



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO**



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

Estrutura e composição de espécies arbóreas em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica no litoral norte do Estado de São Paulo e padrões de similaridade florística em escala regional

EDUARDO MAGALHÃES BORGES PRATA

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

Abril - 2009

Estrutura e composição de espécies arbóreas em um trecho de Floresta
Ombrófila Densa Atlântica no litoral norte do Estado de São Paulo e
padrões de similaridade florística em escala regional

EDUARDO MAGALHÃES BORGES PRATA

Orientador: Prof. Dr. Marco Antonio de Assis

Banca Examinadora: 1º Membro – Prof. Dr. Marco Antonio de Assis
2º Membro – Prof^a. Dr^a. Natália Macedo Ivanauskas
3º Membro – Prof. Dr. Sergius Gandolfi

Abril – 2009

Agradecimentos

Agradeço a todos aqueles que de alguma maneira fizeram parte deste trabalho:

Ao professor Marco Antonio de Assis, pela oportunidade que me ofereceu para a realização deste projeto e, principalmente, pela amizade e orientação.

A todos os amigos que ajudaram nas coletas de dados e, portanto, participaram diretamente do desenvolvimento do trabalho: Carol, minha namorada, sem dúvida a melhor companhia que tive no campo; Fábio (Preps) e Daniel Angi, pelas ajudas nas coletas e andanças pelo mato; Fabião, pelas idéias e risadas trocadas no campo; Jefferson Lourenço, pela fundamental ajuda e aulas práticas de escalada em árvores para coletas florísticas; Tabu, Lilo, Wagnão e Pira, pela ajuda nas coletas finais.

A toda a equipe do Projeto Temático Biota Gradiente-Funcional e seu coordenador, professor Carlos A. Joly, por todo o suporte logístico que me foi oferecido, fundamental para o desenvolvimento desta pesquisa, e pelos conhecimentos que pude adquirir junto ao Projeto.

Aos taxonomistas Marcos Sobral, Jorge Tamashiro, Luis Bernacci, Roseli Torres, Julio Lombardi e Marco Assis, pela ajuda nas identificações das espécies.

Ao Departamento de Botânica, pela estrutura oferecida e em especial aos funcionários Célia Hebling e Valnice Rampin, pela disposição que tiveram em colaborar em todos os momentos necessários; Aos professores, Marco Assis, Reinaldo Monteiro e Júlio Lombardi, pela amizade, profissionalismo e ajudas prestadas em diferentes situações.

Ao CNPq, pela bolsa de mestrado concedida durante todo o tempo de realização da pesquisa.

Aos amigos Michel (Sardinha), André (Ganso) e Aloysio (Bebê), pelas ajudas em algumas análises deste trabalho e pela amizade.

À República Chacrinha e seus moradores: Preps, Xixi, Preta, Marcão e Marieta. Valeu pelo convívio, amizade e todas as experiências trocadas em todo este tempo.

A toda a turma de amigos de Ribeirão e Rio Claro, que fizeram e fazem parte da minha vida.....sem citar nomes, deixo para vocês a sensação de, se um dia lerem este trabalho, descobrirem-se como parte dele.

À Carol, minha querida namorada, que certamente foi a pessoa mais presente neste momento da minha vida. Valeu por ter agüentado comigo o fim de todo este difícil processo. Amo você minha linda!

À minha família, em especial a minha mãe, meus irmãos e meu saudoso pai, que em vida não teve a possibilidade de ver este trabalho concluído.

A todos os moradores da comunidade quilombola/caiçara do sertão da Fazenda, em especial ao seu Zé Pedro e Roberto Braga, pelas deliciosas histórias e pelos ensinamentos que levarei comigo para o resto da vida; à Lucia, Márcia, Lucas, Amanda e turma, que apesar do curto convívio que tivemos, nos banhamos de alegria e boas vibrações; ao Joselino e Manoel (Fú), que tornaram-se grandes amigos desde a primeira vez em que se dispuseram a me ajudar em campo. Foi um prazer poder ter convivido com vocês.

Por fim, sou muito grato pela possibilidade que tive de trabalhar no sertão de Picinguaba. Espero um dia poder retribuir toda a receptividade que me foi oferecida pelas pessoas daquela comunidade e pelos espíritos da floresta.

RESUMO

Este trabalho foi desenvolvido em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, litoral norte do Estado de São Paulo, município de Ubatuba-SP. A área de estudo corresponde a uma das parcelas amostrais (Parcela D) do Projeto Temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” do Programa BIOTA-FAPESP. Nosso estudo foi estruturado em três capítulos. No Capítulo 1, objetivamos descrever a composição florística e a estrutura da comunidade arbórea em uma parcela de 1 ha; avaliar o padrão de distribuição espacial das espécies e; investigar a ocorrência de correlações entre a distribuição das espécies e as variáveis ‘altitude média’, ‘desnível topográfico’, ‘cobertura rochosa’, ‘presença de água na superfície do solo’, ‘distância do rio’ e ‘luz no interior da parcela’, através de uma CCA. No Capítulo 2, investigamos a distribuição da riqueza e da diversidade de espécies ao longo do perfil vertical, considerando os estratos adultos e regenerantes da comunidade, buscando responder em quais níveis de altura está presente o maior número de espécies arbóreas. No Capítulo 3, avaliamos a distribuição das espécies e os padrões de similaridade florística entre áreas de Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas e Submontana situadas ao longo de um gradiente latitudinal entre os Estados do Rio de Janeiro e Santa Catarina. Nossos resultados revelaram valores elevados de riqueza (161 spp) e diversidade ($H' = 4,0$) no hectare analisado. Observamos padrões de distribuição espacial aleatórios para a maioria das espécies na comunidade, onde apenas *Euterpe edulis*, *Alsophila sternbergii* e *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* apresentaram padrão agregado. Foram detectadas correlações significativas entre a matriz de espécies e a de variáveis ambientais para o eixo 1 da CCA ($p = 0,001$). O estrato regenerante apresentou maior riqueza florística em relação ao arbóreo adulto e maiores valores de diversidade foram calculados para as classes de alturas mais baixas, com tendência linear à diminuição em direção às classes superiores de altura ($r^2 = 0,98$ and $r^2 = 0,91$, para os valores de Shannon e Simpson, respectivamente). Em relação à distribuição da flora arbórea em escala regional na costa Sudeste do Brasil, registramos um total de 836 táxons identificados em nível de espécie, dentre um total de 31.240 árvores. Apenas quatro espécies (0,5%) ocorreram com elevada frequência, enquanto a maioria (83,4%) ocorreu com baixa frequência (menos de 20% das áreas). Poucas espécies (onze ou 1,3%) atingiram amplitude latitudinal máxima de 6°. As análises multivariadas detectaram um gradiente latitudinal de dissimilaridade florística, com maiores discrepâncias observadas entre as florestas do Rio de Janeiro e de Santa Catarina, enquanto as florestas do estado de São Paulo situaram-se no meio do gradiente. Nossos resultados mostraram que as Florestas Atlânticas de Terras Baixas e Submontana de trechos das regiões Sudeste e Sul do Brasil apresentam elevada diversidade local (alfa) e regional (beta) de espécies e que as dissimilaridades tendem a seguir o gradiente latitudinal.

Palavras chave: diversidade, análise multivariada, perfil vertical, gradiente latitudinal

ABSTRACT

This study was conducted in a stretch of Atlantic Rain Forest at Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, northern coast of São Paulo State, municipality of Ubatuba-SP. The study area represents one of the sample plots (Plot D) of the Project "Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virginia do Parque Estadual da Serra do Mar" Programa BIOTA-FAPESP. Our study was structured in three chapters. In Chapter 1, we aimed to describe the floristic composition and tree structure in a plot of 1 ha; assess the pattern of spatial distribution of species and, to investigate the occurrence of correlations between species distribution and the variables 'average height', 'topographic gap', 'cover rock', 'presence of water on soil surface', 'distance from the river' and 'light in the interior of the plot', through a CCA. In Chapter 2, we investigated species richness and diversity distribution along the vertical profile, involving both regenerating and adult strata, in order to answer which height levels show the greatest number of tree species. In Chapter 3, we assessed species distribution and the occurrence of patterns on floristic similarities between areas of Lowlands and Submontanes Atlantic Rain Forests areas along a latitudinal gradient between Rio de Janeiro and Santa Catarina states. Our results revealed high richness (161 spp) and diversity ($H' = 4.0$) values in the area examined. We observed random patterns on spatial distribution for most species in the community, where only *Euterpe edulis*, *Alsophila sternbergii* and *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* showed clumped patterns. Significant correlations between species and environmental variables matrices were detected for axis 1 of CCA ($p = 0.001$). The regenerating stratum showed greater floristic richness than adult stratum and higher values of diversity were calculated for lower height classes, with linear trend to decrease toward the upper height classes ($r^2 = 0.98$ and $r^2 = 0.91$, for values of Shannon and Simpson, respectively). Regarding the distribution of the tree flora in a regional scale in Southeast coast of Brazil, a total of 836 taxa identified at species level were recorded, among a total of 31,240 trees. Only four species (0.5%) occurred with high frequency, while the majority (83.4%) occurred with low frequency (less than 20% of areas). Few species (eleven or 1.3%) reached maximum latitudinal extent of 6°. The multivariate analysis revealed a latitudinal gradient of floristic dissimilarity, with greater differences observed between the flora of Rio de Janeiro and Santa Catarina, while the forests of São Paulo state were located in the middle of the gradient. Our results showed that the Atlantic Lowland and Submontane Rain Forests stretches of South and Southeast regions of Brazil have high species regional diversity (beta) and that the dissimilarities tend to follow the latitudinal gradient.

Keywords: diversity, multivariate analysis, vertical profile, latitudinal gradient

CAPÍTULO 1

Índice de Figuras

Figura 1. Localização da área de estudo (Parcela D) na região de Picinguaba, município de Ubatuba, litoral norte de São Paulo, Brasil.....	18
Figura 2. Registros fotográficos da área de estudo realizados a cerca de 20 metros de altura: a) com vista para o dossel; b) com vista para o interior da mata; c) com detalhe para a alta densidade de epífitos na copa de um indivíduo de <i>Ficus gomelleira</i> , e d) com vista do Rio da Fazenda, à margem do qual está instalada a parcela de estudo, no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba-SP.....	20
Figura 3. Mapa de distribuição dos indivíduos arbóreos amostrados na Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, Ubatuba, SP. As coordenadas x,y foram obtidas em campo (em metros) e a circunferência dos pontos corresponde ao perímetro (PAP) das árvores em escala proporcional, gerada no programa ArcGIS 9.2.....	24
Figura 4. Valores crescentes de altura de todos os indivíduos arbóreos amostrados nas 100 sub-parcelas de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	30
Figura 5. Número de indivíduos amostrados por classe de altura nas 100 sub-parcelas de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	30
Figura 6. Resultados gráficos gerados pelo cálculo da função K de Ripley (linha contínua) e do intervalo de confiança (linha tracejada) para as espécies de maior densidade (mais de 20 indivíduos) em uma área amostral de 1 ha (Parcela D) na Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba.....	32
Figura 7. Mapas de distribuição espacial das espécies mais abundantes (mais de 20 indivíduos) em uma área amostral de 1 ha (Parcela D) na Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.	33
Figura 8. Diagrama de ordenação gerado pela Análise de Correlação Canônica (CCA), representando a distribuição das 35 espécies (com mais de cinco indivíduos) e suas correlações com as cinco variáveis ambientais amostradas em 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	34
Figura 9. Correlação de Pearson ($r = 0,84$) entre riqueza de espécie e densidade de plantas para as 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	35
Figura 10. Correlação ($r = -0,89$) entre densidade de espécie e classe de cobertura rochosa para as 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	35
Figura 11. Correlação ($r = -0,91$) entre riqueza de espécie e classe de cobertura rochosa para as 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	36
Figura 12. Foto de um indivíduo de palmito (<i>Euterpe edulis</i>) crescendo sobre um matacão na Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, Ubatuba-SP.....	36

Índice de Tabelas

Tabela 1. Listagem florística das famílias e espécies de plantas arbóreas amostradas a partir do critério de inclusão $PAP \geq 15\text{cm}$, em 1 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.....	25
Tabela 2. Resultados da Análise de Correspondência Canônica (CCA) e do teste de permutação de Monte Carlo entre as matrizes de espécies e de variáveis ambientais amostradas em 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo	

Picinguaba, Ubatuba-SP.	33
------------------------------	----

CAPÍTULO 2

Índice de Figuras

Figura 1. Registros fotográficos da área de estudo: a) foto tirada acima do dossel, a cerca de 20 m de altura, com vista para os estratos superiores da floresta; b) estratos verticais da floresta, com detalhe para a técnica de coleta com equipamentos de ascensão vertical; c) e d) fotos do interior da floresta, mostrando os estratos inferiores composto por espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas regenerantes.....	55
Figura 2. Correlação ($r = 0,78$) entre a o número de indivíduos nos estratos arbóreo e regenerante, para 70 espécies que ocorreram em ambos os estratos na Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.	59
Figura 3. Alturas em ordem crescente de todos os indivíduos com $PAP \geq 15$ cm em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.	66
Figura 4. Alturas em ordem crescente de todos os indivíduos com $PAP < 15$ cm e altura maior que 1,5 m em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.....	67
Figura 5. Altura em ordem crescente de todos os indivíduos com altura maior que 1,5 m em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.....	67
Figura 6. Distribuição da riqueza de espécies arbóreas por classe de altura (a partir de 1,5 m) em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.....	69
Figura 7. Relação entre valores de riqueza (número de espécies) e densidade de plantas por classes de altura ($r^2 = 0,98$), representada pela função potência $y = 2,7083x^{0,579}$	70
Figura 8. Relação entre os valores de riqueza (número de espécies) e densidade de plantas por classes de altura, transformados pelo logaritmo neperiano ($r^2 = 0,98$), representada pela função linear $y = 20,579x + 0,9963$	70
Figura 9. Relação linear crescente ($r^2 = 0,903$) entre os valores de equitabilidade de Simpson ($E1/D$) e o aumento das classes de altura.....	71
Figura 10. Relação ($r^2 = 0,97$) entre os valores de equitabilidade de Simpson ($E1/D$) e densidade de plantas por classes de altura, representada pela função potência $y = 1,9065x^{0,2929}$	71
Figura 11. Relação linear decrescente ($r^2 = 0,91$) entre os valores de diversidade de Simpson ($1-D$) e o aumento das classes de altura.....	72
Figura 12. Relação linear decrescente ($r^2 = 0,98$) entre os valores de diversidade de Shannon (H') e o aumento das classes de altura.....	72

Índice de Tabelas

Tabela 1. Listagem quantitativa (número de indivíduos) das espécies e famílias amostradas nos estratos arbóreo e regenerante na Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, Ubatuba-SP.	61
Tabela 2. Classes de tamanho definidas na estratificação vertical da Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, onde N_{sp} = número de espécies, N_{ind} = número de indivíduos, H' = diversidade de Shannon, D = diversidade de Simpson e $E 1/D$ = Equitabilidade de Simpson.....	69

CAPÍTULO 3

Índice de Figuras

Figura 1. Localização das áreas amostrais no trecho analisado de Floresta Atlântica Ombrófila Densa ao longo da costa Sul e Sudeste do Brasil.....	86
Figura 2. Dendrograma resultante da análise de Cluster aplicada a partir de uma matriz de 836 espécies ocorrentes em 28 áreas de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.	94
Figura 3. Dendrograma resultante da análise de Cluster aplicada a partir de uma matriz de 491 espécies ocorrentes em 28 áreas de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.	94
Figura 4. Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) aplicada para uma matriz (binária) de 836 espécies ocorrentes em 28 locais de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.	95
Figura 5. Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) aplicada para uma matriz (binária) de 491 espécies ocorrentes em mais de uma área dentre os 28 locais de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.....	95
Figura 6. Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) aplicada para uma matriz de densidade (relativa) de 738 espécies ocorrentes em 26 áreas de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.	96
Figura 7. Cladograma representativo dos resultados gerados no TWINSpan para 28 áreas amostrais da Floresta Atlântica Ombrófila Densa.....	96
Figura 8. Diagramas gerados pela DCA aplicada para a matriz de densidade (relativa) de 738 espécies e 26 áreas. As 8 espécies indicadas pelo TWINSpan são apresentadas nos diagramas da DCA, onde os símbolos (círculos) representam a densidade relativa destas em cada área.	98

Índice de Tabelas

Tabela 1. Listagem dos 28 levantamentos realizados em Floresta Atlântica Ombrófila Densa em regiões serranas e de planície dos estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio de Janeiro, utilizados neste trabalho. São apresentadas as Coordenadas Geográficas em latitude Sul (S) e longitude Oeste (W), a Altitude em metros (m), o Método utilizado no levantamento (P – parcelas; Q – ponto quadrante) e tamanho da área amostral, o Critério de inclusão (DAP - diâmetro a altura do peito), o Total de espécies incluindo morfoespécies (Tsp) e os respectivos autores de cada trabalho.....	89
Tabela 2. Lista das famílias e espécies da Floresta Ombrófila Densa que alcançaram amplitude de distribuição de 5° de amplitude ao longo do gradiente latitudinal (excluindo-se da análise a área de mata secundária amostrada em São Pedro de Alcântara, SC). As espécies marcadas com * são as que ocorreram por todo o gradiente (6° de amplitude), considerando todas as áreas amostrais.....	91

SUMÁRIO

Capítulo 1: Composição florística, fitossociologia e distribuição de espécies arbóreas numa área de Floresta Ombrófila Densa Atlântica em Picinguaba, Ubatuba-SP.....	12
Resumo.....	12
Abstract.....	13
Introdução.....	14
Material e métodos.....	17
Área de estudo.....	17
Levantamento florístico e fitossociológico.....	20
Variáveis ambientais.....	21
Análise de dados.....	22
Resultados.....	24
Florística e fitossociologia.....	24
Distribuição espacial das espécies	30
Análise multivariada.....	33
Relação entre riqueza e densidade de espécies.....	34
Discussão.....	37
Referências bibliográficas.....	43
Capítulo 2: Composição florística, estrutura e diversidade de espécies arbóreas no perfil vertical de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica, Ubatuba-SP.....	48
Resumo.....	48
Abstract.....	49
Introdução.....	50
Material e métodos.....	53
Área de estudo.....	53
Levantamento florístico e fitossociológico.....	55
Análise de dados.....	56
Resultados.....	58
Composição de espécies e estrutura da comunidade.....	58
Estrutura do estrato arbóreo.....	59

Estrutura do estrato regenerante.....	60
Estrutura vertical.....	66
Distribuição vertical da riqueza e diversidade.....	67
Discussão.....	72
Referências bibliográficas.....	77
Capítulo 3: Análise das variações florísticas ao longo de um gradiente latitudinal da Floresta Ombrófila Densa Atlântica em regiões costeiras do Sudeste e Sul do Brasil.....	82
Resumo.....	82
Abstract.....	83
Introdução.....	84
Material e métodos.....	86
Levantamento e seleção de estudos.....	86
Análise de dados.....	87
Resultados.....	90
Frequência e distribuição latitudinal das espécies.....	90
Análises multivariadas.....	92
Discussão.....	98
Referências bibliográficas.....	103

Capítulo 1

Composição florística, fitossociologia e distribuição de espécies arbóreas numa área de Floresta Ombrófila Densa Atlântica em Picinguaba, Ubatuba-SP

Resumo - Realizamos o levantamento florístico, fitossociológico e das variáveis ambientais (altitude média, desnível topográfico, área de superfície rochosa, presença de água no solo, proximidade do rio e luz no interior da parcela) em 1 ha de Floresta Ombrófila Densa Atlântica em Picinguaba, Ubatuba-SP. Amostramos todas as árvores com DAP $\geq 4,8$ cm em cem sub-parcelas de 10 x 10 m. Analisamos o padrão de distribuição espacial das espécies através da função K de Ripley. Utilizamos uma análise de correlação canônica (CCA) para verificar a ocorrência de correlações entre a distribuição das espécies mais abundantes e as variáveis ambientais amostradas. Encontramos 161 espécies e 42 famílias dentre um total de 1.286 indivíduos vivos. Os índices de diversidade de Shanon (H') e Simpson (1-D) foram iguais a 4,02 e 0,96. As oito espécies mais abundantes, *Euterpe edulis*, *Mollinedia schottiana*, *Rustia formosa*, *Chrysophyllum flexuosum*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla*, *C. accedens*, *Guapira opposita* e *Bathysa mendoncaei*, concentraram 45% dos indivíduos. Padrões de distribuição espacial aleatório foram detectados para todas as espécies, com exceção de *E. edulis*, *A. sternbergii* e *C. meridionalis* var. *porophylla*, que ocorreram de modo agregado. Foram detectadas correlações significativas entre a matriz de espécies e a de variáveis ambientais para o eixo 1 da CCA ($p = 0,001$). O trecho amostrado apresentou elevada heterogeneidade de *habitat* associada às diferentes condições microambientais locais, o que ajuda a explicar a alta diversidade local de espécies.

