posterior comparação múltipla dos postos médios (CMPM). A hipótese nula prediz que os habitats não diferem entre si quanto ao posto médio das variáveis reprodutivas.

Em cada habitat, relacionamos as variáveis dependentes reprodutivas (exceto Y_4) com as variáveis individuais/populacionais independentes (exceto X_2) através de regressão linear simples (RLS). Valores significativos de R^2 ajustado ($R^2_{aj.}$) evidenciam relação positiva entre as variáveis reprodutivas e as variáveis individuais/populacionais.

Os habitats borda e interior da floresta foram comparados quanto os valores de (Y_6) a (Y_{21}), exceção feita a (Y_{13}), (Y_{16}), (Y_{18}) e (Y_{20}), através do teste U de Mann-Whitney. A hipótese nula prediz que a soma de postos das referidas variáveis não

As diferentes distâncias partindo da borda em direção ao interior da floresta foram comparadas quanto às variáveis (Y_{22}), (Y_{23}), (Y_{26}) e (Y_{27}) através da ANOVA não paramétrica de Friedman. A hipótese nula prediz que as medianas das referidas

variáveis são iguais para todas as distâncias a partir da borda. Todas as análises estatísticas foram conduzidas conforme Zar (1996).

3. Resultados

A borda e as clareiras naturais não diferiram significativamente quanto à abertura do dossel, mas esta foi significativamente maior em ambas em comparação com o interior da floresta (Tabela 1). O número de flores e frutos foi significativamente maior na borda em relação ao interior da floresta, mas não diferiu significativamente na comparação borda vs clareiras naturais e clareiras naturais vs interior da floresta. Nenhum habitat diferiu significativamente dos demais quanto ao sucesso reprodutivo, embora este tenha sido maior nas clareiras naturais e menor na borda. O número total de frutos/CAP não diferiu significativamente entre borda e clareiras, mas foi significativamente maior

Somente quatro (11%) das 36 RLS's calculadas foram significativas, todas com $R^2_{aj.}$ menor que 0,3. Na borda, somente o número de frutos (Y_2) e o número total de frutos na copa/CAP (Y_5) apresentaram relação positiva significativa com a abertura do dossel ($R^2_{aj.} = 0,14$, $F_{1,28} = 6,1$, $P < 0,01$ e $R^2_{aj.} = 0,17$, $F_{1,28} = 7,1$, $P < 0,01$, respectivamente). Nas clareiras naturais, o número de frutos (Y_2) apresentou relação positiva significativa com a abertura do dossel (X_1) ($R^2_{aj.} = 0,24$, $F_{1,30} = 5,2$, $P < 0,002$) e o número de flores (Y_1) apresentou relação positiva significativa com a distância entre os coespecíficos (X_3) ($R^2_{aj.} = 0,26$, $F_{1,30} = 12,0$, $P < 0,001$). No interior da floresta nenhum modelo linear foi significativo.

A luz incidente e a temperatura do ar foram significativamente maiores na borda enquanto que umidade relativa do ar foi significativamente maior no interior da floresta,

(Tabela 2, Figura 1). Borda e interior da floresta diferiram significativamente quanto ao número de beija-flores, demais visitantes florais e o número total de visitantes florais (Tabela 2, Figura 2). Confirmando as coletas de 2005, em 2006, os indivíduos de *P. nuda* localizados na borda produziram significativamente mais frutos do que aqueles no interior da floresta (Tabela 2). O tamanho médio dos frutos, número de sementes, tamanho e peso médio das sementes, embora maiores nos indivíduos da borda, não diferiram significativamente daqueles do interior da floresta (Tabela 2). A proporção de frutos danificados na copa foi significativamente maior na borda (Tabela 2, figura 3).

O número de frutos desaparecidos não diferiu significativamente a diferentes distâncias da borda (ANOVA de Friedman, $X^2_{(5)} = 7$, $P=0,31$), embora tenha havido uma expressiva concentração dos mesmos a 10 e 20 m e em torno de 80 m da borda (Figura 4). Encontramos somente seis frutos danificados no chão, três a 10 m, um a 40 m e outros dois a 80 m da borda, o que impossibilitou a aplicação da ANOVA de Friedman aos dados.

As diferentes distâncias da borda da floresta diferiram significativamente quanto ao número de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* (ANOVA de Friedman, $X^2_{(5)} = 13,8$, $P<0,02$, $X^2_{(5)} = 15,7$, $P<0,007$, respectivamente), com concentrações expressivas de indivíduos juvenis e adultos entre 80 e 100 m (Figura 5).

4. Discussão

Contrariamente ao esperado, a borda e as clareiras naturais não diferiram significativamente quanto à abertura do dossel e as variáveis reprodutivas, sugerindo que os 15 m de largura da borda podem ter sido insuficientes para promover uma

abertura do dossel significativamente maior do que nas clareiras, como observado por Restrepo & Vargas (1999) e Restrepo et al. (1999).

Assim como no presente estudo, Ramos & Santos (2005) não encontraram diferenças significativas entre borda antrópica e um habitat natural (a margem de um riacho com 2 a 5 m de largura) quanto à abertura do dossel. Conseqüentemente, os habitats não diferiram quanto à percentagem de indivíduos de *Psychotria tenuinervis* florescendo ou frutificando.

Segundo Lovejoy *et al.*, (1986) e Dick (2001), quanto mais brusca a transição entre a borda e os habitats vizinhos, clareiras ou interior da floresta, maior a abertura do dossel criada e conseqüentemente a resposta reprodutiva dos organismos expostos às mesmas.

Consideramos as respostas fenológicas dos indivíduos de *P. nuda* localizados na borda um parâmetro para distúrbios antrópicos na floresta da Ilha do Cardoso e as respostas fenológicas dos indivíduos de *P. nuda* localizados nas clareiras um parâmetro das conseqüências dos distúrbios naturais. O fato de não termos observado na borda nenhuma variável reprodutiva com valor significativamente maior daqueles registrados nas clareiras naturais indica que a presença na borda não foi capaz de alterar a atividade reprodutiva dos indivíduos de *P. nuda* a um nível diferente daquele decorrente dos distúrbios naturais da floresta. Tal resultado contribui para o equilíbrio na oferta de recursos na floresta estudada (Ghazoul, 2004).