Palavras-chave: Florística, fitossociologia, distribuição espacial, variáveis ambientais, análise multivariada, diversidade.

Floristic composition, phytosociology and tree species distribution in an area of Atlantic Ombrophilous Dense Forest, Ubatuba-SP

Abstract - We survey the floristic composition, community structure and environmental variables (average altitude, sloping topography, soil cover by rocks, presence of water in the soil, distance of the river and light availability) in 1 ha of Atlantic Rain Forest in Picinguaba, Ubatuba-SP. We sampled all trees with $DBH \geq 4.8$ cm in a total of one hundred sub-plots 10 x 10 m. We analyzed the spatial distribution pattern of the species through K Ripley function. A canonical correlation analysis (CCA) was applied to verify the occurrence of correlations between the distribution of most abundant species and environmental variables. We found 161 species and 42 families from a total of 1,286 individuals live. The indices of diversity H' and $1-D$ were equal to 4.02 and 0.96. The eight most abundant species *Euterpe edulis*, *Mollinedia schottiana*, *Rustia formosa*, *Chrysophyllum flexuosum*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla*, *C. accedens*, *Guapira opposita* e *Bathysa mendoncae*i concentrate 45% of the individuals. Random spatial patterns were detected for all species, except for *E. edulis*, *A. sternbergii* and *C. meridionalis* var. *porophylla*, which showed clumped patterns. We found significant correlations between the matrix of species and the environmental variables for axis 1 of CCA ($p = 0,001$). The sample area showed high heterogeneity of habitat conditions associated to different micro sites which helps explain the high local diversity.

Keywords: Floristic, spatial distribution, environmental variables, multivariate analysis, diversity.

Introdução

A Floresta Atlântica originalmente recobria uma extensa área do litoral brasileiro, distribuindo-se de forma praticamente contínua pela faixa costeira tropical e sub-tropical situada entre os estados do Rio Grande do Sul e Rio Grande do Norte (Andrade-Lima 1966; Rizzini 1979). As paisagens naturais atlânticas, que até então conviviam com a presença de sociedades indígenas pré-coloniais, passaram a sofrer profundas transformações a partir do início do século dezesseis, com a chegada dos europeus (Dean 1996). O caráter destrutivo que os colonizadores impuseram a estas florestas desde a sua chegada, além da cultura de exploração da terra (principalmente na forma de extensos latifúndios) difundida ao longo de séculos de colonização foram, em grande parte, responsáveis pela redução drástica das áreas florestais atlânticas, restando atualmente apenas cerca de 5% da área original total (SOS Mata Atlântica 1998).

Atualmente sabemos que, apesar do elevado nível de fragmentação e diferentes intensidades de perturbação que estas florestas estão sujeitas, a riqueza e a diversidade de espécies são, via de regra, muito altas, como apontado nos levantamentos realizados por Mantovani (1993), Gandolfi (1995), Ivanauskas et al. (2000) e Campos (2008), dentre outros. O interesse por um conhecimento mais detalhado da Floresta Atlântica, considerada um 'hot spot' (Myers et al. 2000), vem crescendo por parte da comunidade científica, inclusive no que diz respeito ao comportamento destes ecossistemas frente às alterações climáticas ocorrentes em escala global. Este é, por sinal, um dos temas de investigação do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional (Joly & Martinelli 2008). Este projeto atualmente constitui uma das maiores fontes de levantamento de dados sobre a vegetação florestal ombrófila densa atlântica, sobretudo no que diz respeito à composição florística, à estrutura e ao funcionamento destes ecossistemas em diferentes níveis altitudinais, que envolvem trechos de Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (5 a 50 m acima do nível do mar), Floresta

Ombrófila Densa Submontana (acima de 50 a 500 m) e Floresta Ombrófila Densa Montana (acima de 500 a 1200 m), assim definidas de acordo com as propostas do IBGE (*sensu* Veloso et al. 1991).

Levantamentos florísticos e fitossociológicos fornecem bases fundamentais para a caracterização descritiva de uma determinada comunidade vegetal. Além disso, oferecem subsídio para uma série de outros estudos direcionados a biologia e ecologia destas espécies. Os trabalhos apenas descritivos da composição e estrutura da vegetação, no entanto, não explicam por si só os processos envolvidos na distribuição das espécies (Crawley 1989), informações necessárias para melhor esclarecermos os fatores que determinam a diversidade de espécies na comunidade (Leigh 2004; Magurran 2008). Nesse sentido, a análise das variações ambientais em escala local associadas a fatores edáficos (disponibilidade de nutrientes, água), topográficos, micro-climáticos, disponibilidade de luz e outros, podem esclarecer aspectos importantes envolvidos na manutenção da diversidade local de espécies (Begon et al. 2007).

Em relação às Florestas Ombrófilas Densas Atlânticas do estado de São Paulo podemos citar, dentre os poucos trabalhos que investigaram as relações espécies-variáveis ambientais, o de Sanchez (2001), Guilherme (2003), Campos (2008) e Assis et al. (em preparação), e outros, enquanto a grande maioria dos trabalhos que tiveram essa abordagem foi realizada em áreas de Mata Atlântica *sensu lato* (Oliveira Filho & Fontes 2000) localizadas principalmente no interior da região Sudeste (*e.g.* Oliveira-Filho et al. 1994; van den Berg & Oliveira-Filho 1999; Teixeira et al. 2008, dentre outros).

A distribuição espacial de espécies arbóreas em florestas tropicais tem sido um assunto de grande interesse para uma série de questões relacionadas à dinâmica de comunidades e manutenção da diversidade. O modelo de distribuição da espécie geralmente está diretamente relacionado à história natural da comunidade, refletindo um conjunto de fatores bióticos e

abióticos, relacionados à produção, dispersão e germinação de sementes, à ação de patógenos e predadores sobre sementes e plântulas, à disponibilidade de nutrientes e à competição intra e interespecífica por recursos (Janzen 1970; Augspurger 1984; Louda & Collinge 1992; Clark et al. 2001; Montgomery & Chazdon 2001, 2002; Dupuy & Chazdon 2008). Destes processos resultam, para um determinado local, a composição de espécies e a densidade relativa de cada uma, parâmetros estes que definem a diversidade de espécies na comunidade (Krebs 1998; Magurran 2008).

Apesar das teorias que tentam propor explicações sobre a distribuição de espécies e manutenção da diversidade, não há consenso sobre quais processos são mais importantes (ver Leigh et al. 2004), nem tampouco sobre quais são os tipos de distribuição espacial mais comuns em florestas tropicais. Hubbell (1979), por exemplo, encontrou padrões de distribuição espacial agregados para a maioria das espécies estudadas numa floresta seca na Costa Rica, enquanto Lieberman & Lieberman (1994) detectaram padrões não agregados para a maior parte das espécies analisadas em uma floresta úmida, também na Costa Rica. Com relação ao padrão de distribuição espacial de espécies arbóreas na Floresta Atlântica Ombrófila Densa do Estado de São Paulo, os trabalhos de Oliveira et al. (2001), Guilherme (2003) e Capretz (2004) figuram entre os poucos que abordam esta questão.

Considerando a falta de estudos em Floresta Atlântica Ombrófila Densa no Estado de São Paulo, que congregue parâmetros da composição e distribuição espacial de espécies, da estrutura fitossociológica e de variáveis ambientais que possam explicar estes aspectos, o nosso trabalho teve por objetivos: (1) Descrever a composição florística e a estrutura da comunidade arbórea em um hectare de Floresta Ombrófila Densa; (2) Avaliar se as distribuições espaciais das espécies se dão de modo agregado, aleatório ou regular, através da função K de Ripley; (3) Investigar a ocorrência de correlações entre a distribuição das espécies e as variáveis ambientais (altitude média, desnível topográfico, cobertura do solo por

rochas, presença de água no solo, proximidade do rio e luz no interior da parcela) consideradas no levantamento, através de uma análise de correlação canônica (CCA).

Material e métodos

Área de estudo

O trecho amostrado localiza-se no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), região norte do município de Ubatuba-SP (23°20' - 23°22' S e 44°46' - 44°51' W) (Fig. 1). As altitudes no Núcleo Picinguaba variam do nível do mar a 1.340 metros. O clima regional é do tipo tropical úmido, sem estação seca, com precipitação média anual superior a 2.200 mm. A precipitação média mensal geralmente superior a 80 mm, inclusive nos meses mais secos, de junho a agosto (Joly & Martinelli 2008). O Núcleo Picinguaba possui uma área de aproximadamente 47.500 ha, constituindo-se em um mosaico de tipos de vegetação que inclui Formações Pioneiras com Influência Marinha (Dunas), Formações Pioneiras com Influência Fluvial (Caxetal), Formações Pioneiras com Influência Flúvio-Marinha (Mangue), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Mata de Restinga), Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Montana (Assis 1999).

Mapa de Localização da Parcela D

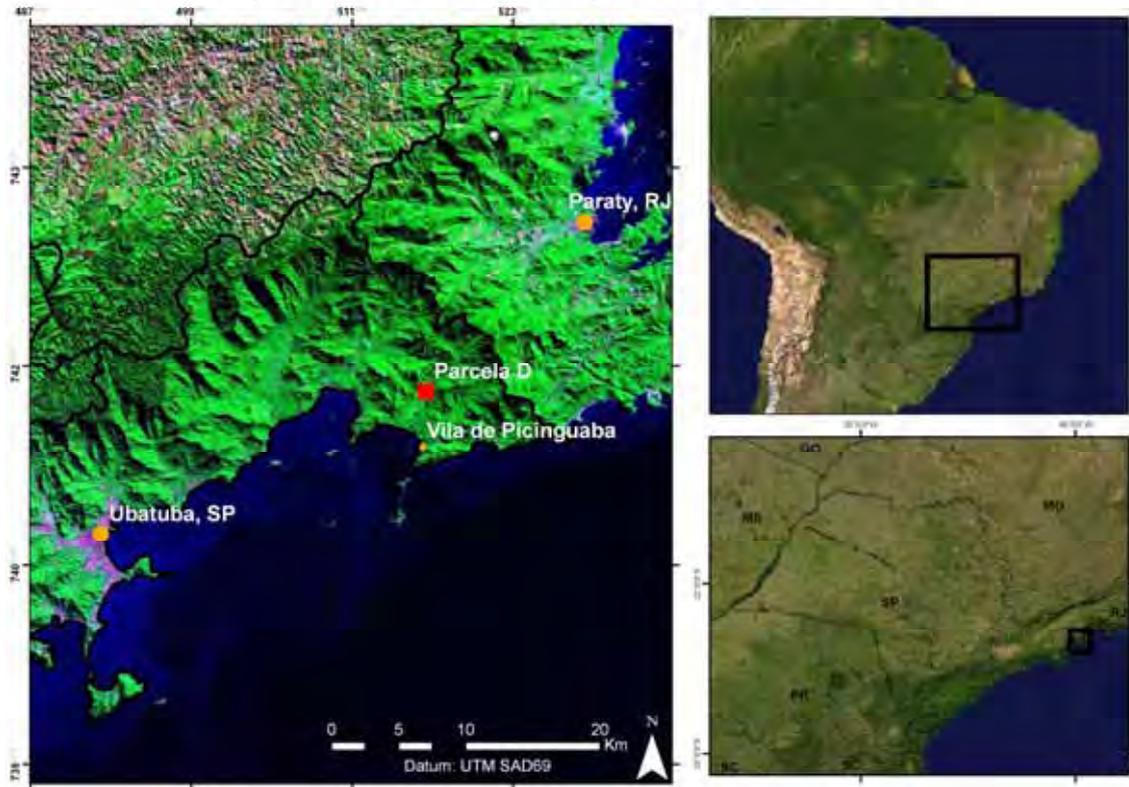


Figura 1. Localização da área de estudo (Parcela D) na região de Picinguaba, município de Ubatuba, litoral norte de São Paulo, Brasil.

A área amostral corresponde a uma parcela de 1 hectare (100 x 100 m) localizada em um trecho de Floresta Ombrófila Densa de transição Terras Baixas – Submontana (*sensu* Veloso et al. 1991), no sopé de uma vertente da Serra do Mar, entre 45 e 65 metros de altitude acima do nível do mar. Esta área atualmente pertence ao PESM, mas um processo de demarcação de terras está em andamento para fins de reconhecimento do título de concessão de terras para a comunidade do Sertão da Fazenda, recentemente reconhecida como comunidade quilombola pelo Instituto de Terras do Estado de São Paulo (ITESP). A parcela amostral, designada pela letra D, corresponde a uma das parcelas amostrais do Projeto Temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Joly & Martinelli

2008), composto ao todo por 14 parcelas de 1 ha distribuídas ao longo de um gradiente topográfico, abrangendo áreas de Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas, Submontana e Montana.

No contexto geológico e geomorfológico, a área está localizada sobre rochas cristalinas, onde predominam os Cambissolos Háplicos (IBGE 2009). Afloramentos rochosos e presença de rochas (matacões e seixos) originárias de rolamentos a partir da encosta são comuns. Conforme pudemos constatar em campo, os solos no local se caracterizam por serem rasos, pouco desenvolvidos, de teor argiloso-arenoso. O horizonte superficial, o único com teores visíveis de matéria orgânica, é geralmente pouco espesso (cerca de 5 cm em média) e de cor amarronzada (bruno), enquanto os demais horizontes são muito pobres em matéria orgânica, de constituição argiloso-arenoso (com aumento da porcentagem e tamanho dos cristais de areia em direção à rocha matriz - em alguns pontos a profundidade do solo é inferior a 1 metro) e de cor predominantemente amarelada. Não raro, nota-se uma transição bruno-amarelada (de 10 a 20 cm de profundidade) entre os horizontes.

A floresta encontra-se em bom estado de conservação, apresentando porte elevado e exuberante. Embora o perfil vertical da floresta aparente ser estruturalmente complexo, é possível definir a formação de um dossel bem estruturado a aproximadamente 15 metros de altura. As árvores emergentes chegam a atingir cerca de 35 metros de altura (Fig. 2a,b). O sub-bosque parece ser bastante rico em espécies, composto principalmente por elementos herbáceos, arbustivos e jovens regenerantes de espécies arbóreas (Fig. 2c). A presença de plantas epífitas, representadas principalmente por Araceae, Bromeliaceae e Orquidaceae também é marcante, dada a alta densidade e riqueza em espécies.

O trecho amostrado (1 ha) está localizado à margem direita do Rio da Fazenda, distando aproximadamente uns dez metros deste. Neste local, o Rio da Fazenda possui um leito estreito (ca. de 15 metros de largura), rochoso (formado por rochas de tamanhos variados, como

matações, seixos, cascalhos e areia) e com alta energia no fluxo hídrico em alguns pontos (Fig. 2d).



Figura 2. Registros fotográficos da área de estudo realizados a cerca de 20 metros de altura: a) com vista para o dossel; b) com vista para o interior da mata; c) com detalhe para a alta densidade de epífitos na copa de um indivíduo de *Ficus gomelleira*, e d) com vista do Rio da Fazenda, à margem do qual está instalada a parcela de estudo, no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba-SP.

Levantamento florístico e fitossociológico

Amostramos todos os indivíduos arbóreos, incluindo palmeiras e samambaias, com PAP (perímetro a altura do peito a 1,3m do solo) ≥ 15 cm em 100 sub-parcelas contíguas de 10 x 10 m, compondo a parcela de 1 ha (100 x 100 m). Cada indivíduo foi marcado com placa de

alumínio numerada e a coleta de material botânico (fértil se possível) foi realizada com auxílio de tesoura de poda alta. Para coletar espécimes das árvores mais altas, tivemos de recorrer a técnicas de ascensão vertical e rapel. Para cada planta registramos os dados de PAP, altura e sua posição geográfica (x, y, em metros) dentro da parcela de 1 hectare. O perímetro foi medido com fita métrica e a altura das plantas foi estimada com referência nos segmentos da tesoura de poda, de medidas determinadas. O material coletado será depositado nos Herbários da Unesp-Rio Claro (HRCB) e da Unicamp (UEC). Realizamos a identificação das espécies com a ajuda de especialistas, por comparação com exsiccatas em herbários ou por meio de chaves de identificação. A classificação taxonômica das espécies seguiu a proposta da *Angiosperm Phylogeny Group* (APG II 2003).

Variáveis ambientais

A altitude das sub-parcelas foi medida com teodolito geodésico, por um topógrafo. Para cada uma, calculamos a altitude média e o desnível topográfico, este último a partir da diferença entre as medidas de altura máxima e mínima dos vértices.

A cobertura de rocha na superfície do terreno foi visualmente estimada para cada sub-parcela, considerando-se cinco classes de área ocupada por rochas: 0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% e 76-100%. Avaliamos também, de forma binária, a presença ou não de água na superfície do solo, em uma mesma época do ano (novembro de 2009).

Para determinar a distância de cada sub-parcela em relação ao rio, adotamos uma distância padrão de dez metros entre o leito e o lado da parcela mais próximo deste, correspondente às sub-parcelas um a dez. A cada faixa paralela de sub-parcela considerada (11 a 20, 21 a 30...91-100), somamos dez metros, para obter as respectivas distâncias em relação ao rio.

Realizamos o registro fotográfico da cobertura de dossel utilizando uma câmera digital Nikon (modelo E5000) com lente olho-de-peixe de mesma marca (modelo FC-E8). As fotos foram tiradas entre junho/setembro de 2008, preferencialmente em dias claros, com a parte superior da câmera direcionada para norte e o topo da lente a uma altura de 1,3 m do solo.

Análise de dados

Os descritores fitossociológicos de espécies e famílias, como densidade, frequência, dominância e valor de importância (VI) (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), além dos índices de diversidade de Shannon (H') e Simpson (1-D) e de equabilidade de Pielou (J') e Simpson ($E_{1/D}$) (Krebs 1998), foram calculados nos programas FITOPAC (Shepherd 1994) e Ecological Methodology (Krebs 1998).

A distribuição espacial de todas as espécies com cinco ou mais indivíduos (48 spp ou 30% do total) foi analisada a partir da função K de Ripley, no *software* ArcGIS 9.2. Esta análise permite detectar, para uma determinada distância pré-definida (raio) em relação a um ponto (árvore), o padrão de distribuição espacial dos indivíduos incluídos (vizinhos) na área do raio (círculo), considerando as distâncias entre eles. Desta forma, é possível testar o padrão de distribuição em diferentes escalas (raios = s). Cabe lembrar que, nesta análise, as árvores localizadas próximas ao limite da área amostral (bordas) podem ter o número de vizinhos subestimados (já que os que estão fora da área amostral não são incluídos). Para diminuir o erro causado pelas bordas, uma função com correção de bordadura foi utilizada por Ripley (1977).

Neste estudo, utilizamos uma escala de distância que variou entre 1 e 50 m, uma vez que em unidades amostrais retangulares o estimador de Ripley é adequado (não viciado) para distâncias iguais ou inferiores à metade do menor lado (Diggle 1983). Para detectar padrões de distribuição espacial, o resultado gerado pela função foi comparado ao esperado pela

hipótese da completa aleatoriedade espacial (CAE), ou seja, a um envelope de confiança para a completa aleatoriedade dos dados construído a partir de 999 simulações Monte Carlo. Para melhor visualização gráfica, os dados foram transformados através da função $L(s) = (\sqrt{K(s)}/\pi) - s$. Esta transformação nada mais é do que o resultado do valor da função $K(s)$ observada menos o valor da função esperada. Desta maneira, de acordo com a equação acima, se o valor da função $K(s)$ encontrado for igual à área do círculo de raio (s), ou seja, o esperado, então $L(s)$ é igual a zero. Os resultados da função indicam padrões de distribuição: agregado (resultados positivos fora do envelope de confiança), aleatório (valores dentro do envelope de confiança) ou regular (valores negativos fora do envelope de confiança).

Calculamos a abertura do dossel por sub-parcela (como medida indireta da luz no interior da floresta) a partir das fotografias hemisféricas. Os valores de abertura do dossel foram estimados, em porcentagem, através do programa GLA (Gap Light Analyser) versão 2 (Frazer et al. 1999).

Calculamos as médias de densidade de plantas e número de espécies para cada classe de cobertura de rocha. Realizamos análises de correlação de Pearson para verificar possíveis associações entre as variáveis em questão com a cobertura por rochas.

Utilizamos uma análise de correlação canônica (CCA) para detectar a ocorrência ou não de associações entre a composição de espécies e as variáveis ambientais consideradas para cada sub-parcela. A matriz de espécies foi composta por valores de densidade de indivíduos por parcela, para um total de 35 espécies (21,7% do total), correspondentes àquelas que ocorreram com mais de cinco indivíduos. A matriz de variáveis ambientais foi composta pelos dados de desnível, altura média, cobertura de rochas, presença de água, distância do rio e abertura de dossel, para cada sub-parcela. A hipótese da independência entre as matrizes de densidade de espécies e de variáveis ambientais foi testada por meio de 999 permutações de

Monte Carlo (ter Braak 1987). Estas análises foram realizadas no programa PC-ORD versão 4.0 (McCune & Mefford 1999).

Resultados

Florística e fitossociologia

O trecho de floresta amostrado apresentou um total de 161 espécies e 41 famílias taxonômicas (Tabela 1). Dentre o total de 1.286 indivíduos vivos amostrados (Fig. 3), 191 (14,8%) foram de *Euterpe edulis*, o palmito jussara. As espécies *Mollinedia schottiana* (5,1%), *Rustia formosa* (4,8%), *Chrysophyllum flexuosum* (4,7%), *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* (4,7%), *Guapira opposita* (4,4%), *Coussarea accedens* (3,5%) e *Bathysa mendoncaei* (3,1%) seguem na ordem decrescente de abundância. Estas oito espécies (5% do total) concentraram 45% dos indivíduos, enquanto 49 espécies (30%) foram representadas por apenas uma árvore.

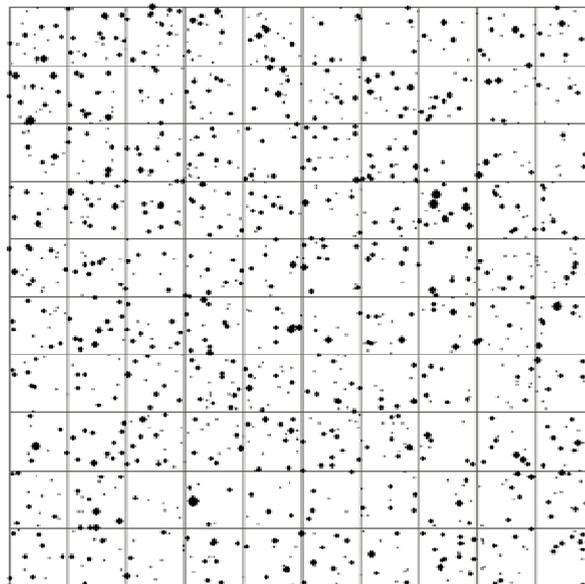


Figura 3. Mapa de distribuição dos indivíduos arbóreos amostrados na Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. As coordenadas x,y foram obtidas em campo (em metros) e a circunferência dos pontos corresponde ao perímetro (PAP) das árvores em escala proporcional, gerada no programa ArcGIS 9.2.

Em relação ao VI (valor de importância), os maiores valores encontrados foram para *Euterpe edulis* (26,13%), *Guapira opposita* (16%), *Rustia formosa* (13,25%), *Chrysophyllum flexuosum* (12,3%), *Mollinedia schottiana* (11,1%), *Hyeronima alchorneoides* (9,7%), *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* (9,5%) e *Virola bicuhyba* (9,4%). Devido à sua abundância e ampla distribuição pela área (frequência), além de um valor moderadamente alto de dominância, *Euterpe edulis* ocorreu com o maior valor de importância.

As famílias que ocorreram com os maiores valores de riqueza em espécies, dentre o seu total de indivíduos, foram Myrtaceae (36 espécies em 204 indivíduos), Rubiaceae (15 em 227), Fabaceae (15 em 45), Sapotaceae (10 em 93), Moraceae (8 em 20), Euphorbiaceae (7 em 35), Lauraceae (6 em 20) e Celastraceae (6 em 19). Os maiores valores de importância foram atribuídos a Myrtaceae (39,5%), Rubiaceae (36,7%), Arecaceae (35,1%), Sapotaceae (23%), Monimiaceae (17,9%) e Nyctaginaceae (17,8%).

Em termos de diversidade de espécies, os índices encontrados foram de $H' = 4,02$ nats/indivíduo e $1-D = 0,96$. A equitabilidade de Pielou foi de $J' = 0,79$, enquanto a de Simpson foi de $E_{1/D} = 0,155$.

Tabela 1. Listagem das famílias e espécies de plantas arbóreas amostradas a partir do critério de inclusão $PAP \geq 15\text{cm}$, em 1 ha de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Famílias	Espécies
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.
Annonaceae	<i>Guatteria gomeziana</i> Saint-Hilaire <i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.
Aquifoliaceae	<i>Ilex thaezans</i> Mart. ex Reissek
Araliaceae	<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planch. <i>Schefflera calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi <i>Schefflera angustissima</i> Marchal (Frodin)
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret <i>Euterpe edulis</i> Mart.

	<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman
Bignoniaceae	<i>Tabebuia obtusifolia</i> (Cham.) Bureau
Boraginaceae	<i>Cordia taguahyensis</i> Vell.
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard
Caricaceae	<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A. DC. <i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.
Celastraceae	<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C. Smith. <i>Maytenus ardisiaefolia</i> Reissek <i>Maytenus</i> sp. <i>Salacia grandifolia</i> (Mart.) G. Don
	Celastraceae 1
	Celastraceae 2
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i> Prance <i>Couepia</i> sp.1 <i>Hirtella hebeclada</i> Moric. Ex DC.
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi
Combretaceae	<i>Buckenavia kleinii</i> Exell <i>Terminalia januaerensis</i> DC. <i>Terminalia</i> sp.
Cyatheaceae	<i>Alsophila sternbergii</i> (Sternb.) D.S. Conant
Dichapetalaceae	<i>Stephanopodium estrellense</i> Baill.
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Mull. Arg. <i>Mabea piriri</i> Aubl. <i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk. <i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill. <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong <i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.
Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. <i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme <i>Hymenaea courbaril</i> L. <i>Inga cauliflora</i> Willd. <i>Inga nutans</i> Mart. <i>Inga</i> sp.1 <i>Inga</i> sp.2 <i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms. <i>Pseudopiptadenia warmingii</i> (Benth.) G.P. Lewis & M.P. Lima <i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl <i>Swartzia oblata</i> R.S. Cowan <i>Swartzia simplex</i> (Sw.) Spreng. <i>Tachigali denutata</i> (Vogel.) Oliveira-Filho <i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel
	Fabaceae 1
Lauraceae	<i>Cryptocaria mandiocana</i> Meisr.

- Cryptocaria saligna* Mez
Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F. Macbr.
Ocotea dispersa (Nees) Mez
Ocotea divaricata (Nees) Mez
 Lauraceae 1
 Lecythidaceae *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze
Cariniana estrelensis (Raddi) Kuntze
 Malvaceae *Eriotheca pentaphylla* (Vell.) A. Robyns
Quararibea turbinata (Sw.) Poir.
 Meliaceae *Guarea macrophylla* Vahl
Trichilia lepdota Mart.
Trichilia silvatica C. DC.
 Monnimiaceae *Mollinedia engleriana* Perkins
Mollinedia lamprophylla Perkins
Mollinedia schottiana (Spreng.) Perkins
Mollinedia uleana Perkins
Mollinedia sp.1
 Moraceae *Brosimum lactescens* (S. Moore) C.C. Berg
Brosimum sp.1
Ficus gomelleira Kunth & C.D. Bouché
Ficus insipida Willd.
Ficus sp.1
Sorocea bonplandii (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess.
Sorocea jureiana Romaniuc
 Moraceae 1
 Myristicaceae *Virola bicuhyba* (Schott ex Spreng.) Warb.
 Myrsinaceae *Ardisia martiniana* Miq.
 Myrtaceae *Calyptranthes* cf. *strigipes* O. Berg
Calyptranthes lucida Mart. Mart. ex DC.
Calyptranthes strigipes O. Berg
Campomanesia schlechtendaliana (Berg) Nied
Campomanesia guaviroba (DC.) Kiaesrk
Eugenia batingabranca Sobral
Eugenia cerasiflora Miq.
Eugenia cereja D. Legrand
Eugenia cf. *excelsa* O. Berg
Eugenia cf. *prasina* O. Berg
Eugenia excelsa O. Berg
Eugenia fusca O. Berg
Eugenia linguaeformis O. Berg
Eugenia melanogyna (D. Legrand) Sobral
Eugenia mosenii (Kasusel) Sobral
Eugenia neoaustralis Sobral
Eugenia magnibracteolata Mattos & D. Legrand
Eugenia oblongata O. Berg
Eugenia plicata Nied.

	<i>Eugenia prasina</i> O. Berg
	<i>Eugenia subavenia</i> O. Berg
	<i>Eugenia</i> sp.1
	<i>Gomidesia blanchetiana</i> O. Berg
	<i>Marlierea</i> cf. <i>obscura</i> O. Berg
	<i>Marlierea</i> cf. <i>racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.
	<i>Marlierea</i> cf. <i>silvatica</i> (Gardner) Kiaersk.
	<i>Marlierea</i> cf. <i>tomentosa</i> Cambess.
	<i>Marlierea glazioviana</i> Kiaerskou
	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.
	<i>Marlierea</i> sp.1
	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.
	<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg
	Myrtaceae 1
	<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand
	<i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral
Nyctaginaceae	<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> Baill.
Olacaceae	<i>Tetrastylidium englerii</i> Schwacke
Phyllanthaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão
	<i>Phyllanthus</i> cf. <i>acuminatus</i> Vahl
Picramniaceae	<i>Picramnia ciliata</i> Mart.
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.
Proteaceae	<i>Roupala paulensis</i> Sleumer
Quiinaceae	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.
Rubiaceae	<i>Alseis floribunda</i> Schott
	<i>Bathysa australis</i> (A. St.-Hil.) Benth & Hook. f.
	<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.
	<i>Coussarea accedens</i> Mull. Arg.
	<i>Coussarea meridionalis</i> (Vell.) Müll. Arg. var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes
	<i>Faramea pachyanta</i> Müll. Arg.
	<i>Ixora heterodoxa</i> Müll. Arg.
	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra
	<i>Psychotria mapoureoides</i> DC.
	<i>Rudgea</i> cf. <i>nodosa</i> (Cham.) Benth.
	<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.
	<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltdl. ex DC.) Klotzsch
	<i>Simira sampaioana</i> (Standl.) Steyerm.
	Rubiaceae 1
	Rubiaceae 2
Rutaceae	<i>Dictyoloma vandellianum</i> A.Juss.
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.
Sapindaceae	<i>Cupania furfuracea</i> Radkl.

	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.
	<i>Matayba</i> sp.1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i> cf. <i>gardneri</i> Mart. & Miq.
	<i>Chrysophyllum</i> cf. <i>paranaense</i> T.D. Penn.
	<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.
	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler
	<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.
	<i>Manilkara</i> sp.1
	<i>Micropholis crassipedicelata</i> (Mart. & Eichl.) Pierre
	<i>Pouteria bullata</i> (S. Moore) Baehni
	<i>Pouteria psamophylla</i> (Mart) Radlk.
	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini
	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.

A altura média das árvores foi igual a 9,9 m (d.p.=5,65), enquanto a moda foi igual a sete, entre valores mínimos e máximos de dois e 35 metros de altura, respectivamente. A ordenação das alturas de todos os indivíduos de maneira crescente é mostrada no gráfico da figura 4. A curva gerada dá uma idéia aproximada da estratificação vertical da floresta. Uma outra maneira de se visualizar a distribuição vertical das árvores é a partir das classes de altura (figura 5). Como observamos, os indivíduos estiveram presentes em sua maioria, nas classes de cinco a dez metros e de 10,1 a quinze metros de altura. Apesar da altura média calculada para as árvores, o dossel aparentemente está estabelecido a cerca de quinze metros. Destacaram-se na fitofisionomia as árvores emergentes, representadas principalmente por *Eriotheca pentaphylla*, *Virola bicuhyba*, *Hyeronima alchorneoides*, *Buckenavia kleinii*, *Ficus insipida*, *F. sp1*, *Brosimum sp2*, *Maytenus sp1*, *Tetrorchidium rubrivenium*, *Mabea piriri*, *Micropholis crassipedicelata*, *Hymenaea courbaril*, *Roupala paulensis*, *Jacaratia spinosa*, *Cryptocaria saligna* e *C. mandiocana*.

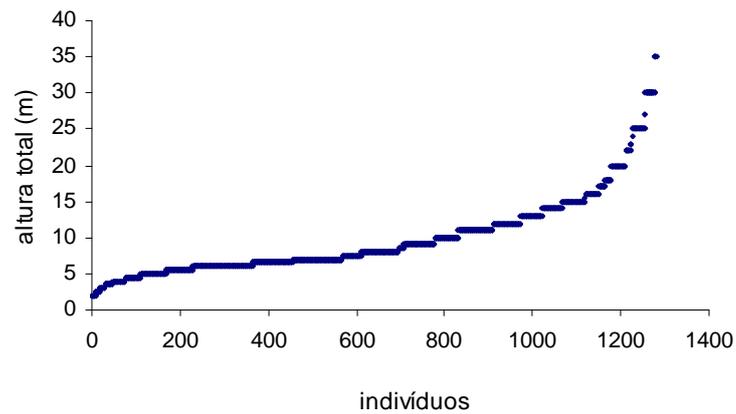


Figura 4. Valores crescentes de altura de todos os indivíduos arbóreos amostrados nas 100 sub-parcelas de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP.