A abertura do dossel foi significativamente maior na borda em relação ao interior da floresta e foi seguida de produção de flores e frutos também significativamente maior, confirmando a importância de contrastes marcantes entre habitats na abertura do dossel

para que seja observado efeito na atividade reprodutiva vegetal como sugerido por Murcia (1995) e Burgess et al. (2006).

No entanto, apesar da maior abundância de luz, de flores e de beija-flores na borda, o sucesso reprodutivo foi menor na borda em relação aos demais habitats. O excesso de flores produzidas na borda, segundo Sutherland (1986), cria uma demanda extra por polinizadores, muitas vezes impossível de ser satisfeita (Cunningham, 2000), o que parece ter sido o caso de *P. nuda*. Tal demanda pode ter sido agravada devido a *P. nuda* depender da polinização cruzada por beija-flores especialistas (Castro & Araújo, 2004), os quais utilizaram a borda principalmente para se deslocar (obs. pess. do autor). De forma oposta, Ramos & Santos (2006) observaram sucesso reprodutivo e o número de visitas de abelhas significativamente maior em indivíduos de *P. tenuinervis* localizados na borda natural. No entanto, abelhas são tradicionalmente reconhecidas como polinizadores mais generalistas e abundantes do que beija-flores e seriam capazes de suprir a demanda extra de flores na borda.

Segundo Niesenbaum (1993), o sucesso reprodutivo é limitado primeiramente por recursos abióticos, seguido da limitação por polinizadores, o que, segundo Fuchs et al. (2001), poderia ocorrer em espécies com floração copiosa na borda, devido à falta de polinizadores para fertilizar o excesso de flores produzido.

Uma explicação alternativa para a limitação do sucesso reprodutivo na borda estaria ligada à imprevisibilidade de recursos no subdossel (Piñero et al., 1982; Niesenbaum, 1993; Kato & Hiura, 1999). Em algumas espécies do subdossel, mesmo com 100% das flores polinizadas manualmente, o sucesso reprodutivo é limitado devido à necessidade de reservar recursos que possibilitem taxas constantes de produção de frutos ao longo dos anos (Piñero et al., 1982; Niesenbaum, 1993).

Em relação ao interior da floresta, as clareiras naturais apresentaram maior produção de flores e frutos, maior sucesso reprodutivo bem como número de frutos/CAP significativamente maior, sugerindo que dentre os três habitats estudados, dados os recursos disponíveis, é onde *P. nuda* obtém o melhor desempenho reprodutivo. Tais resultados evidenciam a importância das clareiras em etapas importantes do ciclo de vida da espécie, assim como observado para outras rubiáceas por Levey (1988), Amézquita (1998), Pacheco & Grau (1997) e Restrepo & Vargas (1999).

O baixo número de regressões significativas entre a abertura do dossel e as variáveis reprodutivas nos três habitats salientou a grande heterogeneidade dessas variáveis no nível de micro-habitat em florestas tropicais, que torna difícil modelar a resposta reprodutiva de espécies vegetais (Kato & Hiura, 1999; Ramos & Santos, 2006).

A ausência de relação significativa entre as variáveis fenológicas e a distância entre coespecíficos na borda e no interior da floresta sugere que indivíduos mais agrupados não foram capazes de obter vantagens desta condição, como por exemplo, atrair mais polinizadores em relação aos indivíduos mais distantes (ver Feinsinger et al., 1991).

A ausência de relação significativa entre as variáveis fenológicas e a distância dos indivíduos de *P. nuda* dos indivíduos de outras espécies sugere que *P. nuda* também não se beneficiou de espaços livres de concorrência com as mesmas. Isto ocorreu porque a distância máxima de um indivíduo de *P. nuda* em relação um indivíduo de outra espécie (14 m) foi ainda menor do que a largura da borda (15 m), a qual foi incapaz de proporcionar diferença significativa na abertura do dossel em relação ao interior da floresta.

Portanto, os indivíduos de *P. nuda* estão distribuídos de forma uniforme demais entre si para que possam chamar a atenção dos polinizadores bem como estão próximos demais de indivíduos de outras espécies para possam se livrar da limitação de luz.

Conforme previsto, a borda estudada foi significativamente mais clara, quente e seca e seus indivíduos produziram significativamente mais flores e frutos do que no interior da floresta, mas estas características não estimularam um aumento significativo no sucesso reprodutivo, tamanho médio dos frutos, número de sementes, tamanho e peso médio das sementes na borda como esperado.

Características como tamanho de frutos, número, tamanho e peso de sementes geralmente tem seu valor inalterado (Henríquez, 2004; Ramos & Santos, 2006, em *P. tenuinervis*) e mais raramente diminuído significativamente (Henríquez, 2004) em indivíduos localizados na borda (mas veja Barik et al., 1996).

A baixa variação no tamanho dos frutos poderia ser resultado da seleção natural (estabilizadora) de frutos compatíveis com o tamanho do bico do dispersor (Darwin, 1859). A produção significativamente maior de frutos com baixa variação no seu tamanho observada nos indivíduos de *P. nuda* na borda poderia favorecer a dispersão de sementes da mesma uma vez que o número de visitas de aves frugívoras geralmente é maior onde há maior concentração de frutos (Levey, 1988; Gomes & Silva, 2002, mas veja Restrepo et al., 1999).

A proporção significativamente maior de frutos danificados na copa de indivíduos de *P. nuda* na borda poderia ser uma das causas do menor sucesso reprodutivo observado na mesma (Cunningham, 2000 e Guimarães Jr & Cogni, 2002). Aliada ao número significativamente maior de frutos danificados no chão da floresta próximo à borda contradiz os menores níveis de dano ou predação na borda em relação ao interior

da floresta observado em fragmentos grandes (Restrepo & Vargas, 1998; Fleury & Galetti, 2004) e pode se tornar um problema para a espécie em fragmentos pequenos cuja área de borda é maior (ver Fleury & Galletti, 2004). Ironicamente, caso os frutos sejam danificados por aves, a maior quantidade de frutos produzidos na borda poderia causar uma maior taxa de danos aos frutos.

Uma expressiva concentração de frutos desaparecidos foi observada próxima à borda, numa parte mais alta do terreno (de 0 a 20 m nos blocos um, dois e três). Uma vez que durante o experimento de danos aos frutos no chão ocorreram chuvas pesadas, pelo menos o padrão de desaparecimento dos frutos na borda pode ser, em parte, devido à ação da água.

A nossa premissa em relação à regeneração natural partiu do princípio geral de que o distúrbio favoreceria a maior densidade de indivíduos na borda (Schorn & Galvão, 2006). No entanto, isso depende muito da espécie, de sua preferência de habitat e do tempo decorrido desde o distúrbio (Restrepo et al., 1999; Oliveira et al., 2004; Schorn & Galvão, 2006). Segundo Schorn & Galvão (2006), em florestas tropicais, logo após algum distúrbio como criação de clareiras ou bordas, há um aumento na densidade de muitas espécies, mas em longo prazo, há uma substituição gradual de indivíduos e espécies reduzindo este efeito.

Uma vez que *P. nuda* prefere o interior da floresta e solos alagados (Delprete et al., 2005), fatores como a ausência de diferença significativa no sucesso reprodutivo, a maior luz incidente e conseqüentemente temperatura e menor umidade relativa do ar e a maior proporção de frutos danificados na borda e também o deslocamento de frutos de *P. nuda* para áreas distantes da borda poderiam, em conjunto, nestes últimos 40 anos, ter colaborado para a densidade significativamente menor de indivíduos observada na

borda. Restrepo & Vargas (1999) não observaram diferenças significativas entre borda e interior da floresta quanto à luz incidente e atribuíram a essa homogeneidade de condições abióticas a ausência de diferença observada em parâmetros populacionais como, por exemplo, o número de sementes que germinaram ou a taxa de crescimento de plântulas, fatores ligados à densidade das mesmas em duas espécies de Rubiaceae em estudo conduzido na Colômbia.

5. Conclusão

O fato de termos comparado borda e interior da floresta tendo as clareiras naturais como controle nos permitiu afirmar que a presença da borda não alterou a abertura o dossel e conseqüentemente o sucesso reprodutivo de *Psychotria nuda* a níveis diferentes daqueles observados devido à criação de clareiras naturais, o que contribui para o equilíbrio da distribuição de recursos na floresta.

O maior sucesso reprodutivo observado em indivíduos de *P. nuda* nas clareiras naturais confirmou o seu *status* como importantes focos de reprodução de espécies vegetais (Levey, 1988).

Apesar da luz incidente, temperatura, número de visitantes florais e número de flores significativamente maiores na borda em relação ao interior da floresta, a borda não diferiu dos demais habitats quanto ao sucesso reprodutivo e teve proporção de frutos danificados significativamente maior do que o interior da floresta, o que nos permitiu caracterizá-la como um habitat onde as vantagens iniciais adquiridas pelas melhores condições abióticas se perderam ao longo do ciclo reprodutivo, sugerindo um

desperdício de recursos abióticos e bióticos (ver Fuchs et al., 2001 e Burgess et al., 2006).

Tais mudanças de tendências de resultados na borda ao longo do ciclo reprodutivo confirmaram a necessidade de se estudá-lo por inteiro para que se possa entender a relatividade da influência da borda no mesmo, como sugerido por Restrepo & Vargas (1999) e Cunningham (2000). Assim como na borda estudada, as mudanças de tendência de resultados nas diferentes etapas do ciclo reprodutivo também foram observadas em outras espécies vegetais em clareiras naturais por Restrepo & Vargas (1999) e poderiam ser um mecanismo que possibilita a coexistência e diversidade das espécies no interior de florestas tropicais.

Agradecimentos

À FAPESP, pela bolsa de doutorado concedida a Luis Fernando Alberti e ao CNPq pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa e a taxa de bancada de associada, concedido à L. Patrícia C. Morellato. Ao Instituto Florestal e Parque Estadual da Ilha do Cardoso, pelo acesso à área de estudo. Aos colegas L.F. de M. Coelho e E.A. Athayde, pela ajuda nos trabalhos de campo e sugestões. Aos colegas A. Guaraldo, B.G. Luize, E. Cazetta, K. Del Claro, M.A. Pizo, P. Rubim, R. de V. Kilca, V.B. Zipparro e V. Staggemeier pelas sugestões.

Referências bibliográficas

- Almeida, E.M., Alves, M.A.S., 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14, 335-346.
- Almeida, E.M., Costa, P.F., Buckeridge, M.S., Alves, M.A.S., 2006. Potential bird dispersers of *Psychotria* in a area of Atlantic forest on Ilha Grande, RJ, Southeastern Brazil: a biochemical analysis of the fruits. *Brazilian Journal of Biology* 66, 1-8.
- Amézquita, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30, 126-129.
- Baldissera, R., Ganade, G., 2005. Predação de sementes ao longo de uma borda de floresta ombrófila mista e pastagem. *Acta Botanica Brasilica* 19, 163-167.
- Barik, S.K., Tripathi, R.S., Pandey, H.N., Rao, P., 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology* 33, 1551-1560.
- Burgess, V.J., Kelly, D., Robertson, A.W., Ladley, J.J., 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30, 179-190.
- Carvalho, L.M.T., Fontes, M.A.L., Oliveira-Filho, A.T., 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an área of cloud forest of Ibitipoca range, southeastern Brazil. *Plant Ecology* 149, 9-22.
- Castro, C.C., Araújo, A.C., 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244, 131-139.