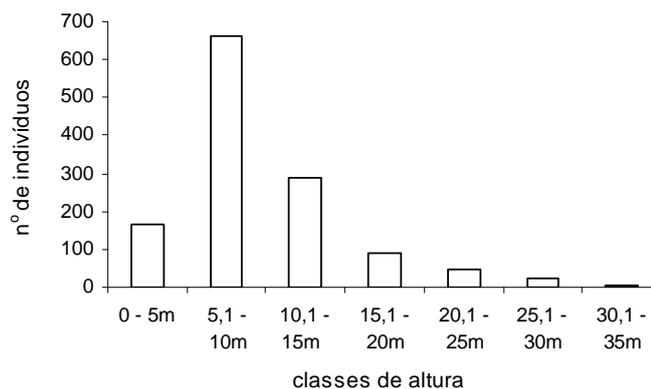


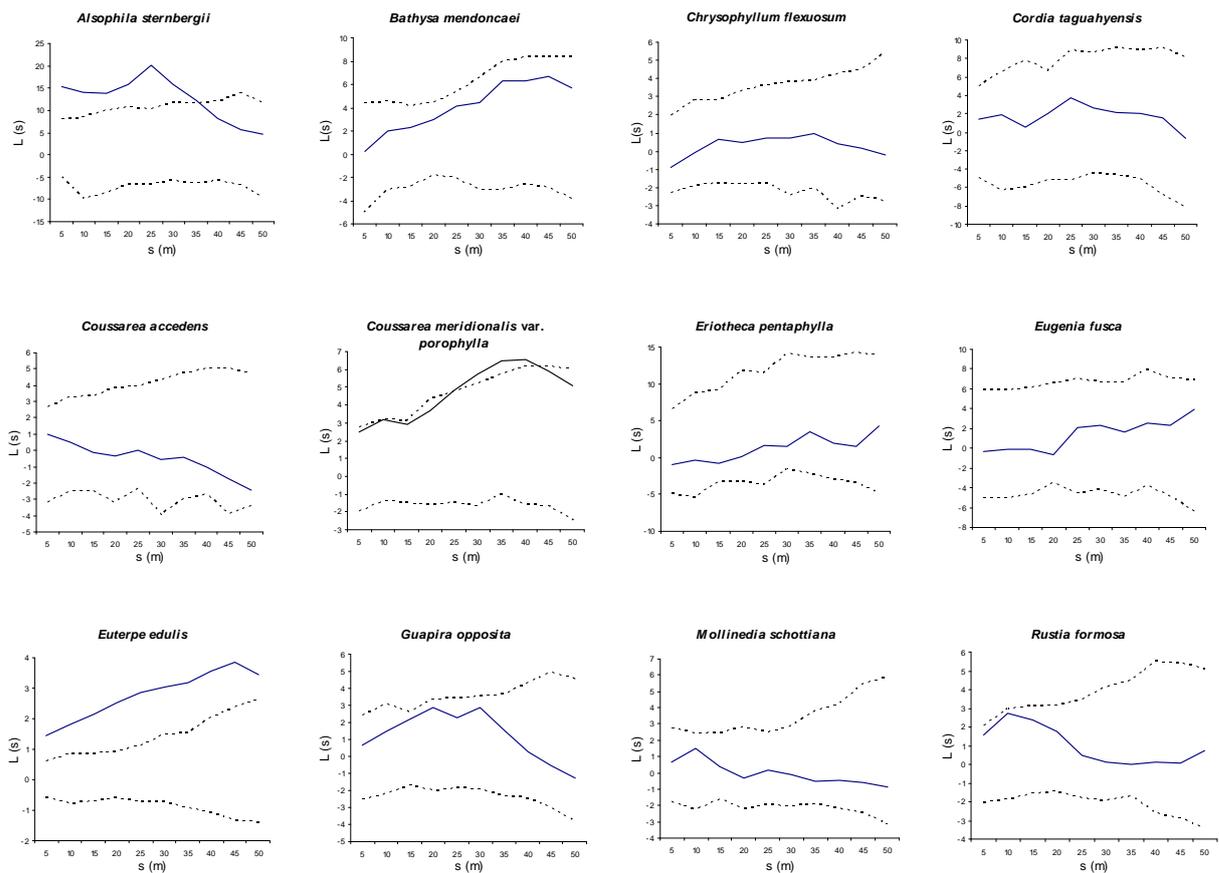
Figura 5. Número de indivíduos amostrados por classe de altura nas 100 sub-parcelas de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP.

Distribuição espacial das espécies

As análises de distribuição espacial detectaram padrão de distribuição aleatório para a maioria das 48 espécies testadas, corroborando a hipótese da completa aleatoriedade espacial (CAE) (Fig. 6). Apenas *Euterpe edulis* apresentou padrão de distribuição agregado em todas as escalas, enquanto *Alsophila sternbergii* mostrou padrão agregado para um raio de até 35 m.

Coussarea meridionalis var. *porophylla* ocorreu com padrão agregado para distâncias (raios) entre 25 e 40 m e aleatório nas demais escalas.

O tipo de distribuição espacial agregada do palmiteiro (*Euterpe edulis*) pode também ser evidenciado a partir da análise visual do mapa de distribuição da espécie (Fig. 7), onde nota-se que os indivíduos estão localizados relativamente próximos uns dos outros, inclusive concentrando-se em algumas sub-parcelas. A distribuição espacial da samambaiçu (*Alsophila sternbergii*) se deu em maior densidade em apenas uma ou duas parcelas, mas também ocorreram indivíduos dispersos pela área em parcelas distantes, o que explica o padrão aleatório detectado quando se aumenta a escala de análise (raio).



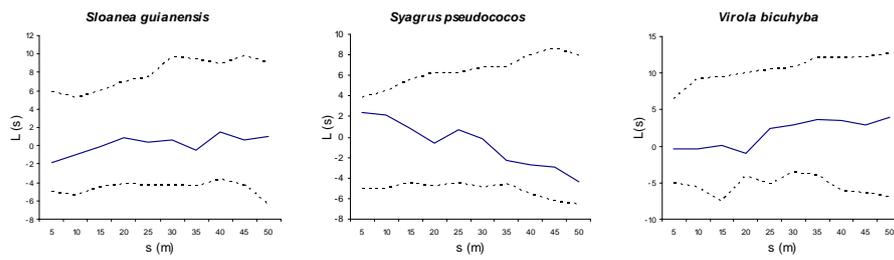
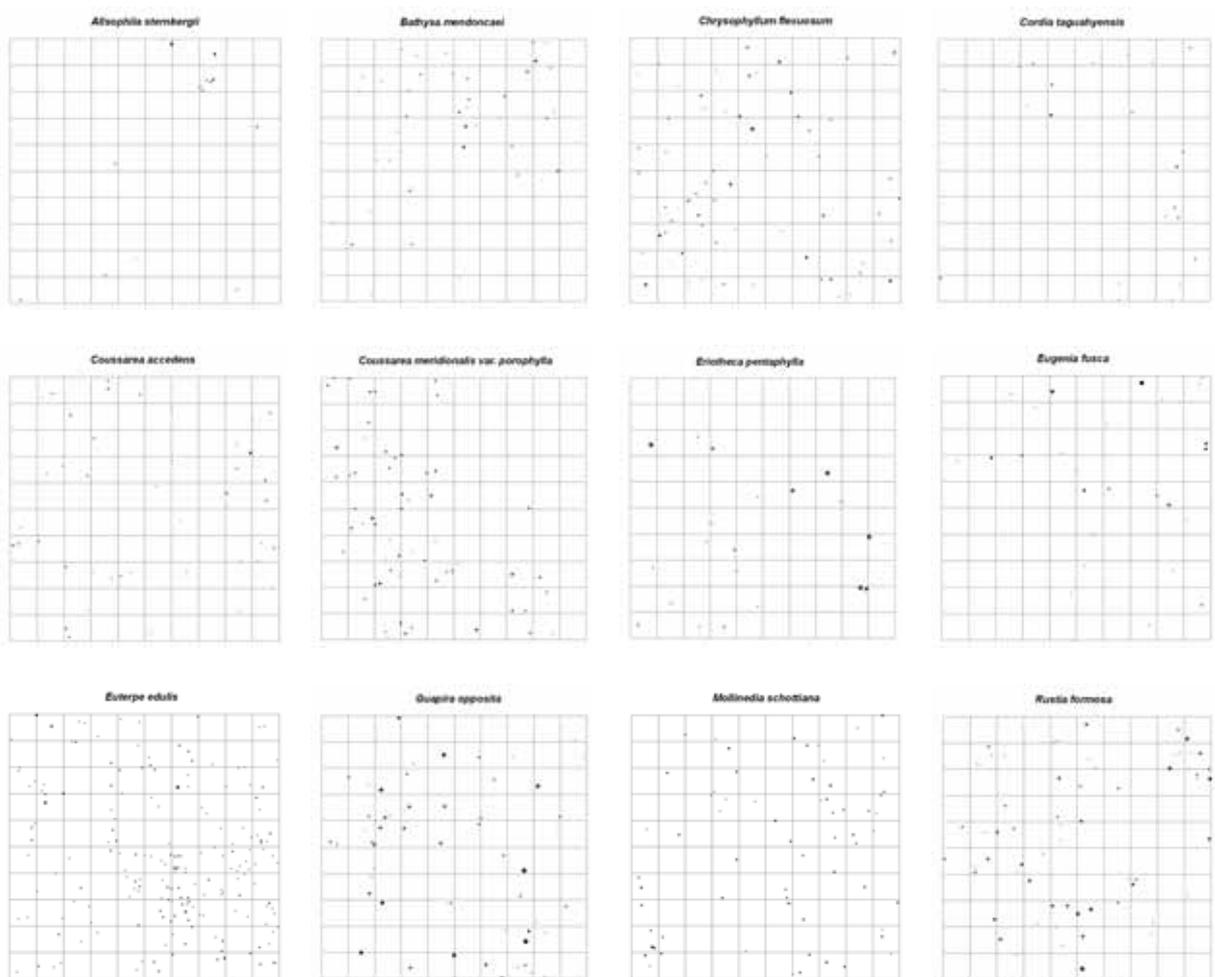


Figura 6. Resultados gráficos gerados pelo cálculo da função K de Ripley (linha contínua) e do intervalo de confiança (linha tracejada) para as espécies que ocorreram com cinco ou mais indivíduos na área amostral de 1 ha (Parcela D) de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP.



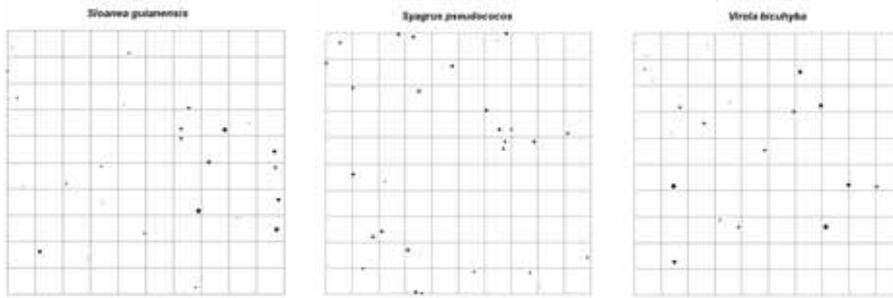


Figura 7. Mapas de distribuição espacial das espécies que ocorreram com cinco ou mais indivíduos na área amostral de 1 ha (Parcela D) de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP.

Análise multivariada

A análise de correlação canônica (CCA) resultou autovalores muito baixos para os três primeiros eixos, iguais a 0,155 (eixo 1, $p = 0,001$), 0,092 (eixo 2, $p = 0,002$) e 0,063 (eixo 3, $p = 0,007$) (Fig. 8). Apesar dos autovalores baixos, a correlação (Pearson) entre as matrizes espécies - variáveis ambientais foi significativa para o eixo 1, igual a 0,727 ($p = 0,001$) (Tab. 2). A variável ‘Altitude média da parcela’ foi correlacionada positivamente a variável ‘Distância do rio’, como consequência da topografia local. As variáveis ‘Altitude média da parcela’, ‘Distancia do rio’ e ‘Cobertura rochosa’ foram as que tiveram maior correlação com o eixo 1. A variável ‘Cobertura de dossel’ foi excluída da análise por ter apresentado correlação muito baixa, não contribuindo para a explicação dos resultados.

Tabela 2. Resultados da Análise de Correspondência Canônica (CCA) e do teste de permutação de Monte Carlo entre as matrizes de espécies e de variáveis ambientais amostradas em 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Autovalor	0,155	0,092	0,063
Correlação (Pearson) espécies-variáveis ambientais	0,727	0,65	0,561
Significância da Correlação (teste de Monte Carlo)	0,001	0,016	0,149

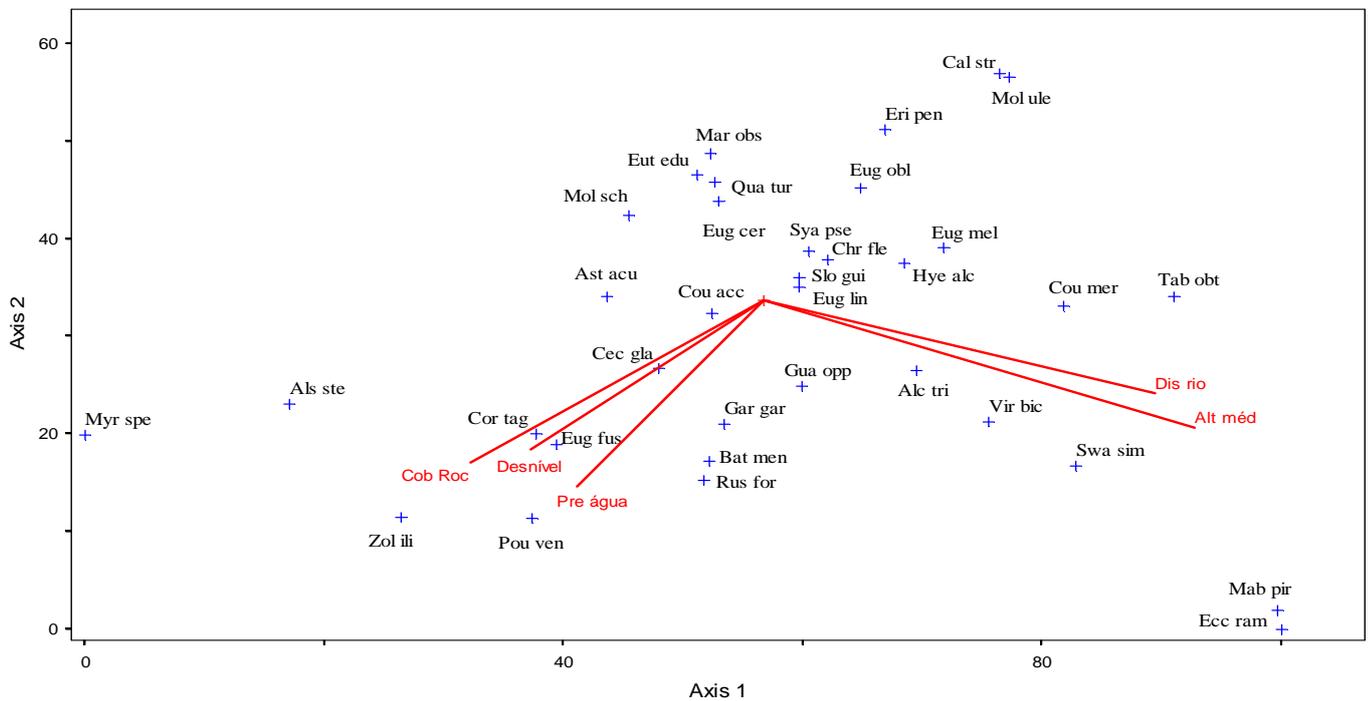


Figura 8. Diagrama de ordenação gerado pela Análise de Correlação Canônica (CCA), representando a distribuição das 35 espécies (com mais de cinco indivíduos) e suas correlações com as cinco variáveis ambientais amostradas em 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba-SP.

Relação entre riqueza e densidade de espécies

O gráfico da figura 9 apresenta a distribuição dos pontos (sub-parcelas) resultante da correlação entre densidade de árvores e número de espécies por sub-parcela. Houve uma tendência em a riqueza acompanhar positivamente o aumento da densidade. O coeficiente de correlação r determinado foi igual a 0,84.

A densidade e a riqueza em espécies por parcela foram negativamente correlacionadas com as classes de cobertura de rocha (Fig. 10 e 11). De um modo geral, a densidade de árvores diminuiu com o aumento da área de superfície rochosa (classes) nas sub-parcelas ($r = -0,89$), assim como a riqueza de espécies ($r = -0,91$). Os valores médios de densidade e

riqueza por classe de cobertura rochosa foram, consecutivamente, iguais a 15 e 11,4 (Classe 0%), 12,5 e 10,3 (Classe 1 – 25%), 12,4 e 9,2 (Classe 26 – 50%), 11,6 e 9,8 (Classe 51 – 75%), 11,4 e 8,2 (Classe 76 – 100%).

As espécies mais abundantes nas sub-parcelas que constituíram as classes de maior rochosidade (classes 4 e 5) foram, nesta ordem, *Euterpe edulis* (23 indivíduos) (Fig. 12), *Mollinedia schottiana* (14), *Rustia formosa* (12), *Alsophila sternbergii* (9), *Eugenia fusca* (8), *Guapira opposita* (8), *Cordia taguayensis* (7) e *Coussarea accedens* (6).

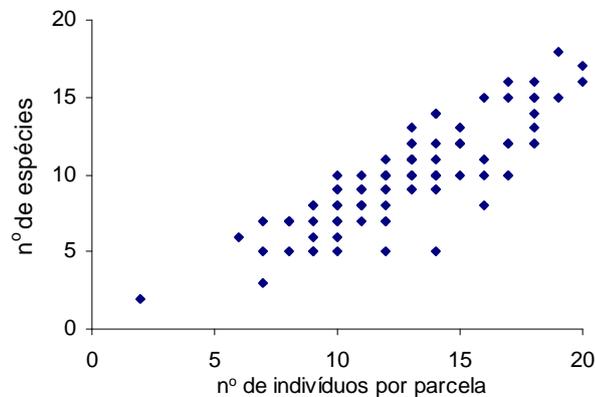


Figura 9. Correlação de Pearson ($r = 0,84$) entre riqueza de espécie e densidade de plantas para as 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.

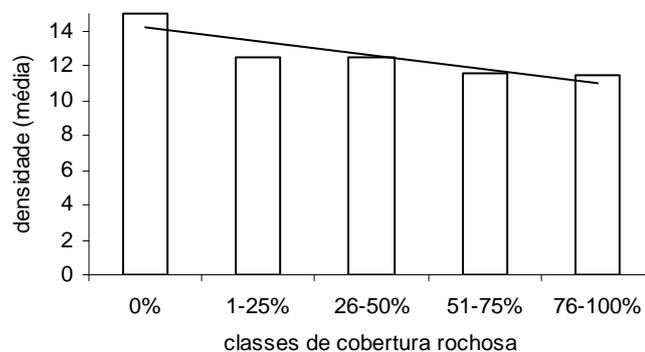


Figura 10. Correlação ($r = -0,89$) entre densidade de indivíduos e classe de cobertura rochosa para as 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.

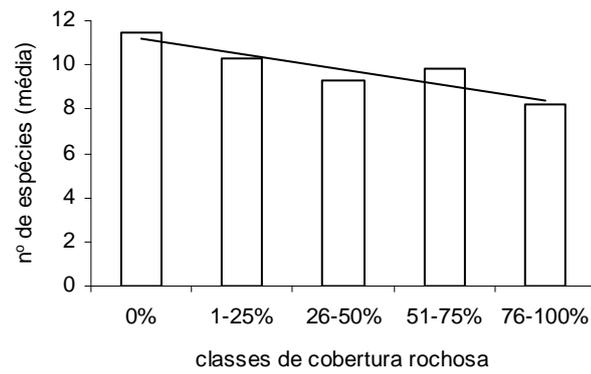


Figura 11. Correlação ($r = -0,91$) entre riqueza de espécie e classe de cobertura rochosa para as 100 sub-parcelas de amostragem de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP.



Figura 12. Foto de um indivíduo de palmito (*Euterpe edulis*) crescendo sobre um matacão na Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, Ubatuba-SP.