- Chazdon, R.L., Fetcher, N., 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72, 553-564.
- Connell, J. H., Lowman, M.D., Noble, I.R., 1997. Subcanopy gaps in temperate and tropical forests. *Australian Journal of Ecology* 22, 163-168.
- Cunningham, S., 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology* 14, 758-768.
- Darwin, C.R., 1859. *Origem das espécies*. São Paulo, Itatiaia.
- Delprete, P., Smith, L.B., Klein, R.M. Reis, A., Iza, O.B., 2004. In: Reis, A., Delprete, P., Smith, L.B., Klein, R.M., (Org.), *Rubiáceas I: Alseis-Galium*. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Delprete, P., Smith, L.B., Klein, R.M. Reis, A., Iza, O.B. 2005. *Rubiáceas II: Gardenia-Tocoyena*. In: Reis, A., Delprete, P., Smith, L.B., Klein, R.M. (org.). Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Denslow, J.S & Moermond, T.C. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: An experimental study *Oecologia* 54, 170-176.
- Dick, C.W. 2001. Habitat change, African honeybees and fecundity in the Amazonian tree *Dinizia excelsa* (Fabaceae). In: Bierregaard, Jr. R.O., Gascon, C., Lovejoy, T.E., Mesquita R.G.G., (Eds), *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. pp.146-157. New Haven, Yale University Press.
- Feinsinger, P., Tiebout III, H.M., Young, B.E., 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 6, 1953-1963.
- Fleury, M., Galetti, M., 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica* 26, 179-184.

- Fuchs, E.J., Lobo, J.A., Quesada, M., 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17, 1523-1539.
- Ghazoul, J., 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica* 36, 156-164.
- Gomes, V.S da M., Silva, W.R. 2002. Spatial variation in understory frugivorous birds in a Atlantic Forest fragment of southeastern Brazil. *Ararajuba* 10, 219-225.
- Guimarães Jr, P.R., Cogni, R., 2002. Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: edge effects in a highland forest in south-east Brasil. *Journal of Tropical Ecology* 18, 303-307.
- Henríquez, C. 2004. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la calidad de las semillas en *Lapageria rosea*. *Revista Chilena de Historia Natural* 77, 177-184.
- Kato, E., Hiura, T., 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86, 495-501.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Economica, Mexico.
- Levey, D.J., 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58, 251-269.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr, R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown Jr, K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R., Hays, M.B., 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé, M.E., (Ed.). *Conservation biology*. Sunderland, Sinauer.

- Moraes, R.M., Delitti, W.B.C., Struffaldi-de-Vuono, Y., 1999. Litterfall and litter nutrient content in two Brazilian Tropical Forests. *Revista Brasileira de Botânica* 22, 9-16.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 58-62.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Niesenbaum, R.A., 1993. Light or pollen - seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81, 315-323.
- Oliveira, M.A., Grillo, A.S., Tabarelli, M., 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38, 389-394.
- Pacheco, S.Y., Grau, H.R., 1997. Fenología de un arbusto del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del noroeste Argentina. *Ecología Austral* 7, 35-41.
- Pezzopane, J.E.M., Reis, G.G., Reis, M.G.F., Higuchi, P., Polli, H.Q., 2002. Aspectos ecofisiológicos de algunas espécies arbóreas em uma floresta estacional semidecidual secundária. *Revista Brasileira de Agrometeorologia* 10, 273-281.
- Pfeifer, R.M., 1981. Levantamento semidetalhado dos solos do P.E. da Ilha do Cardoso, SP. *Silvicultura em São Paulo* 15/16, 91-115.
- Piñero, D., Sarukhan, J., Alberdi, P., 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70, 473-481.
- Pizo, M.A., 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13, 559-577.

- Ramos, F.N., Santos, F.A.M., 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. *Canadian Journal of Botany* 83, 1305-1316.
- Ramos, F.N., Santos, F.A.M., 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic Forest fragment. *Biotropica* 38, 383-389.
- Ramos, F.N., Santos, F.A.M., 2006. Microclimate of Atlantic forest fragments: regional and local scale heterogeneity. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49, 935-944.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C. Levenson, J.B., 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: Burgess, R.L., Sharpe, D.M., (Eds), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer-Verlag, New York. pp. 67-95.
- Restrepo, C., Gómez, N., Heredia, S., 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80, 668-685.
- Restrepo, C., Vargas, A., 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119, 419-426.
- Runkle, J.R., 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62, 1041-1051.
- San Martin-Gajardo, I., Morellato, L.P.C., 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26, 299-309.
- Schorn, L.A., Galvão, F., 2006. Dinâmica da regeneração natural em três estágios sucessionais de uma floresta ombrófila densa em Blumenau, SC. *Revista Floresta* 36, 59-74.

- Stevens, S.M., Husband, T.P., 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological conservation* 85, 1-8.
- Sutherland, S., 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40, 117-128.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Alves-Lima, J.C., 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Fundação IBGE, Rio de Janeiro.
- Viana, V.M.P., Pinheiro, L.A.F.V., 1998. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF* 12, 25-42.
- Vieira, E.M., Pizo, M.A., Izar, P. 2003. Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. *Mammalia* 67, 533-539.
- Whitmore, T.C., 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. pp. 3–12. In: Laurance, W.F., Bierregaard, Jr., R.O., (Eds), *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Zar, J.H., 1996. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.

Tabela 1: Resultado da ANOVA de Kruskal-Wallis (H) e comparações múltiplas dos postos médios (CMPM's) da abertura do dossel e variáveis reprodutivas entre os habitats estudados em floresta atlântica localizada no Parque Estadual da Ilha do Cardoso-SP.

Variável	CMPM's			
	ANOVA	Borda#	Clareiras	Interior
	H (n amostral)	Mediana, 25th-75th percentis (n amostral)		
Y_0 - Abertura do dossel (%)	27,3** (158)	0,27**, 0,23-0,30 (30)	0,24*, 0,22-0,26 (34)	0,21, 0,18-0,24 (94)
Y_1 - Número de flores	10,6* (144)	64*, 44-94 (30)	45, 36-67 (32)	45, 28-58 (79)
Y_2 - Número de frutos	10,9* (141)	13*, 9-18 (30)	12, 9-15 (32)	10, 6-13 (79)
Y_3 - Sucesso reprodutivo (%)	2,9 (141)	0,16, 0,12-0,24 (30)	0,20, 0,14-0,28 (32)	0,17, 0,12-0,23 (79)
Y_5 - Núm. total de frutos/CAP	25,8** (158)	6**, 3-9 (30)	4*, 3-7 (34)	2, 1-4 (94)

Nenhuma comparação entre borda e clareiras naturais foi significativa.

Portanto, * $P < 0,008$, ** $P < 1 \times 10^{-4}$ indicam medianas significativamente maiores na borda ou clareiras naturais em relação ao interior da floresta.