Discussão

O número de espécies (161) que encontramos foi alto em relação à maioria dos levantamentos já realizados em Florestas Ombrófilas Densas no estado de São Paulo (Silva & Leitão Filho 1982; Leitão Filho 1993; Sanchez 1999; Guilherme 2003 e Campos 2008), apesar de valores mais elevados terem sido registrados por outros autores (Mantovani 1993; Ivanauskas et al. (2000)). O total de espécies amostradas entre os diferentes trabalhos varia bastante, em decorrência das características bióticas e abióticas de cada área, além dos diferentes métodos e critérios de inclusão utilizados nos levantamentos.

No trecho amostrado, a maioria dos indivíduos pertenceu a poucas espécies, que tiveram grande contribuição na estrutura da floresta, ou seja, a elevada riqueza foi determinada principalmente por espécies que ocorreram com poucos indivíduos. Dentre as espécies mais abundantes no levantamento, constatamos que *Euterpe edulis*, *Mollinedia schottiana*, *Coussarea accedens*, *Chrysophyllum flexuosum* e *Syagrus pseudococos* estiveram entre as dez de maior densidade nos trechos amostrados por Sanchez (2001) e Campos (2008), em áreas próximas a esta, na mesma encosta da serra. Isto significa que estas espécies são capazes de coexistir em elevada densidade na Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, em diferentes trechos desta encosta, contribuindo substancialmente para a estrutura da comunidade.

A riqueza regional de espécies arbóreas em Picinguaba é alta, alcançado cerca de 250 espécies considerando-se este trabalho (161 espécies amostradas em 1 ha), o de Campos (2008) (142) espécies também em um 1 ha e o de Sanchez (1999) (120 espécies amostradas em uma área de 0,4 ha). Neste caso, além do elevado valor de diversidade local (α) para cada um dos estudos, a diversidade regional (β) resultante das dissimilaridades florísticas entre as amostras também foi alta. Aumentando-se ainda mais a escala de análise, ao incluir a área amostrada por Silva & Leitão Filho (1982), localizada a cerca de vinte quilômetros da área de estudo, o número de espécies é superior a 320.

O palmitero (*Euterpe edulis*) foi a espécie mais abundante na amostragem, refletindo o bom estado de conservação da área, dado que o palmito já foi explorado comercialmente em muitas regiões (o que se dá a partir do corte e conseqüente morte da planta). Esta espécie foi a única que ocorreu com padrão de distribuição significativamente agregado em todas as escalas de análise. O modo de distribuição agregado do palmitero também foi evidenciado por Oliveira et al. (2001) e Capretz (2004) em outras áreas de Floresta Ombrófila Densa do Estado de São Paulo. Embora o estudo de Guilherme (2003) tenha detectado aleatoriedade na distribuição de *Euterpe edulis*, de um modo geral os resultados acima sugerem que o padrão de distribuição agrupado seja comum nesta espécie.

Dentre o restante das espécies analisadas, apenas *Alsophila sternbergii* e *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* apresentaram padrão agregado e, ainda assim, somente para algumas escalas de distâncias (raios) consideradas. O padrão de distribuição agregado em *Alsophila sternbergii* também foi evidenciado por Guilherme (2003), que o associou à capacidade de propagação vegetativa da espécie por meio de estolões. Esta também pode ser a causa do padrão de agrupamento observado em nosso estudo.

As demais espécies apresentaram padrão de distribuição espacial aleatório. Este tipo de distribuição também foi constatado por Oliveira et al. (2001) e Guilherme (2003) para a maioria das espécies analisadas por esses autores em florestas do litoral sul do estado de São Paulo. Capretz (2004) avaliou a distribuição espacial de quatro espécies arbóreas da Formação Ombrófila Densa de Carlos Botelho, também em São Paulo, onde encontrou padrão agregado de distribuição em todas as escalas de análise para as espécies *Garcinia gardneriana*, *Bathysa meridionalis* e *Euterpe edulis* (já mencionado), com exceção de *Guapira opposita*, que apresentou padrão aleatório para escalas maiores que 90 metros de raio. Em nossas análises, detectamos padrão de distribuição aleatório para *G. opposita*, concordando em partes com os resultados obtidos por Capretz (2004).

Os padrões de distribuição espacial predominantemente aleatórios encontrados em nosso trabalho não corroboraram os resultados de Condit et al. (2000). Estes autores avaliaram o padrão de distribuição espacial de espécies em seis parcelas (com 25 a 52 hectares de tamanho) distribuídas em florestas tropicais de dois continentes, sendo cinco na Ásia e uma na América Central (Ilha de Barro Colorado, Panamá). Neste estudo, padrões agregados foram detectados para a maioria das espécies, porém, de forma menos intensa nas classes de maiores tamanhos de perímetro (Condit et al. 2000). Por outro lado, Lieberman & Lieberman (1994) demonstraram que padrões aleatórios foram mais comuns em uma floresta tropical úmida na Costa Rica. De uma maneira geral, não há consenso sobre qual tipo de distribuição espacial seria o mais comum em florestas tropicais, primeiramente em razão dos diferentes métodos e tamanhos de áreas amostrais utilizados em cada trabalho e, segundo, porque para cada espécie diferentes fatores locais poderiam influenciar o padrão de distribuição espacial, como a presença ou não de dispersores no caso das espécies zoocóricas (Clark et al. 2001) e de patógenos e predadores específicos (Janzen 1970; Condit et al. 2000), além da diversidade de *habitat* associada a fatores físicos como topografia (Condit et al. 2000), disponibilidade de nutrientes, água, luz e outros.

Em nosso estudo, a distribuição de algumas espécies pela área esteve correlacionada às variáveis ambientais analisadas (CCA). A associação com variáveis ambientais não significou, no entanto, a ocorrência de padrão de distribuição agregado na escala de análise (1 ha), como no caso das espécies *Myrcia spectabilis*, *Ecclinusa ramiflora*, *Mabea piriri*, *Swartzia simplex* e *Tabebuia obtusifolia*, as que mais contribuíram para a correlação espécies-variáveis, mas que apresentaram padrão de distribuição aleatório. De fato, estas espécies tenderam a distribuir-se em apenas uma determinada região da área amostral, mas os padrões de distâncias entre os indivíduos co-específicos não caracterizaram agrupamento.

O distanciamento do rio e o aumento da cota topográfica das sub-parcelas parece influenciar a distribuição das espécies *Ecclinusa ramiflora*, *Tabebuia obtusifolia*, *Swartzia simplex*, *Mabea piriri* e *Coussarea meridionalis* var. *porophylla*, de modo que estas apresentaram maiores densidades em sub-parcelas topograficamente mais elevadas e mais afastadas do rio. *C. meridionalis* var. *porophylla* ocorreu com padrão de distribuição agregado para algumas escalas, com maior concentração de indivíduos nas sub-parcelas mais distantes do rio. Por outro lado, *Pouteria venosa* e *Myrcia spectabilis* ocorreram principalmente nas sub-parcelas mais próximas ao rio. Estes resultados indicam uma diferenciação florística entre setores mais ou menos próximos ao rio neste trecho da Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba.

Segundo Sanchez (1999), que estudou um trecho de mata ripária em área muito próxima a nossa, a presença de um rio na Mata Atlântica de encosta contribui para o aumento da heterogeneidade ambiental local, devido a maior luminosidade presente no interior da floresta às suas margens (o rio define bordas na vegetação), à maior umidade dos solos e a sua atuação no desenvolvimento pedogenético local. Outra evidência da influência do ambiente ribeirinho sobre a composição de espécies é apontada em Guilherme (2003). Em um levantamento realizado em Saibadela, litoral sul de São Paulo, este autor encontrou diferenciação florístico-estrutural em algumas parcelas localizadas próximas ao rio.

As espécies *Myrcia spectabilis* e *Alsophila sternbergii*, dentre outras, estiveram também associadas à cobertura de rochas. *M. spectabilis* foi uma das espécies registradas por Campos (2008) entre aquelas que crescem sobre rochas e tem capacidade de lançar suas raízes ao solo, dando-lhes melhor sustentação e possivelmente potencializando a absorção de nutrientes pela planta. *A. sternbergii* apresentou padrão de distribuição agregado em algumas escalas de distância, em função do agrupamento de indivíduos localizados principalmente na

sub-parcela 29, estabelecidos sobre rochas com dimensões de até mais de um metro de altura por dois de diâmetro que ocupam grande parte da superfície de solo da sub-parcela.

As espécies *Euterpe edulis*, *Mollinedia schottiana*, *Rustia formosa*, *Alsophila sternbergii*, *Eugenia fusca*, *Guapira opposita*, *Cordia taguahyensis* e *Coussarea accedens* estiveram entre as mais abundantes nas sub-parcelas de maior cobertura rochosa. O levantamento realizado por Campos (2008) também aponta as espécies *E. edulis*, *R. formosa*, *G. opposita* e *M. schottiana* como aquelas de maiores densidades dentre as que crescem sobre o substrato rochoso na floresta, com registro inclusive de indivíduos que possuíam raízes crescendo até o solo. Estas características também foram observadas em campo no presente trabalho.

Ainda em concordância com a referida autora, notamos que a densidade de árvores e a riqueza de espécies variaram entre as sub-parcelas em consequência da área ocupada por rochas. A cobertura de rochas parece atuar, portanto, de forma seletiva na composição de espécies, uma vez que nem todas conseguem se desenvolver sobre o substrato rochoso, e também na densidade de indivíduos por parcela, que é menor em consequência da menor disponibilidade de espaço à superfície do solo, onde predominam os matacões.

A variável cobertura de dossel, um estimador do valor de luz presente no interior da parcela, não aparentou nenhum tipo de efeito sobre a distribuição das espécies. De fato, os dados referentes a esta variável foram obtidos em um momento que não corresponde às condições de abertura no dossel e variações de luz atuantes durante o histórico de desenvolvimento das árvores amostradas.

Por fim, os resultados apresentados neste trabalho procuraram gerar informações ao conhecimento dos padrões ecológicos que ocorrem nas florestas tropicais atlânticas, tendo em vista que, apesar dos padrões que direcionam a distribuição das espécies em maior escala de análise nestas formações florestais, como temperatura e precipitação (Oliveira-Filho & Fontes

2000), as Florestas Ombrófilas Densas podem apresentar elevada heterogeneidade de *habitat* em nível local, determinada por fatores bióticos e abióticos como relevo, topografia, tipo de solo, proximidade de rios e variações luminosas no interior da floresta, dentre possivelmente muitos outros.

Referências bibliográficas

- Andrade-Lima, D. 1966. Vegetação. In: **Atlas Nacional do Brasil**. Rio de Janeiro. IBGE.
- APG II - Angiosperm Phylogeny Group II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** **141**: 399-436.
- Assis, M.A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. **Ecology** **65**(6): 1705-1712.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2007. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre, Artmed.
- Campos, M.C.R. 2008. **Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP**. Dissertação de Mestrado, Universidade de Campinas, Campinas.
- Capretz, R.L. 2004. **Análise dos padrões espaciais de árvores em quatro formações florestais do estado de São Paulo, através de análise de segunda ordem, como a função K de Ripley**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Clarck, C.J.; Poulsen, J.R. & Parker, V.T. 2001. The Role of Arboreal Seed Dispersal Groups on the Seed Rain of a Lowland Tropical Forest. **Biotropica** **33**(4): 606-620.
- Condit, R.; Ashton, P.S.; Baker, P.; Bunyavejchewin, S.; Gunatilleke, S.; Gunatilleke, N.; Hubbell, S.; Foster, R.B.; Itoh, A.; LaFrankie, J.V.; Lee, S.H.; Losos, E.; Manokaran, N.;

- Sukumar, R. & Yakamura, T. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. **Science** **288**: 1414-1418.
- Crawley, M.J. 1989. The structure of Plants Communities. Pp.1-50. In: M.J. Crawley (ed.). **Plant Ecology**. London. Blackwell Scientific Publications.
- Dean, W. 1996. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo. Companhia das Letras.
- Diggle, P.J. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. London, Academic Press.
- Dupuy, J.M., Chazdon, R.L. 2008. Interacting effects of canopy gap, understorey vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. **Forest Ecology and Management** **255**: 3716-3725.
- Gandolfi, S.; Leitão Filho, H.F.; Bezerra, C.L. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbórea de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. **Revista Brasileira de Biologia** **55**(4): 753-767.
- Guilherme, F.A.G. 2003. **Estrutura e distribuição de espécies arbóreas em Mata Atlântica, Parque Estadual Intervales, SP**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D.; Lertzman, K.P. 1999. **Gap Light Analyser (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation**. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. **Science** **203**: 1299-1309.
- IBGE. 2009. Página da Internet do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Acessado em 20 de fevereiro de 2009. <http://www.mapas.ibge.gov.br>

- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R.R. 2000. Similaridade florística entre áreas de Floresta Atlântica no Estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology** **4**: 71-81.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**: 501-528.
- Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2008. Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. **3º Relatório do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**. Processo Fapesp 03/12595-7.
- Krebs, C.J. 1998. **Ecological Methodology**. Addison-Welsey Longman.
- Leigh, E.G.J.; Davidar, P.; Dick, C.W.; Puyravaud, J.; Terborgh, J.; ter Steege, H. & Wright, S.J. 2004. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?. **Biotropica** **36**(4): 447-473.
- Leitão Filho, H.F. 1993. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão**. Universidade Estadual Paulista, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Pp.106-119. In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. University of Chicago. Chicago.
- Louda, S.M. & Collinge, S.K. 1992. Plant Resistance to Insect Herbivores: a Field Test of the Environmental Stress Hypothesis. **Ecology** **73**(1): 153-169.
- Magurran, A. E. 2008. **Measuring Biological Diversity**. Blackwell Publishing.
- Mantovani, W. 1993. **Estrutura e dinâmica da floresta atlântica na Juréia, Iguape-SP**. Tese de Livre Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- McCune, B & Mefford, M.J. 1999. **PC-ORD version 4.0, multivariate analysis of ecological data**. Users Guide. MjM Software Desing. Oregon Glaneden Beach.

- Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2001. Forest structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. **Ecology** **82**(10): 2707-2718.
- Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical seedlings in the absence of canopy gaps. **Oecologia** **131**: 165-174.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**: 852-858.
- Muller-Dombois, D. & Ellemberg, H. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York, Wiley and Sons.
- Oliveira, R.J.; Mantovani, W. & Melo, M.M.R.F. 2001. Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da Floresta Atlântica de Encosta, Peruíbe, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **15**(3): 391-412.
- Oliveira-Filho, A.T.; Villela, E.A.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1994. Differentiation of streamside and upland vegetation in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. **Flora** **189**: 287-305.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of Climate. **Biotropica** **32**: 793-810.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. **Journal of the Royal Statistic Society** **39**: 172-212.
- Rizzini, C. T. 1979. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2º v. São Paulo. Editora da Universidade de São Paulo.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H.F.; César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **22**(1): 31-42.

- Shepherd, G.J. 1995. **FITOPAC 1. Manual do usuário**. Departamento de Botânica. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- Silva, A.F. & Leitão Filho, H.F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho de mata atlântica no município de Ubatuba (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica 5**: 43-52.
- SOS Mata Atlântica. 1998. **Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990-1995**. SOS Mata Atlântica, São Paulo, Brasil.
- Teixeira, A.P., Assis, M.A., Siqueira, F.R. & Casagrande, J.C. 2007. Trees species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. **Wetlands Ecology and Management 16**: 451-461.
- ter BRAAK, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation environment-relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetatio 69**: 69-77.
- van den Berg E. & Oliveira-Filho, A.T. 2000. Composição florística e fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. **Revista Brasileira de Botânica 23**: 231-253.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. **Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal**. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.

Capítulo 2

Composição florística, estrutura e diversidade de espécies arbóreas no perfil vertical de um trecho de Floresta Atlântica Ombrófila Densa, Ubatuba-SP

Resumo - Avaliamos a composição florística e a estrutura fitossociológica em 0,4 ha de Floresta Atlântica Ombrófila Densa em Picinguaba, litoral norte do estado de São Paulo, Brasil. Amostramos todos os indivíduos de espécies arbóreas com altura $\geq 1,5$ m em 40 parcelas de 10 x 10 m, com o objetivo de descrever a composição e a estrutura do componente arbóreo superior (PAP ≥ 15 cm) e do estrato regenerante (PAP < 15 cm). As distribuições da riqueza, da diversidade e da equitabilidade de espécies ao longo do perfil vertical foram analisadas através de análises de regressão, considerando-se dez classes de altura. Encontramos um total de 179 espécies arbóreas, com 116 presentes no estrato arbóreo e 139 no estrato regenerante. O índice de diversidade de Shannon foi de 4,25 e o de Simpson igual a 0,97, considerados muito alto. Quando calculados separadamente para os estratos arbóreo e regenerante, estes não apresentaram diferenças significativas ($H' = 3,9$ e $H' = 4,0$, respectivamente). Para as classes de altura, no entanto, a diversidade decresceu linearmente em direção as classes de maiores alturas ($r^2 = 0,98$ e $r^2 = 0,91$, considerando-se Shannon e Simpson, respectivamente), enquanto, de forma inversa, a equitabilidade aumentou ($r^2 = 0,90$). A relação riqueza x densidade entre as classes de altura foi definida por uma função potência ($y = 2,7083x^{0,579}$, $r^2 = 0,98$). O trecho analisado apresentou uma estrutura vertical bem definida, onde os estratos regenerantes tiveram grande contribuição para a elevada riqueza e diversidade encontradas.

Palavras-chave: Florística, estrutura vertical, diversidade, equitabilidade, estrato regenerante

Floristic composition, structure and diversity of tree species on the vertical profile in an area of Atlantic Ombrophilous Dense Forest, Ubatuba-SP

Abstract – We evaluate the floristic composition and phytosociological structure in 0.4 ha of Atlantic Rain Forest in Picinguaba, northern coast of São Paulo state, Brasil. All trees individuals with height ≥ 1.5 m were sampled in 40 plots of 10 x 10 m, with the aim of to describe the composition and structure of the tree component (PAP ≥ 15 cm) and the regenerating stratum (PAP <15 cm). The species richness, diversity and evenness distributions along the vertical profile were analyzed by regression analysis, considering ten height classes. We found a total of 179 tree species, with 116 in the tree layer and 139 in the regenerating stratum. The Shannon index of diversity was 4.25 and the Simpson equal to 0.97, considered very high. When calculated separately for tree and regenerating strata they showed no significant differences ($H' = 3.9$ and $H' = 4.0$, respectively). For the height classes, however, diversity decreased linearly toward the larger height classes ($r^2 = 0.98$ and $r^2 = 0.91$, based on Shannon and Simpson, respectively), while in reverse, the evenness increased ($r^2 = 0.90$). The relationship species richness x density between height classes was defined by a potency function ($y = 2,7083x^{0.579}$, $r^2 = 0.98$). The forest area analyzed showed a well defined vertical structure, where the regenerantes strata had great contribution to the high local richness and diversity.