Tabela 2: Variáveis abióticas e bióticas, características dos frutos e sementes e dano aos frutos na copa de indivíduos de *P. nuda* localizados na borda e no interior de uma floresta atlântica localizada no Parque Estadual da Ilha do Cardoso-SP.

Variável	Teste de Mann-Whitney		Borda	Interior
	U	P (n borda, interior)	Mediana (25th-75th percentis)	
Y_6 - Luz incidente (Lumens)	3417	1×10^{-7} (197, 209)	692 (392-735)	74 (42-186)
Y_7 - Temperatura (°C)	9963	1×10^{-7} (197, 209)	28 (26-29)	26 (26-27)
Y_8 - Umidade relativa do ar (%)	16119	1×10^{-4} (197, 209)	87 (84-90)	90 (85-92)
Y_9 - Número de beija-flores	12,5	0,002 (10, 10)	3 (1-5)	1 (0-1)
Y_{10} - Número de demais visitantes florais	15,5	0,006 (10, 10)	98,5 (56-102)	29,5 (24,45)
Y_{11} - Número total de visitantes florais	13,5	0,003 (10, 10)	105,5 (61-104)	29,5 (25-48)
Y_{12} - Número total de frutos	882	0,007 (50, 51)	10 (5-18)	5 (4-9)
Y_{14} - Tam. médio dos frutos (cm)	54	0,31 (12, 12)	1,3 (1,2-1,4)	1,2 (1,2-1,3)
Y_{15} - Número de sementes	72	0,99 (12, 12)	10 (9-10)	10 (9-10)
Y_{17} - Tam. méd. das sem. (cm)	62	0,58 (12, 12)	0,74 (0,7-0,8)	0,74 (0,7-0,8)
Y_{19} - Peso médio das sementes (g)	56	0,17 (12, 12)	0,05 (0,04-0,06)	0,05 (0,04-0,06)
Y_{21} - Proporção de frutos danificados (%)	807	0,001 (50, 51)	9 (0-25)	0 (0-9)

Figura 1: Variáveis abióticas na borda e no interior da floresta. Legenda: — luz incidente (Lumens), — temperatura do ar (°C) e — umidade relativa do ar (%).

Figura 2: Número total de visitantes florais na borda (□) e no interior da floresta (■).

Eixo X: períodos de observação.

Figura 3: Fruto danificado de *Psychotria nuda* (Cham & Schl.) Wawra (foto: A. Guaraldo). Barra= 1 cm.

Figura 4: Número de frutos desaparecidos em diferentes distâncias partindo da borda (0 m) em direção ao interior da floresta (100 m) na Ilha do Cardoso-SP. Legenda: zero a um fruto □, dois frutos ■, três frutos ■, quatro frutos ■, cinco frutos ■.

Figura 5: Número de indivíduos jovens (a) e adultos (b) em diferentes distâncias partindo da borda (0 m) em direção ao interior da floresta (100 m) na Ilha do Cardoso-SP. Legenda (a): zero a 200 indivíduos/ha □, 200-400 ■, 400-600 ■, 600-800 ■. (b): zero a 100 indivíduos/ha □, 100-200 ■, 200-300 ■, 300-400 ■.

Figura 1

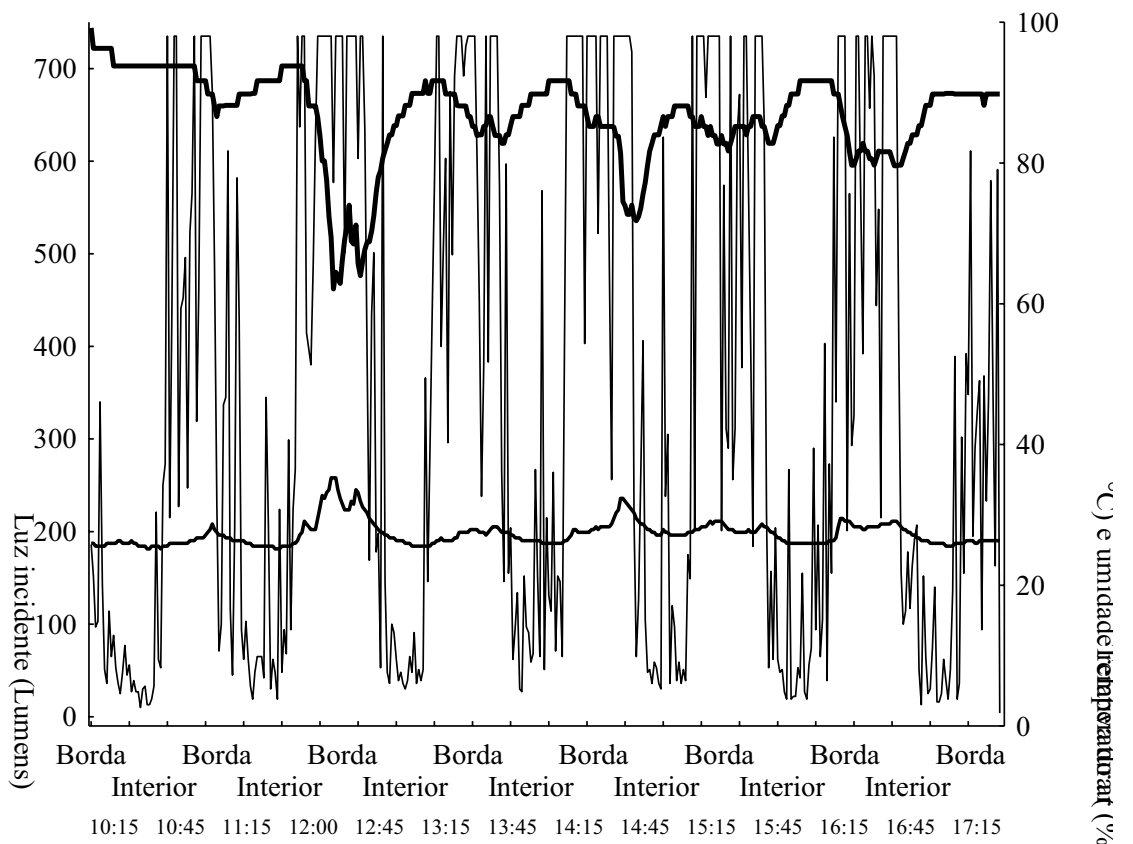


Figura 2

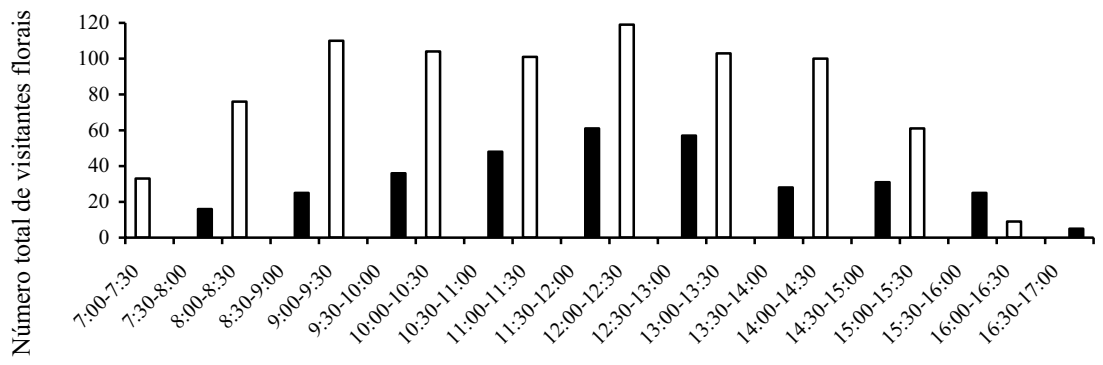


Figura 3



Figura 4

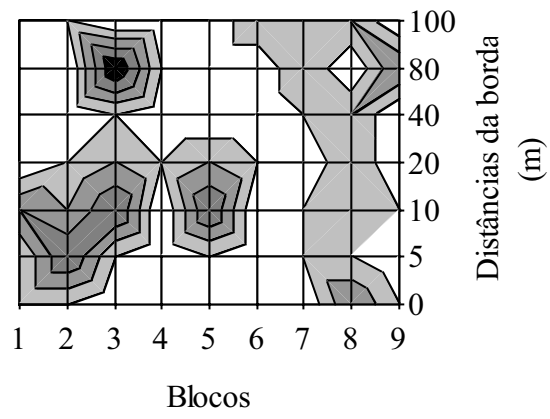
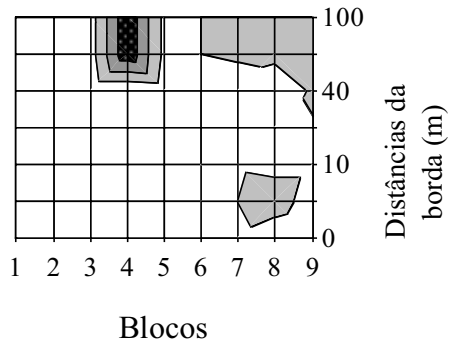
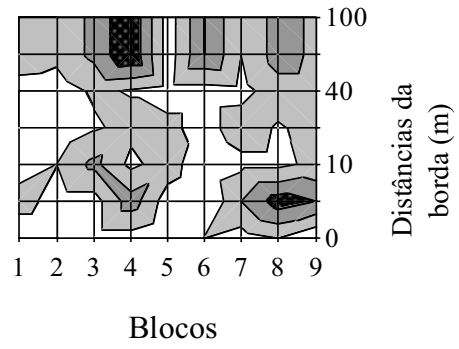


Figura 5

(a)



(b)



5 - CONCLUSÃO GERAL

No capítulo 1 observei diferenças significativas quanto à intensidade das fenofases, principalmente entre posições de copas extremas (dominantes *vs* oprimidas), nos fragmentos mais limitados por luz (Morro do Cerrito e Morro do Elefante), sugerindo que, assim como observado para *Myrocarpus frondosus* (ver capítulo 2), foram necessárias condições extremas de limitação de luz para que se pudesse observar a relação entre luz incidente e a intensidade das fenofases.

No Morro Tabor, o qual possui a maior luz média anual incidente dentre os três fragmentos estudados, observei, em algumas espécies, um declínio da intensidade da frutificação em relação à floração, o que sugere uma descontinuidade na intensidade das fenofases que não pode ser explicada unicamente pela luz incidente nos fragmentos.

Quando considerei a influência da menor densidade populacional das espécies no Morro Tabor, verifiquei menor intensidade na produção de frutos imaturos no mesmo em relação ao Morro do Elefante, onde as densidades populacionais das espécies são maiores e os níveis de luz incidente são os menores dentre os três fragmentos. Isto sugere que no Morro Tabor possa haver desfavorecimento na intensidade de atividade fenológica relacionado à densidade populacional das espécies. Segundo Lamont et al. (1993) populações pequenas são incapazes de atrair um número mínimo de polinizadores capaz de promover a troca de pólen.

O Morro do Cerrito apresentou a intensidade das fenofases semelhante ao Morro Tabor. Desta forma, os mesmos foram tratados como um único fragmento (fragmento pequeno) nos capítulos seguintes.

No capítulo 2, a luz incidente, o número de flores e frutos significativamente maiores na borda do que no interior da floresta sugerem que a presença da borda alterou as condições abióticas e a fenologia reprodutiva de *M. frondosus*. Apesar disto a borda não diferiu significativamente do interior da floresta quanto à taxa de conversão de flores em frutos (sucesso reprodutivo), o que sugere um

melhor aproveitamento de recursos abióticos ou bióticos no interior da floresta a partir da frutificação. O menor sucesso reprodutivo dos indivíduos na borda estaria relacionado ao excesso de flores produzidas, que superaria a capacidade de polinização dos polinizadores (Sutherland 1986, Cunningham 2000, Aguilar *et al.* 2006).

Na borda houve maior número de relações significativas entre as variáveis fenológicas e as variáveis individuais, mas tais relações se deveram muito à simplicidade estrutural da borda.