Keywords: Floristic, vertical structure, diversity, evenness, regenerating stratum

Introdução

As florestas tropicais abrigam a maior parte das espécies arbóreas de todo o planeta, a exemplo da Floresta Amazônica, que em apenas meio quilômetro quadrado pode conter mais ou menos o mesmo número de espécies que toda a zona temperada da América do Norte, Europa e Ásia em conjunto (Wright 2002). Dentre as florestas neotropicais, a Floresta Atlântica, considerada um dos mais ameaçados 'hot spot' (Myers et al. 2000; Laurance 2008), são comparáveis às amazônicas em termos de riqueza e diversidade de espécies arbóreas. Os fatores que possibilitam a coexistência de um elevado número de espécies por área nestas florestas têm sido um dos principais temas de investigação na ecologia vegetal.

Para entendermos a diversidade de espécies arbóreas devemos considerar pelo menos duas escalas, uma que leve em conta processos de especiação ao longo da história evolutiva no contexto geológico de região biogeográfica e outra relacionada a fatores que controlam a composição e abundância de espécies em nível local (diversidade α) e a dissimilaridade de um local para outro (diversidade β) (Leigh et al. 2004).

A diversidade numa dada comunidade reflete a incapacidade de qualquer espécie em prevalecer sobre as demais em todas as funções, de modo que a especialização de uma determinada habilidade pela espécie geralmente a torna, por consequência, relativamente menos hábil em outras funções (Leigh et al. 2004). Desta forma, nichos mais estreitos são definidos pelas espécies e diferentes porções do *continuum* de recursos são utilizadas, sendo este um dos fatores que favorecem a coexistência de espécies (Begon et al. 2007).

A composição e abundância de espécies arbóreas em um determinado local são resultados de processos que perpassam pelos estágios regenerantes da comunidade, fundamentais para a manutenção da alta diversidade em florestas tropicais (Comita et al. 2007). De modo geral, o recrutamento de indivíduos regenerantes tem início a partir de um conjunto de processos biológicos e ecológicos que envolvem a produção de frutos e sementes

por indivíduos adultos, seguidos da dispersão, deposição, germinação e, finalmente, o estabelecimento das plântulas (Steven & Wright 2002; Leigh et al. 2004). Concomitantemente, processos decorrentes da ação de patógenos, predadores, danos físicos e a competição por recursos, incluindo a disponibilidade de luz no ambiente, determinarão a sobrevivência e o desenvolvimento dos indivíduos regenerantes (Janzen 1970; Augspurger 1984; Louda & Collinge 1992; Montgomery & Chazdon 2001, 2002; Dupuy & Chazdon 2008).

A disponibilidade de luz nos estratos regenerantes tem sido apontada como um fator de grande importância para a dinâmica de coexistência de espécies em florestas tropicais (Nicotra et al. 1999; Montgomery & Chazdon 2001, 2002), visto que plântulas e indivíduos jovens de diferentes espécies respondem de diferentes maneiras às variações luminosas, seja através do rápido crescimento em condições de maior luminosidade, seja através de adaptações que lhes permitem sobreviver por longos períodos em condições de sombreamento (Leigh et al. 2004).

As variações luminosas no interior da floresta geralmente estão associadas à heterogeneidade estrutural da cobertura de dossel e estratos inferiores (Nicotra et al. 1999; Montgomery & Chazdon 2001, 2002). Estas variações podem se dar em decorrência da formação de clareiras naturais (Hartshorn 1980; Brokaw 1982; Brokaw & Scheiner 1989; Martinez-Ramos et al. 1989), através de um gradiente vertical distribuído abaixo do dossel (Montgomery & Chazdon 2001, 2002; Poorter et al. 2003) ou ainda de maneira sazonal, sob a copa de árvores de espécies caducifólias em florestas semidecíduas (Gandolfi et al. 2007).

O reconhecimento dos processos envolvidos na regeneração natural de espécies tropicais arbóreas e, portanto, na forma como elas se distribuem pelos estratos verticais da floresta, trazem uma outra perspectiva de diversidade de espécies por área. Os levantamentos de comunidades vegetais são de uma maneira geral voltados para os estratos superiores da

floresta, sendo poucos aqueles que avaliam os estratos de regeneração natural de espécies arbóreas em florestas tropicais (Benitez-Malvido 1998; Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2003; Comita et al. 2007). Em consequência disso, os valores de riqueza e a diversidade de espécies comumente encontrados são referentes apenas às árvores amostradas por um critério de inclusão geralmente estabelecido pelo DAP (diâmetro a altura do peito) mínimo, que no caso das Florestas Atlânticas varia em torno de 5 cm (*e.g.* Rodrigues et al. 1989; Mantovani 1990; Leitão Filho 1993; Ivanauskas et al. 2000; Sanchez 1999; Joly & Martinelli 2008) enquanto nas Florestas Amazônicas o DAP mínimo usual é de cerca de 10 cm (*e.g.* Matos & Amaral 1999; Amaral et al. 2000; Lima-Filho et al. 2004). De fato, em muitos trechos das Floresta Amazônica as árvores alcançam altura e diâmetro no geral superiores ao observado para a Floresta Atlântica (Vieira et al. 2008).

Não sabemos ao certo o quanto os níveis de diversidade de espécies arbóreas podem variar ao longo dos estratos verticais em florestas tropicais, se considerarmos a composição e a organização estrutural das espécies que compõem o dossel e estratos inferiores, incluindo os regenerantes. Em relação às Florestas Tropicais e Subtropicais Atlânticas, são poucos os trabalhos que investigaram aspectos relacionados a composição e estrutura de espécies em estratos inferiores (Veloso & Klein 1968; Oliveira et al. 2001; Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002; Meira Neto & Martins 2003; Alves & Metzger 2006). Este tipo de informação é importante não só no campo da ecologia de populações e comunidades, mas também como um subsídio à fundamentação de propostas de desenvolvimento de modelos voltados à conservação e restauração de ecossistemas ameaçados, como no caso da Floresta Atlântica.

Neste trabalho, assumimos a hipótese de que o estrato regenerante de espécies arbóreas pode contribuir significativamente para a diversidade local de espécies. Realizamos o levantamento florístico e fitossociológico em 0,4 ha (40 parcelas de 10 x 10 m) de Floresta

Atlântica Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba-SP, onde amostramos todas as plantas de espécies arbóreas com mais de um metro e meio de altura, a fim de avaliar a distribuição da riqueza, diversidade e equitabilidade ao longo do perfil vertical da floresta (classes de altura) e, entre dois estratos respectivamente definidos como arbóreo ($DAP \geq 4,8$ cm) e regenerante ($H \geq 1,5$ m e $DAP < 4,8$ cm). Com isso, esperamos responder às seguintes perguntas: 1) Há aumento da riqueza e diversidade de espécies arbóreas quando amostrado o estrato imediatamente inferior ao limite de inclusão definido para o estrato arbóreo ($DAP \geq 4,8$ cm, neste caso)?; 2) Existe algum padrão na distribuição vertical da riqueza, densidade, diversidade e equitabilidade de espécies na comunidade?

Material e métodos

Área de estudo

Realizamos este estudo em um trecho de Floresta Ombrófila Densa situado no extremo norte do litoral do Estado de São Paulo, região do município de Ubatuba ($23^{\circ}20'$ - $23^{\circ}22'$ S e $44^{\circ}46'$ - $44^{\circ}51'$ W), no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM). Esta Unidade de Conservação é uma das maiores no Domínio Mata Atlântica, com cerca de 315 mil hectares que abrangem um corredor contínuo de norte ao sul do Estado. As altitudes no Núcleo Picinguaba variam do nível do mar a 1.340 metros. Sua área é de aproximadamente 47.500 ha, constituindo-se em um mosaico de tipos de vegetação que inclui Formações Pioneiras com Influência Marinha (Dunas), Formações Pioneiras com Influência Fluvial (Caxetal), Formações Pioneiras com Influência Flúvio-Marinha (Mangue), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (entre 5 e 50 m acima do nível do mar), Floresta Ombrófila Densa Submontana (entre 50 e 500 m), Floresta Ombrófila Densa Montana (entre 500 e 1200 m) e Floresta Ombrófila Densa Altimontana (acima de 1200 m) (Assis 1999).

A área amostral (0,4 ha) está inserida dentro de uma parcela de 1 hectare localizada em um trecho de Floresta Ombrófila Densa de transição Terras Baixas – Submontana (*sensu* Veloso et al. 1991), no sopé de uma vertente da Serra do Mar, entre 45 e 65 metros de altitude acima do nível do mar. A parcela D, assim designada, corresponde a uma das parcelas amostrais do Projeto Temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Joly & Martinelli 2008), composto ao todo por 14 parcelas de 1 ha distribuídas ao longo de um gradiente topográfico, abrangendo áreas de Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas, Submontana e Montana.

Informações mais detalhadas sobre a área de estudo são apresentadas neste mesmo tópico do Capítulo 1.

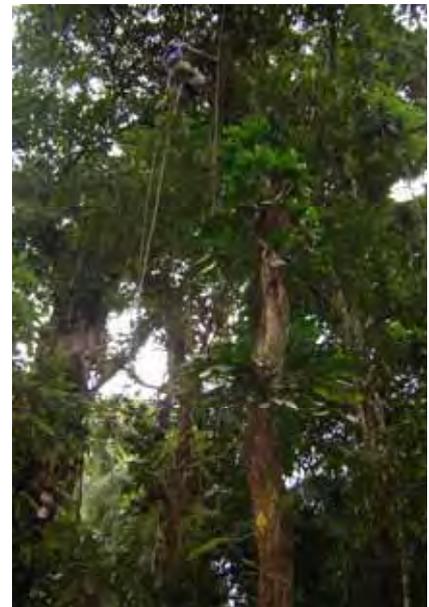




Figura 13. Registros fotográficos da área de estudo: a) foto tirada acima do dossel, a cerca de 20 m de altura, com vista para os estratos superiores da floresta; b) estratos verticais da floresta, com detalhe para a técnica de coleta com equipamentos de ascensão vertical; c) e d) fotos do interior da floresta, mostrando os estratos inferiores composto por espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas regenerantes.

Levantamento florístico e fitossociológico

Para a amostragem florística e fitossociológica utilizamos 40 parcelas de 10 x 10 m previamente sorteadas dentro de um *grid* composto por 100 parcelas contíguas dispostas em um quadrado de 1 ha (100 x 100 m). Amostramos todos os indivíduos de espécies arbóreas, palmeiras e fetos arborescentes com mais de 1,5 m de altura. Para cada planta coletamos os dados de PAP (perímetro a altura do peito a 1,3 m do solo) e altura utilizando fita métrica e, no caso dos indivíduos com alturas elevadas, estimamos a altura com referência nos segmentos da tesoura de poda, de medidas conhecidas. Todas as plantas amostradas foram identificadas com uma placa de alumínio numerada e realizamos a coleta de material botânico (fértil quando possível) com auxílio de tesoura de poda, sendo também necessário, em alguns

casos, o uso de técnicas de ascensão vertical com equipamento de escalada. O material coletado será depositado nos Herbários da Unesp-Rio Claro (HRCB) e da Unicamp (UEC). Realizamos a identificação das espécies com a ajuda de especialistas, por comparação com exsicatas em herbários ou por meio de chaves de identificação. A classificação taxonômica das espécies seguiu a proposta da *Angiosperm Phylogeny Group* (APG II 2003).

Análise de dados

Para as análises florísticas e fitossociológicas da comunidade, separamos as amostras em dois conjuntos, aqui tratados como estratos. O estrato arbóreo foi definido pelo critério de inclusão mínimo igual a quinze centímetros de perímetro a altura do peito ($PAP \geq 15$ cm ou $DAP \geq 4,8$ cm), conforme o protocolo de amostragem estabelecido pelo Projeto Biotá-Gradiente Funcional (Joly & Martinelli 2008), do qual este estudo faz parte. Este critério de amostragem está entre os mais frequentemente utilizados em outros levantamentos para o Estado de São Paulo, o que justificou nossa escolha. O estrato regenerante incluiu todos os indivíduos de espécies arbóreas (ou arbustivas que potencialmente podem atingir o estrato arbóreo conforme o critério de inclusão estabelecido) com altura superior ou igual a um metro e meio e PAP menor que quinze centímetros ($H \geq 1,5$ m e $PAP < 15$).

Os descritores fitossociológicos das espécies, densidade, frequência e dominância relativas e valor de importância (VI) (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), além dos índices de diversidade de Shannon-Wiener (H') e Simpson (1-D) e de equitabilidade de Pielou (J') e Simpson ($E_{1/D}$) (Krebs 1998), foram calculados separadamente para o estrato arbóreo e para o estrato regenerante. Os cálculos foram realizados no Programa FITOPAC (Shepherd 1994).

Para as espécies presentes em ambos os estratos, realizamos uma análise de correlação (Pearson) entre o número de indivíduos com que ocorrem nos estratos arbóreo e regenerante,

de modo a investigar se para estas espécies, a densidade de plantas no estrato regenerante tende a ser proporcional a densidade no estrato arbóreo.

Calculamos os parâmetros riqueza, densidade, diversidade (H' e $1-D$) e equitabilidade ($E_{1/D}$) de espécies para classes de altura pré-definidas, considerando todos os indivíduos amostrados nos estratos arbóreos e regenerantes. Nestas análises, pré-estabelecemos inicialmente classes simétricas a partir da altura mínima e máxima registradas, totalizando 14 classes de 2,5 metros entre alturas que variaram de 1,5 m (critério mínimo de inclusão) a 35 metros. Devido à baixa densidade ou mesmo ausência de indivíduos nas classes de maiores alturas e, considerando os possíveis erros de estimativa de altura destas plantas em campo, já que quanto maior a altura maior a imprecisão, decidimos juntar as últimas classes, reduzindo a 10 o número total de classes. Desta forma, em ordem crescente de altura, as sete primeiras classes mantiveram 2,5 metros de tamanho, a oitava e nona foram ampliadas para cinco metros (o equivalente a duas classes de 2,5 m) e a décima (última) ficou com tamanho de 7,5 metros (três classes de 2,5 m). Esta última somou três classes devido ao fato de uma delas (a décima terceira classe previamente estabelecida) não ter apresentado nenhum indivíduo. Para testar a influência da alteração do número de classes em nossas análises subsequentes, aplicamos uma análise de correlação linear entre o logaritmo neperiano da riqueza e da densidade por classe de altura, considerando tanto as quatorze classes iniciais quanto as dez classes posteriormente definidas. Os coeficientes de correlação foram praticamente iguais em ambos os casos ($r^2=0,97$ e $0,98$). Os cálculos de diversidade e equitabilidade foram realizados no programa Ecological Methodology (Krebs 1998).

Avaliamos a distribuição da densidade, riqueza, diversidade e equitabilidade de espécies pelos estratos verticais da floresta (classes) a partir de análises de regressão linear e não-linear. Investigamos as relações entre riqueza de espécies x densidade de plantas por classe de

altura, e entre diversidade e equitabilidade por classe de altura. Estas análises foram feitas no programa Excel.

Resultados

Composição de espécies e estrutura da comunidade

Encontramos 179 espécies arbóreas pertencentes a 47 famílias taxonômicas dentre um total de 1.857 indivíduos amostrados, considerando todos aqueles com altura igual ou superior a 1,5 m (Tabela 1). O número de espécies aumentou para 198 ao considerarmos também as arbustivas. Estas espécies foram amostradas apenas para fins de caracterização florística (dados não apresentados) e não as utilizamos nos cálculos de estrutura e diversidade de espécies da comunidade. Os índices de diversidade calculados foram de $H' = 4,25$ nats/indivíduo e $1-D = 0,97$, gerando valores de equitabilidade iguais a $J' = 0,82$ e $E_{1/D} = 0,22$, respectivamente.

Apenas 76 espécies foram comuns a ambos os estratos arbóreo e regenerante, estando as demais restritas a um ou outro estrato. Constatamos que dentre estas espécies, as mais abundantes no estrato arbóreo foram, de uma maneira geral, também abundantes no estrato regenerante (Fig. 2). São elas, *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Mollinedia schottiana*, *Chrysophyllum flexuosum*, *Coussarea accedens*, *Bathysa mendoncae* e *Rustia formosa*, dentre outras. Seis espécies foram excluídas desta análise, visto que são espécies de baixo porte e que, por regra, ocorrem naturalmente em baixa densidade no estrato arbóreo (são elas *Salacia grandifolia*, *Psychotria nuda*, *Rubiaceae 1*, *Rubiaceae 2*, *Ouratea parviflora* e *Gomidesia blanchetiana*).

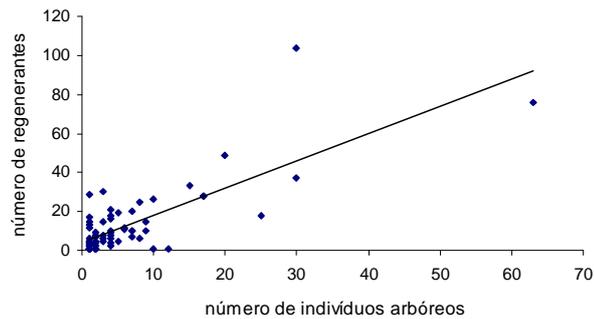


Figura 2. Correlação ($r = 0,78$) entre a o número de indivíduos nos estratos arbóreo e regenerante, para 70 espécies que ocorreram em ambos os estratos na Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Estrutura do estrato arbóreo

Registramos um total de 116 espécies e 35 famílias neste estrato, distribuídas em 507 árvores (1.267 indivíduos/ha). Dentre as espécies amostradas, 40 (34%) foram exclusivas do estrato arbóreo, não aparecendo no regenerante. Estas espécies corresponderam a 13% (68 indivíduos) do total de indivíduos presentes neste estrato.

Os índices de diversidade calculados foram iguais a $H' = 4,0$ e $1-D = 0,97$, com equitabilidade de $J' = 0,84$ e $E_{1/D} = 0,26$. As dez espécies de maior densidade foram *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Mollinedia schottiana*, *Chrysophyllum flexuosum*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla*, *C. accedens*, *Bathysa mendoncaeii*, *Rustia Formosa*, *Syagrus pseudococos* e *Virola bicuhyba*, que também ocorreram de uma maneira geral, com os maiores valores de importância (VI). Estas espécies concentraram 47% do total de plantas amostradas (507 indivíduos), enquanto 45% das espécies (53) ocorreram com apenas um indivíduo e 61% das espécies (71) ocorreram com no máximo dois indivíduos.