A complexidade estrutural do interior da floresta possibilitou isolar somente um modelo linear significativo, onde observei a relação positiva significativa entre índice de esbelteza com o número de frutos de *M. frondosus*, o que sugere que as árvores mais altas se beneficiaram da maior luz incidente bem como indica que variáveis de fácil medição possam ser úteis no entendimento da distribuição de recursos no nível populacional.

No capítulo 3, a borda do fragmento grande e o interior do fragmento pequeno receberam significativamente mais luz incidente do que o interior da floresta no fragmento grande, mas não apresentam número de frutos significativamente maior que o mesmo. Isto sugere que o melhor estado de preservação e a maior densidade de indivíduos de *Nectandra megapotamica* podem ter favorecido indivíduos no interior do fragmento grande em relação àqueles localizados no interior do fragmento pequeno.

A maior a densidade de indivíduos da mesma espécie facilita a localização das flores por parte dos polinizadores (Burgess *et al.* 2006). Ainda, fragmentos mais preservados costumam ter maiores populações de polinizadores (Murcia 1996). No presente caso, o padrão de distribuição espacial dos indivíduos de *N. megapotamica* se demonstrou menos relevante no entendimento da atividade reprodutiva. Portanto, os resultados do capítulo 3 confirmaram uma tendência dos estudos atuais que apontam a ocorrência de baixas densidades populacionais, baixa produção de frutos e, portanto menor capacidade de conservação do sucesso reprodutivo de espécies arbóreas nos fragmentos pequenos (ver Lamont *et al.* 1993, Aizen & Feinsinger 1994).

No capítulo 5, a diminuição significativa da intensidade de algumas fenofases entre 2001 e 2002 nos indivíduos vizinhos às clareiras foi compensada pelo seu aumento significativo entre 2002 e 2003. Manteve-se, portanto, após a abertura das clareiras, a ausência de diferença significativa entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras observada antes de sua abertura. A ausência de diferença significativa entre indivíduos vizinhos e não vizinhos às clareiras foi observada inclusive nos indivíduos oprimidos, mais limitados por luz, sugerindo que a abertura de clareiras, na sua maioria menor que 150 m², foi insuficiente para proporcionar um aumento na luz incidente e conseqüentemente na atividade reprodutiva dos indivíduos vizinhos às mesmas.

Tais resultados sugerem que as clareiras nem sempre podem ser consideradas habitat fundamental para a produção de recursos para polinizadores e dispersores de sementes. A tendência geral de ausência de diferença significativa favorecendo indivíduos vizinhos em relação aos não vizinhos após a tempestade de 11 de setembro de 2002 foi também observada no estudo de caso mais detalhado com *Gymnanthes concolor* (capítulo 4).

No capítulo 4, embora em 2002 a luz incidente tenha sido significativamente maior sobre a copa dos indivíduos de *G. concolor* na trilha clara, esta não diferiu significativamente da trilha escura quanto às variáveis fenológicas tanto em 2002 como em 2003, o que sugere a necessidade de maiores níveis de luz incidente para aumentar significativamente a produção de flores e frutos de *G. concolor*. A tendência de maior produção de inflorescências masculinas na trilha clara em ambos os anos, sugere que níveis de luz incidente superiores aqueles observados no presente estudo poderiam favorecer a produção de estruturas que são menos custosas para a planta, como proposto por Fuchs *et al.* (2001) e Quesada *et al.* (2004).

No capítulo 6, a borda antrópica não diferiu significativamente das clareiras naturais quanto à abertura do dossel, o número de flores e frutos e o sucesso reprodutivo dos indivíduos de *Psychotria nuda*, sugerindo que sua presença não causou impacto maior à fenologia do que as clareiras naturais.

A abertura do dossel e o número de flores e frutos foram significativamente maiores na borda e nas clareiras naturais em relação ao interior da floresta, sugerindo que abertura do dossel estimulou a atividade reprodutiva. No entanto, somente 11% dos modelos lineares simples evidenciaram relações significativas entre luz e fenologia, o que sugere alta complexidade nas referidas relações. Portanto, há a necessidade de maior número de amostras no espaço e no tempo para que tais relações sejam mais bem entendidas. As distâncias entre indivíduos tiveram menor importância na atividade reprodutiva, talvez pelo fato de *P. nuda* ser comum na floresta estudada.

Em relação à borda e ao interior da floresta, as clareiras naturais apresentaram maior sucesso reprodutivo, sugerindo que dentre os três habitats estudados, é onde *P. nuda* obtém o melhor desempenho reprodutivo, evidenciando a importância das clareiras em etapas importantes do ciclo de vida da referida espécie (Levey 1988).

A luz incidente e temperatura, o número de beija-flores e demais visitantes florais foram significativamente maiores na borda do que no interior da floresta. No entanto, o sucesso reprodutivo, o tamanho médio de frutos, o número de sementes, o tamanho e peso médio de sementes não diferiram entre borda e interior da floresta, o novamente sugerindo desperdício de recursos abióticos e bióticos na borda.

A proporção de frutos danificados na copa e no chão foram, respectivamente, significativamente maiores na borda e a 10 m da mesma em relação às parcelas mais adentro na floresta, o que pode ter contribuído para o menor sucesso reprodutivo bem como para a concentração significativamente menor de indivíduos jovens e adultos de *P. nuda* na borda.

Conclusões baseadas em alguns padrões de resultados entre os capítulos

Observei diferença significativa entre borda e interior da floresta quanto à luz incidente, produção de flores e frutos, mas a ausência de diferença significativa entre borda e interior da floresta quanto ao sucesso reprodutivo, tamanho de frutos e número de sementes por fruto observada no capítulo 2, com *Myrocarpus frondosus* em floresta semidecídua se repetiu no capítulo 6, com *Psychotria nuda*. Observei número de frutos significativamente maior em indivíduos na borda em relação ao interior da floresta (capítulo 2, *M. frondosus*) e na borda do fragmento grande vs interior do fragmento pequeno (capítulo 3, *Nectandra megapotamica*), mas borda e interior da floresta não diferiram significativamente quanto ao tamanho dos frutos. Ainda, no capítulo 4, a trilha clara recebeu significativamente mais luz incidente do que a trilha escura, mas as trilhas clara e escura não diferiram significativamente quanto ao tamanho de frutos de *Gymnanthes concolor*.