As famílias de maior destaque em termos de riqueza florística e densidade de plantas foram Myrtaceae (26 espécies em 82 indivíduos), Rubiaceae (11 em 76), Fabaceae (9 em 20) e Sapotaceae (8 em 40). Arecaceae, apesar de ocorrer com apenas três espécies, deteve o

segundo maior valor de densidade, em função principalmente da abundância de *Euterpe edulis*.

A altura da comunidade arbórea variou entre dois e 35 metros, com alturas mínimas registradas para espécies de baixo porte como *Mollinedia schottiana*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* e *C. accedens* e máximas de 30-35 metros, observada para indivíduos emergentes das espécies *Cryptocaria mandiocana*, *Jacaratia spinosa*, *Eriotheca pentaphylla*, *Cupania oblongifolia* e *Mabea piriri*, dentre outras.

Estrutura do estrato regenerante

Amostramos 139 espécies e 43 famílias no estrato regenerante, dentre um total de 1.350 plantas (3.375 indivíduos/ha). Quase metade destas espécies (63) foi exclusiva deste estrato, não registradas no estrato arbóreo e somaram 18% (245 indivíduos) do total de indivíduos amostrados.

Os valores de diversidade encontrados para o estrato regenerante foram $H' = 4,1$ e $1-D = 0,97$, com respectivas equitabilidades de iguas a $J' = 0,83$ e $E_{1/D} = 0,27$, aparentemente não diferenciando-se significativamente daqueles calculados para o estrato arbóreo. As dez espécies mais abundantes foram *Guapira opposita*, *Gomidesia blanchetiana*, *Euterpe edulis*, *Psychotria nuda*, *Faramea picinguabae*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla*, *Mollinedia schottiana*, *Rustia formosa*, *Garcinia gardneriana* e *Eugenia magnibracteolata*, que concentraram 42,6% dos indivíduos amostrados (1.357), enquanto 32% das espécies (45) ocorreram com apenas um indivíduo e 43,1% (60) foram representadas por não mais que dois indivíduos. As espécies de maior densidade detiveram também, no geral, os maiores valores de importância (VI).

As famílias de maior riqueza florística e densidade de plantas foram Myrtaceae (28 espécies em 338 indivíduos), Rubiaceae (14 em 333), Fabaceae (11 em 48) e Celastraceae (8

em 44). Nyctaginaceae, apesar de representada por apenas uma espécie (*Guapira opposita*), apresentou alta densidade de indivíduos (104).

A altura média registrada para este estrato foi de 3,12 m, com altura máxima de 10,5 m, atribuída às espécies *Euterpe edulis*, *Pausandra morisiana*, *Ecclinusa ramiflora* e *Sorocea jureiana*. Os limites de altura mínima e máxima das plantas para o estrato regenerante foram restringidos pelo próprio critério de inclusão.

Tabela 1. Listagem quantitativa (número de indivíduos) das espécies e famílias amostradas nos estratos arbóreo e regenerante na Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, Ubatuba-SP.

Famílias	Espécies	Número de indivíduos nos estratos	
		Regenerante	Arbóreo
Annonaceae	Annonaceae 1	4	0
	<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	0	1
Apocynaceae	<i>Malouetia arborea</i> (Vell.) Miers.	1	0
Aquifoliaceae	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	0	1
	<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planch.	1	0
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> Marchal (Frodim)	0	1
	<i>Schefflera calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi	1	0
	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	0	4
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	76	63
	<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman	1	12
	<i>Tabebuia obtusifolia</i> (Cham.) Bureau	8	4
Bignoniaceae	<i>Cordia taguahyensis</i> Vell.	15	9
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	8	3
Caricaceae	<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A. DC.	1	0
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	0	1
Celastraceae	Celastraceae 1	2	1
	Celastraceae 2	0	3
	Celastraceae 3	5	0
	<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C. Smith.	6	1
	<i>Maytenus ardisiaefolia</i> Reissek	13	1
	<i>Maytenus</i> sp.1	1	1
	<i>Maytenus</i> sp.2	2	0
	<i>Salacia grandifolia</i> (Mart.) G. Don	14	2
Chrysobalanaceae	<i>Couepia</i> sp.1	0	1

	<i>Couepia venosa</i> Prance	0	1
	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. Ex DC.	1	1
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana)		
Clusiaceae	Zappi	30	3
Combretaceae	<i>Terminalia januaerensis</i> DC.	0	3
	<i>Terminalia</i> sp.	3	0
Cyatheaceae	<i>Alsophila sternbergii</i> (Sternb.) D.S. Conant	0	7
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	20	7
	<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	1	0
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	0	1
	<i>Erythroxylaceae</i> 1	1	0
	<i>Erythroxylaceae</i> 2	1	0
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	1	1
	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Mull. Arg.	0	4
	<i>Mabea piriri</i> Aubl.	6	8
	<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.	10	4
	<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill.	0	1
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	0	1
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	1	0
Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	1	2
	<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	12	1
	Fabaceae 2	1	0
	Fabaceae 3	6	0
	<i>Inga cauliflora</i> Willd.	3	0
	<i>Inga nutans</i> Mart.	0	1
	<i>Inga</i> sp.1	1	1
	<i>Inga</i> sp.3	1	1
	<i>Inga</i> sp.4	1	0
	<i>Swartzia oblata</i> R.S. Cowan	1	2
	<i>Swartzia simplex</i> (Sw.) Spreng.	12	6
	<i>Tachigali denutata</i> (Vogel.) Oliveira-Filho	0	2
	<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	9	4
Indeterminada	Indeterminada 1	1	0
Lauraceae	<i>Cryptocaria mandiocana</i> Meisr.	0	1
	<i>Cryptocaria saligna</i> Mez	5	3
	<i>Cryptocaria</i> sp.	1	0
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	4	0
	Lauraceae 1	0	1
	Lauraceae 2	2	0
	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	4	4
	<i>Ocotea divaricata</i> (Nees) Mez	1	0
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrelensis</i> (Raddi) Kuntze	3	1
Malvaceae	<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A. Robyns	10	9

	<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir.	19	5
Melastomataceae	Melastomataceae 1	2	0
	Melastomataceae 2	2	0
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	1	1
	<i>Trichilia lepdota</i> Mart.	0	2
	<i>Trichilia pallida</i> Sw.	4	0
	<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	15	1
	<i>Trichilia</i> sp.1	1	0
Monimiaceae	<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	2	0
	<i>Mollinedia lamprophylla</i> Perkins	1	2
	<i>Mollinedia olygantha</i> Perkins	18	0
	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	37	30
	<i>Mollinedia</i> sp.1	1	1
	<i>Mollinedia uleana</i> Perkins	0	7
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	0	1
	<i>Brosimum</i> sp.1	5	1
	<i>Brosimum</i> sp.2	1	0
	<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & C.D. Bouché	0	1
	Moraceae 1	2	2
	Moraceae 4	2	0
	Moraceae 5	1	0
	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess.	17	1
	<i>Sorocea jureiana</i> Romaniuc	5	2
	<i>Sorocea</i> sp.1	1	0
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	5	10
	<i>Virola gardneri</i> (A. DC.) Warb.	1	0
Myrsinaceae	<i>Ardisia martiniana</i> Miq.	1	0
	<i>Rapanea</i> sp.1	1	0
	<i>Rapanea</i> sp.2	1	0
Myrtaceae	<i>Calyptrathes lucida</i> Mart. ex DC.	10	0
	<i>Calyptranthes strigipes</i> O. Berg	8	2
	<i>Campomanesia schlechtendaliana</i> (Berg) Nied	1	0
	<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaesrk	0	1
	<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	0	1
	<i>Eugenia cereja</i> D. Legrand	10	7
	<i>Eugenia</i> cf. <i>excelsa</i> O. Berg	0	1
	<i>Eugenia</i> cf. <i>melanogyna</i> (D. Legrand)		
	Sobral	0	2
	<i>Eugenia</i> cf. <i>prasina</i> O. Berg	0	2
	<i>Eugenia fusca</i> O. Berg	26	10
	<i>Eugenia linguaeformis</i> O. Berg	11	6
	<i>Eugenia magnibracteolata</i> Mattos & D. Legrand	29	1

	<i>Eugenia melanogyna</i> (D. Legrand) Sobral	10	0
	<i>Eugenia mosenii</i> (Kasusel) Sobral	0	3
	<i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand	3	0
	<i>Eugenia neoaustralis</i> Sobral	4	1
	<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg	21	4
	<i>Eugenia plicata</i> Nied.	5	1
	<i>Eugenia prasina</i> O. Berg	25	8
	<i>Eugenia subavenia</i> O. Berg	2	4
	<i>Eugenia</i> sp.2	3	0
	<i>Gomidesia blanchetiana</i> O. Berg	88	1
	<i>Marlierea</i> cf. <i>silvatica</i> (Gardner) Kiaersk.	0	2
	<i>Marlierea</i> cf. <i>tomentosa</i> Cambess.	0	1
	<i>Marlierea glazioviana</i> Kiareskou	16	4
	<i>Marlierea obscura</i> O. Berg	7	7
	<i>Marlierea</i> cf. <i>racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	1	0
	<i>Marlierea</i> sp.1	2	0
	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	18	4
	<i>Myrceugenia campestris</i> (DC.) D. Legrand & Kausel	1	0
	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	15	3
	<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	1	0
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	6	3
	<i>Myrciaria</i> sp.1	1	0
	<i>Myrciaria</i> sp.2	4	0
	Myrtaceae 1	9	2
	<i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral	0	1
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	104	30
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> Baill.	25	1
	<i>Ouratea verticillata</i> (Vell.) Engl.	2	0
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	3	0
	<i>Tetrastylidium englerii</i> Schwacke	7	2
Phyllanthaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	2	0
Picramniaceae	<i>Picramnia ciliata</i> Mart.	7	2
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.1	6	0
	<i>Piper</i> sp.2	3	0
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	1	0
Proteaceae	<i>Roupala paulensis</i> Sleumer	0	3
Quinaceae	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.	4	1
Rubiaceae	<i>Alseis floribunda</i> Schott	1	0
	<i>Bathysa australis</i> (A. St.-Hil.) Benth & Hook. f.	1	1
	<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.	28	17
	<i>Coussarea accedens</i> Mull. Arg.	28	17
	<i>Coussarea meridionalis</i> (Vell.) Müll. Arg.	49	20

	var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes		
	<i>Faramea pachyanta</i> Müll. Arg.	0	1
	<i>Faramea picinguabae</i> M. Gomes	59	0
	<i>Ixora heterodoxa</i> Müll. Arg.	7	0
	<i>Psychotria mapoureoides</i> DC.	2	0
	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltldl.) Wawra	70	1
	Rubiaceae 1	21	1
	Rubiaceae 2	7	1
	<i>Rudgea cf. nodosa</i> (Cham.) Benth.	23	0
	<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.	4	2
	<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltldl. ex DC.) Klotzsch	33	15
	<i>Simira sampaioana</i> (Standl.) Steyererm.	0	1
Salicaceae	<i>Casearia cf. obliqua</i> Spreng.	1	0
Sapindaceae	<i>Allophyllus petiolulatus</i> Radlk.	2	0
	<i>Cupania furfuracea</i> Radkl.	0	1
	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	1	2
	<i>Matayba juglandifolia</i> (Cambess.) Radlk.	1	0
	<i>Matayba</i> sp.1	0	1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum cf. gardneri</i> Mart. & Miq.	0	1
	<i>Chrysophyllum cf. paranaense</i> T.D. Penn.	1	1
	<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.	18	25
	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. e Eichler	2	1
	<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	6	4
	<i>Micropholius crassipedicelata</i> (Mart. & Eichl.) Pierre	0	2
	<i>Pouteria psanmophylla</i> (Mart) Radlk.	0	1
	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	5	5
Siparunaceae	<i>Siparuna</i> sp.	5	0
Solanaceae	Solanaceae 1	4	0
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	10	7
	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	0	1
Verbenaceae	<i>Aegiphylla sellowiana</i> Cham.	1	0
	Total de indivíduos	1.350	507
	Total de espécies	139	116
	Total de espécies exclusivas	63	40

Estrutura vertical

A estrutura vertical representada pela distribuição das alturas em ordem crescente mostrou-se semelhante em ambos os estratos arbóreo e regenerante (Fig. 3 e 4). Para o estrato arbóreo, no entanto, a curva inicia-se com rápido crescimento, enquanto no regenerante o crescimento inicial é lento. Esta característica se explica pelo fato de que poucos indivíduos de baixo porte entraram na amostragem do estrato arbóreo, restringidos pelo critério de inclusão ($PAP \geq 15$ cm), como esperado.

A curva resultante da junção dos dois estratos, ou seja, aquela formada por todos os indivíduos regenerantes e adultos com altura superior a 1,5 m (independente do PAP) é mostrada no gráfico da figura 5. De um modo geral, nota-se que a grande maioria dos indivíduos amostrados (89,7%) esteve presente entre alturas de 1,5 a 10 metros, enquanto o restante (10,3%) distribuiu-se em alturas superiores a estas, constituindo o dossel a cerca de 15 metros e os estratos emergentes acima desta altura.

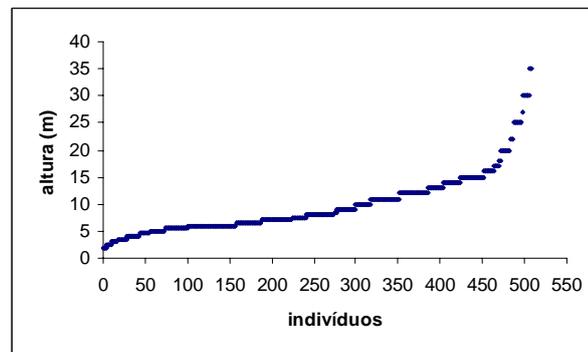


Figura 3. Alturas em ordem crescente de todos os indivíduos com $PAP \geq 15$ cm (estrato arbóreo) em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.

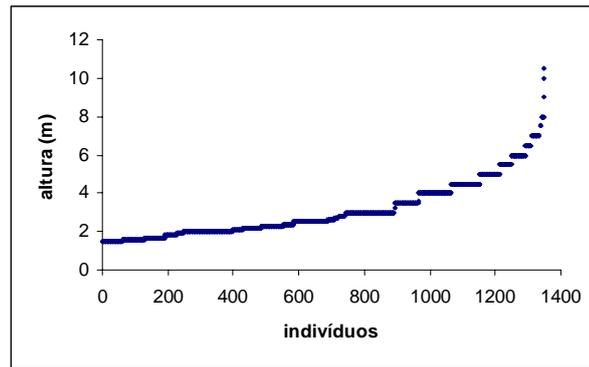


Figura 4. Alturas em ordem crescente de todos os indivíduos com PAP < 15 cm e altura maior que 1,5 m (estrato regenerante) em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.

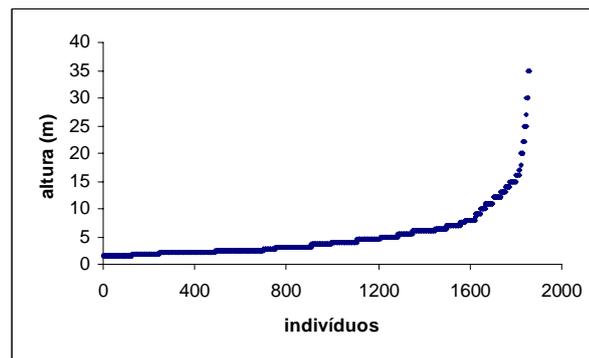


Figura 5. Altura em ordem crescente de todos os indivíduos com altura maior que 1,5 m (estratos arbóreo e regenerante) em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa em Picinguaba, Ubatuba, SP.

Distribuição vertical da riqueza e diversidade

A distribuição dos indivíduos em classes de altura mostrou que a maior riqueza florística esteve concentrada nas classes de menores alturas (Fig. 6a,b). Os valores de riqueza e densidade considerando as dez classes de altura distribuíram-se, respectivamente, da seguinte maneira: 129 espécies e 1.108 indivíduos (classe 1), 94 e 388 (classe 2), 54 e 151 (classe 3),

30 e 54 (classe 4), 31 e 52 (classe 5), 24 e 48 (classe 6), 16 e 20 (classe 7), 13 e 15 (classe 8), 10 e 11 (classe 9) e 9 e 10 (classe 10).

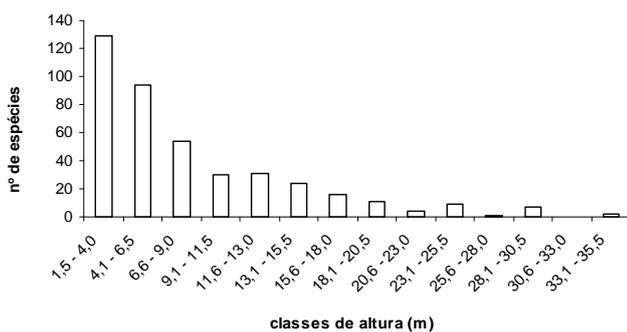
A distribuição dos valores de riqueza e densidade por classe de altura seguiu uma função potência (Fig. 7). Para obtermos os parâmetros da função potência, aplicamos o logaritmo neperiano à função (Vieira 2003). Ajustamos também uma regressão linear simples a partir do logaritmo neperiano de Y contra o logaritmo neperiano de X (Fig. 8). Os valores de r^2 obtidos para as funções (potência e linear) foram iguais a 0,98. As equações que descrevem estas curvas representam o modelo de relação entre a riqueza e a densidade de plantas nas diferentes classes de altura consideradas. Estas funções podem ser interpretadas como estimadores da riqueza a partir da densidade de plantas por classe de altura, neste ambiente.

A equitabilidade (Simpson) aumentou linearmente com o aumento das classes de altura ($r^2 = 0,90$), de modo que quanto maior a classe de altura considerada, maior a proporcionalidade na distribuição dos indivíduos entre as espécies (Fig. 9). A equitabilidade foi relacionada à densidade de plantas por classe de altura a partir de uma função potência (Fig. 10).

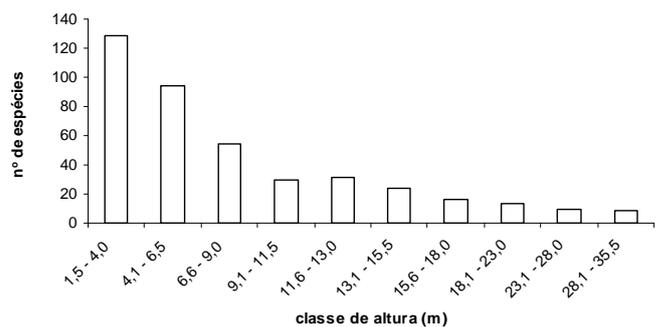
Os índices de diversidade de Shannon-Wiener (H') e Simpson ($1-D$) por classe de altura diminuiu de modo linear a partir da classe 1 em direção a classe 10, com valores máximos de $H' = 4,06$ e $D = 0,97$ (classe 1) e mínimos de $H' = 2,16$ e $D = 0,89$ (classe 10) (Fig. 11 e 12).