Tal padrão de resultados, além de indicar um desperdício de recursos da borda sugerem que o sucesso reprodutivo e o tamanho dos frutos poderiam variar somente sob excesso de recursos abióticos (Dick 2001, Fuchs *et al.* 2001) bem como estar relacionados à baixa plasticidade natural destas variáveis (Piñero *et al.* 1982, Niesenbaum 1993) ou ainda, no caso do tamanho dos frutos, estes estariam restringidos pela seleção natural estabilizadora de frutos compatíveis com o tamanho do bico do dispersor (Darwin 1859). A produção significativamente maior de frutos com baixa variação no seu tamanho observada nos indivíduos de *M. frondosus* na borda poderia favorecer a sua dispersão de sementes pelo vento e no caso de *N. megapotamica* e *Psychotria nuda* seu consumo pelas aves, uma vez que o número de visitas de aves frugívoras geralmente é maior onde há maior concentração de frutos (Levey 1988). Caso os frutos de *P. nuda* sejam danificados por aves, a maior quantidade de frutos produzidos na borda poderia causar uma maior taxa de danos aos frutos.

A maior produção de flores e frutos, mas o não favorecimento do sucesso reprodutivo e do tamanho dos frutos na borda corroborou a tendência de resultados da literatura atual que aponta a ineficiência reprodutiva de espécies vegetais localizadas na

borda (Burgess *et al.* 2006 e referências neste). Porém, até que ponto tal padrão de resultados seria positivo ou negativo para as espécies animais e vegetais que habitam a borda e o interior da floresta semidecídua estudada em Santa Maria? Segundo Burgess *et al.* (2006) o aumento na produção de flores e frutos em indivíduos na borda seria um resultado positivo. No entanto, uma vez que os recursos são limitados na floresta, o aumento na atividade reprodutiva de uma espécie pode significar desvantagem para as outras espécies. Talvez o aumento significativo no número de flores poderia ser considerado positivo no caso de populações isoladas ou em perigo de extinção (Donaldson *et al.* 2002).

A baixa frequência de relações significativas entre variáveis abióticas, individuais e populacionais *versus* variáveis fenológicas, tanto no capítulo 2 como nos capítulos 4 e 6, principalmente no interior da floresta, sugere que talvez seja necessária uma coleta de dados mais detalhada no nível de micro-habitat, para que conclusões mais precisas sejam obtidas.

As relações positivas e significativas entre altura e número de inflorescências alertam para a necessidade de comparar borda e interior da floresta dentro de classes de altura ou circunferência à altura do peito (CAP) dos indivíduos sempre que houver relação linear significativa entre os mesmos, para evitar que características populacionais que não tem relação com a borda interfiram nos resultados da comparação borda *vs* interior da floresta. Tal procedimento pode ser estendido às comparações entre fragmentos.

A ausência de influência significativa da abertura clareiras na fenologia dos indivíduos vizinhos em relação aos não vizinhos às clareiras abertas pelo temporal de 11 de setembro de 2002 observada nos capítulos 4 e 5 se deveu principalmente a grande frequência de clareiras menores que 100 m² e indica que as clareiras não proporcionaram maior disponibilidade de recursos para polinizadores ou dispersores de sementes, ou seja, pelo menos neste caso não podem ser consideradas fundamentais

para a distribuição de recursos na floresta como havia sido sugerido por Levey (1988) e Malizia (2001).

No entanto, no capítulo 6, os indivíduos de *P. nuda* vizinhos às clareiras apresentaram número de flores e frutos significativamente maiores do que no interior da floresta da Ilha do Cardoso, o que sugere que o *status* de habitat fundamental designado às clareiras naturais irá depender de sua forma de abertura, área influenciando de forma diferenciada as espécies vizinhas às mesmas.

As diferentes tendências de resultados entre borda e interior da floresta à medida que se passa da floração para a frutificação e ainda em etapas seguintes, como danos aos frutos maduros e número de plântulas observadas tanto no capítulo 2 como no capítulo 6 sugerem que é preciso acompanhar todo o ciclo de vida da planta para entender qual etapa é mais alterada pela presença da borda.

6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguilar, R.; Ashworth, L.; Galetto, L. & Aizen, M.A., 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. **Ecology Letters** **9**, 968-980.

Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. **Ecological Applications** **4**, 378-392.

Burgess, V.J.; Kelly, D.; Robertson, A.W. & Ladley, J.J. 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). **New Zeland Journal of Ecology** **30**, 179-190.

Barton, A.M.; Fetcher, N. & Redhead, S., 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a neotropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology** **5**, 437-439.

- Blake, J.G.H. & Hoppes, W.G. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. **The Auk** **103**, 328-340.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. **Journal of Ecology** **72**, 553-564.
- Cunningham, S. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. **Conservation Biology** **14**, 758-768.
- Darwin, C.R., 1859. *Origem das espécies*. São Paulo, Itatiaia.
- Donaldson, J.; Nanni, I.; Zachariades, C. & Kemper, J. 2002. Effects of forest fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. **Conservation Biology** **16**, 1267-1276.
- Fuchs, E.J.; Lobo, J.A. & Quesada, M. 2001. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. **Conservation Biology** **17**, 1523-1539.
- Lamont, B.B.; Klinkhamer, P.G.L. & Witkowski, E.T.F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. **Oecologia** **94**, 446-450.
- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs** **58**, 251-269.
- Malizia, L.R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. **The Condor** **103**, 45-61.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. pp. 19-36. *In: Forest patches in tropical landscapes*. J. Schelhas & R. Greenberg (eds). Island Press, Washington.
- Niesenbaum, R.A. 1993. Light or pollen – seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera bensoin*. **Journal of Ecology** **81**, 315-323.
- Pinero, D.; Sarukhan, J. & Alberdi, P. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. **Journal of Ecology** **70**, 473-481.

- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Lobo, J.A.; Herrerías-Diego, Y.; Palacios-Guevara, C.; Munguía-Rosas, M.A.; O-Salazar, K.A. & Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees. **Biotropica** **36**, 131-138.
- Pizo, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **13**, 559-577.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? **Evolution** **40**, 117-128.