Tabela 2. Classes de tamanho definidas na estratificação vertical da Floresta Ombrófila Densa de Picinguaba, onde N_{spp} = número de espécies, N_{ind} = número de indivíduos, H' = diversidade de Shannon, D = diversidade de Simpson e $E_{1/D}$ = Equitabilidade de Simpson.

Classes de altura (m)	N_{spp}	N_{ind}	H'	D	$E_{1/D}$
Classe 1 (1,5 – 4)	129	1.108	4,06	0,970	0,261
Classe 2 (4,1- 6,5)	94	388	3,85	0,963	0,290
Classe 3 (6,6 – 9,0)	54	151	3,60	0,961	0,474
Classe 4 (9,1 – 11,5)	30	54	3,14	0,943	0,586
Classe 5 (11,6 – 13,0)	31	52	3,23	0,950	0,651
Classe 6 (13,1 – 15,5)	24	48	2,88	0,924	0,545
Classe 7 (15,6 – 18,0)	16	20	2,69	0,937	0,833
Classe 8 (18,1 – 23,0)	13	15	2,52	0,920	0,911
Classe 9 (23,1 – 28,0)	10	11	2,27	0,892	0,931
Classe 10 (28,1 – 35,0)	9	10	2,16	0,890	0,926
Total	179	1.857	4,25	0,97	0,22



a)



b)

Figura 6. Distribuição da riqueza de espécies arbóreas por classe de altura (entre 1,5 e 35 m) em 0,4 ha de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP: a) distribuição da riqueza em 14 classes de altura e; b) em 10 classes de altura.

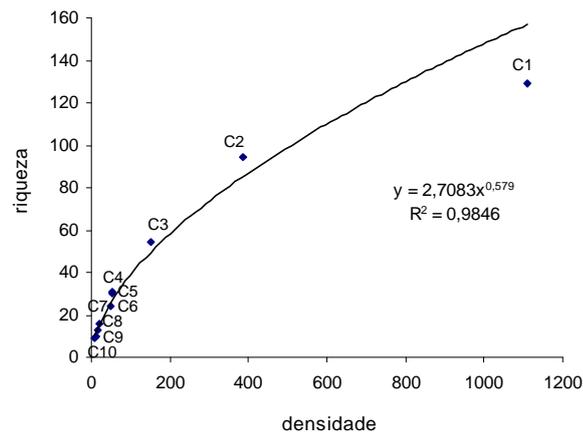


Figura 7. Relação ($r^2 = 0,98$) entre valores de riqueza (número de espécies) e densidade de plantas por classes de altura (C1 a C10), representada pela função potência $y = 2,7083x^{0,579}$.

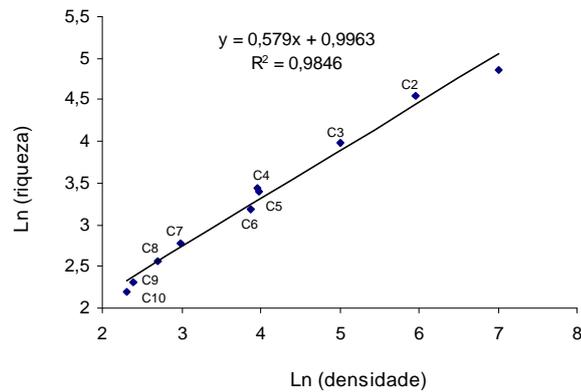


Figura 8. Relação entre os valores de riqueza (número de espécies) e densidade de plantas por classes de altura (C1 a C10), transformados pelo logaritmo neperiano ($r^2 = 0,98$), representada pela função linear $y = 20,579x + 0,9963$.

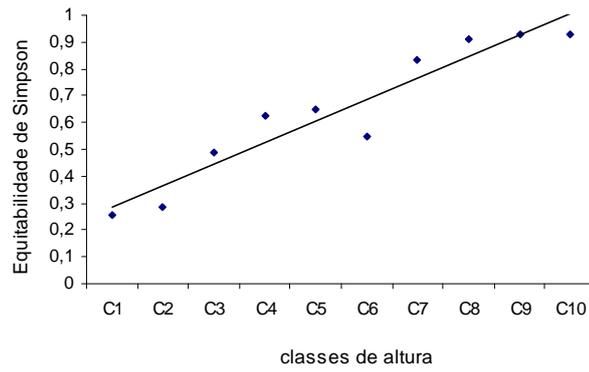


Figura 9. Relação linear crescente ($r^2 = 0,903$) entre os valores de equitabilidade de Simpson ($E_{1/D}$) e o aumento das classes de altura (C1 a C10).

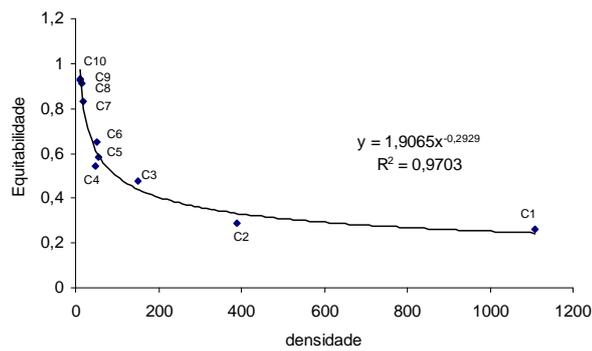


Figura 10. Relação ($r^2 = 0,97$) entre os valores de equitabilidade de Simpson ($E_{1/D}$) e densidade de plantas por classes de altura (C1 a C10), representada pela função potência $y = 1,9065x^{-0,2929}$.

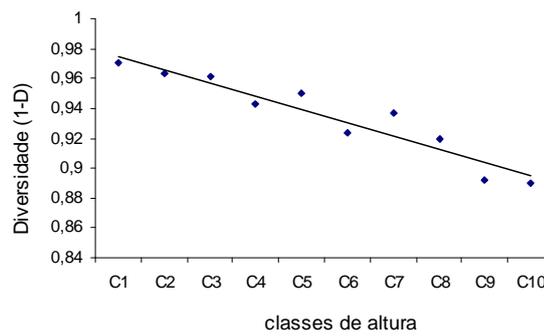


Figura 11. Relação linear decrescente ($r^2 = 0,91$) entre os valores de diversidade de Simpson (1-D) e o aumento das classes de altura (C1 a C10).

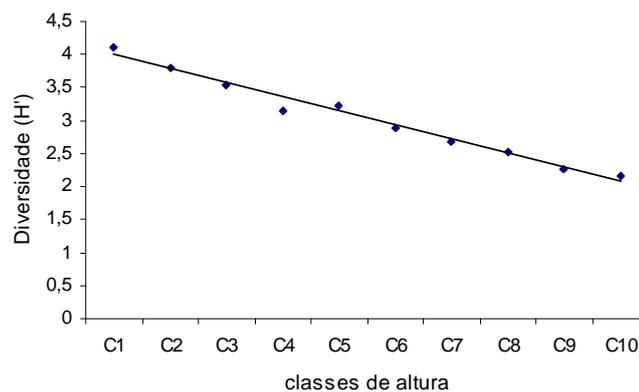


Figura 12. Relação linear decrescente ($r^2 = 0,98$) entre os valores de diversidade de Shannon (H') e o aumento das classes de altura (C1 a C10).

Discussão

Encontramos elevados valores de riqueza (179 espécies) e diversidade ($H' = 4,25$) para a comunidade de espécies arbóreas, incluindo indivíduos adultos e regenerantes. Ao definirmos dois critérios de amostragem, detectamos maior riqueza florística para o estrato regenerante em relação ao arbóreo. O número de espécies em comum entre os dois estratos foi baixo

(menor que 43% do total), demonstrando que ambos contribuíram para a riqueza total a partir de um grande número de espécies exclusivas. A ocorrência de algumas espécies arbóreas somente nos estágios regenerantes indicou, por consequência, a presença de indivíduos adultos (reprodutivos) destas espécies em áreas mais ou menos próximos à área de amostragem, aumentando assim nossa estimativa de espécies arbóreas em escala local em relação ao amostrado pelo critério de inclusão definido para o estrato arbóreo.

Dentre as espécies comuns a ambos os estratos, constatamos que as mais abundantes no estrato arbóreo, de uma maneira geral, mantiveram variações de densidade proporcionais nos estratos regenerantes. Apesar de não termos investigado os padrões reprodutivos das espécies, podemos esperar que a maior abundância de indivíduos de determinada espécie no estrato arbóreo implique na maior abundância de indivíduos em idade reprodutiva (adultos), o que explicaria, em parte, a maior ocorrência de indivíduos no estrato regenerante. Relações positivas significativas entre a abundância de indivíduos adultos e a variação na abundância de indivíduos regenerantes foram detectadas por Comita et al. (2007) em uma floresta tropical na Ilha de Barro Colorado, no Panamá.

As espécies *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Mollinedia schottiana*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* e *Rustia formosa* são exemplos de espécies que ocorreram com elevada densidade em ambos os estratos, mostrando alta capacidade de regeneração neste ambiente. Em um levantamento realizado na Floresta Atlântica Ombrófila Densa do litoral sul do Estado de São Paulo, Oliveira et al. (2001) verificaram que *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Eriotheca pentaphylla* e *Tabebuia obtusifolia* foram abundantes na regeneração natural local, o que também foi constatado no presente estudo, principalmente para as três primeiras. Estes resultados indicam que estas espécies apresentam bom potencial na regeneração natural em áreas de Floresta Ombrófila Densa onde ocorrem.

Com relação à diversidade de espécies nos estratos regenerantes, alguns levantamentos realizados em outras áreas de Floresta Atlântica revelaram valores (H') iguais a 3,55 (Oliveira et al. 2001), 3,38 (Meira Neto & Martins 2003) e 3,7 (Alves & Metzger 2006), menores que o encontrado neste trabalho (4,1). Há de se considerar, no entanto, que as comparações são limitadas pelas diferenças metodológicas (incluindo critério de inclusão) entre os levantamentos, oferecendo apenas um panorama geral da diversidade entre áreas. Além do mais, Oliveira et al. 2001 e Alves & Metzger (2006) amostraram trechos de florestas secundárias, o que explica, em parte, os menores valores encontrados. Estes dois trabalhos foram realizados em áreas de Floresta Ombrófila Densa do Estado de São Paulo, correspondendo, respectivamente às formações (*sensu* Veloso et al. 1991) Terras Baixas e Montana. Em um estudo realizado de forma metodologicamente padronizada, Nicotra et al. (1999) encontraram maiores valores de abundância e riqueza de espécies em estratos regenerantes de florestas maduras em comparação com florestas secundárias na Costa Rica.

Constatamos que o número de espécies por classe de altura variou de acordo com a densidade, de modo que houve decréscimo do número de plantas acompanhado pela diminuição da riqueza ao longo do gradiente vertical estrutural da vegetação. O grande número de espécies arbóreas presentes nas classes de menores alturas revelou valores de diversidade altos, apesar de as equitabilidades terem sido baixas. Nestas classes, a alta densidade de plantas pode ser atribuída principalmente à elevada abundância relativa de poucas espécies (o que determinou as baixas equitabilidades), representadas por indivíduos regenerantes (como *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Rustia formosa*, *Sloanea guianensis*, *Eugenia oblongata*, *Marlierea tomentosa*, dentre outros), além de algumas espécies de arvoretas tipicamente de baixo porte que habitam os estratos inferiores da floresta (como *Mollinedia schottiana*, *Psychotria nuda*, *Faramea picinguabae*, *Gomidesia blanchettiana*, *Salacia grandifolia*, dentre outras).

Oliveira & Amaral (2005) avaliaram a regeneração natural em diferentes classes de altura, com limite de DAP máximo de 10 cm, em um trecho de floresta amazônica de terra firme, onde também encontraram valores decrescentes de diversidade com aumento da altura. Neste estudo os autores amostraram espécies de hábito arbóreo, arbustivo e herbáceo, além de lianas. Ainda assim, em termos comparativos, o índice de diversidade encontrado para a classe 1 de altura em nosso trabalho ($1,5 \text{ m} \leq h \leq 4 \text{ m}$), igual a 4,06, foi superior ao determinado por Oliveira & Amaral (2005), igual a 2,87 para a classe amostral de tamanho equivalente ($1,5 \text{ m} \leq h < 3 \text{ m}$). Diferentemente dos nossos resultados, os valores de diversidade por classes de altura, determinados por Oliveira et al. (2001) para um trecho de floresta Atlântica no litoral de São Paulo, não apresentaram nenhum tipo de tendência ou padrão, o que talvez esteja associado ao fato de a vegetação tratar-se de uma formação secundária que estava em regeneração há cerca de 50 anos no momento do estudo.

A importância da estrutura vertical da vegetação para a regeneração natural foi demonstrada por Montgomery & Chazdon (2001). Neste estudo, conduzido na Costa Rica, os autores detectaram que a disponibilidade de luz a 0,75 m do nível do solo, foi fortemente influenciada pela densidade de arbustos e árvores jovens com altura superior a 1 m e DAP menor que 5 cm (classe equivalente ao estrato regenerante no presente estudo). Constataram também que pequenas variações na intensidade de luz no nível do sub-bosque, mesmo na ausência de clareira, foram suficientes para afetar significativamente o recrutamento das espécies estudadas. As diferentes respostas fotossintéticas entre as espécies comparadas deram-se principalmente na forma de crescimento da biomassa aérea ou da biomassa subterrânea (Montgomery & Chazdon 2001). Segundo estes autores, o sucesso em atingir o dossel depende não só do crescimento vertical (ver Poorter et al. 1999), mas também do tempo de sobrevivência da espécie em condições de baixa luminosidade. Correlações positivas entre o investimento no crescimento da raiz e o tempo de sobrevivência de

indivíduos regenerantes foram encontradas por Kitajima (1994) em um estudo em florestas tropicais. Outros autores demonstraram que indivíduos jovens de espécies arbóreas podem permanecer por décadas no sub-bosque da floresta, sendo capazes de retomar o crescimento em condições de maior luminosidade como, por exemplo, a partir da formação de clareiras no dossel (Hubbell 1998 apud Montgomery & Chazdon 2002; Antos et al. 2005).

No âmbito da escassez de dados relativos à regeneração natural de espécies arbóreas em trechos de florestas maduras na Floresta Atlântica, nossos resultados oferecem bases para um estudo em dinâmica da comunidade a longo prazo e, por conseguinte, subsídios na forma de referenciais para a compreensão de modelos de conservação de florestas de encosta da Serra do Mar no Estado de São Paulo.

De um modo geral, constatamos elevada complexidade florístico-estrutural entre os diferentes estratos que compõe o perfil vertical da comunidade florestal analisada. Nossa escala de análise proporcionou um panorama mais completo sobre a distribuição da riqueza e da diversidade de espécies arbóreas entre estratos verticais na Floresta Atlântica Ombrófila Densa de Picinguaba, tendo revelado valores surpreendentemente altos de riqueza e diversidade de espécies na comunidade.

Referências bibliográficas

- Alves, L.F.; Metzger, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica** **6**(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00406022006>.
- Amaral, I.L.; Matos, F.D.A. & Lima, J. 2000. Composição forística e estrutura de um hectare de floresta densa de terra firme no Rio Uatumã, Amazônia, Brasil. **Acta Amazonica** **30**: 377-392.
- Antos, J.A.; Guest, H.J. & Parish, R. 2005. The tree seedling bank in na ancient montane forest: stress tolerators in a productive habitat. **Journal of Ecology** **93**: 536-543.
- APG II - Angiosperm Phylogeny Group II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** **141**: 399-436.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. **Ecology** **65**(6): 1705-1712.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2007. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre, Artmed.
- Benitez-Malvido, J. & Martinez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation in understorey plant species richness in Amazonia. **Conservation Biology** **17**: 389-400.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology** **12**: 380-389.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of Treefall Gap and Its Effect on Measures of Forest Dynamics. **Biotropica** **14**: 158-159.
- Brokaw, N.V.L. & Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. **Ecology** **70**(3): 538-541.

- Comita, L.S.; Aguilar, S.; Perez, R.; Lao, S. & Hubbell, S.P. 2007. Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. **Journal of Vegetation Science** **18**: 163-174.
- De Steven, S. & Wright S.J. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical tree species. **Ecology** **83**(8): 2315-2327.
- Dupuy, J.M., Chazdon, R.L. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. **Forest Ecology and Management** **255**: 3716-3725.
- Gandolfi, S.; Joly, C.A. & Rodrigues, R.R. 2007. Permeability-Impermeability: canopy tree as biodiversity filters. **Scientia Agricola** **64**(4): 433-438.
- Grombone-Guaratini, M.T. & Rodrigues, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **18**: 759-774.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical Forest Dynamics. **Biotropica** **12**(suppl.): 23-30.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R.R. 2000. Similaridade florística entre áreas de Floresta Atlântica no Estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology** **4**: 71-81.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**: 501-528.
- Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2008. Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. **3º Relatório do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**. Processo Fapesp 03/12595-7.
- Krebs, C.J. 1998. **Ecological Methodology**. Addison-Welsey Longman.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocations patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**: 419-428.

- Laurance, W.F. 2008. **Conserving the hottest of the hotspots**. Biological Conservation . No prelo.
- Leigh, E.G.J.; Davidar, P.; Dick, C.W.; Puyravaud, J.; Terborgh, J.; ter Steege, H. & Wright, S.J. 2004. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?. **Biotropica** **36**(4): 447-473.
- Leitão Filho, H.F. 1993. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão**. Universidade Estadual Paulista, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lima Filho, D.A.; Revilla, J.; Amaral, I.L.; Matos, F.D.A.; Coelho, L.S.; Ramos, J.F.; Silva, G.B. & Guedes, J.O. 2004. Aspectos florísticos de 13 hectares da área de Cachoeira Porteira-PA. **Acta Amazonica** **34**(3): 415-423.
- Louda, S.M. & Collinge, S.K. 1992. Plant Resistance to Insect Herbivores: a Field Test of the Environmental Stress Hypothesis. **Ecology** **73**(1): 153-169.
- Mantovani, W; Rodrigues, R.R.; Rossi, L.; Romaniuc-Neto, S.; Catharino, E.L.M. & Cordeiro, I. 1990. A vegetação na serra do Mar em Salesópolis, SP. Pp. 304-313. In: **Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste brasileira**, 2. São Paulo. Anais. Academia de Ciências do estado de São Paulo. v.I.
- Martinez-Ramos, M.; Alvarez-Buylla, E. & Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. **Ecology** **70**(3): 555-558.
- Matos, F.D.A. & Amaral, I.L. 1999. Análise ecológica de um hectare em Floresta Ombrófila Densa de Terra Firme, Estrada da Várzea, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica** **29**(3): 365-379.
- Meira-Neto, J.A.A. & Martins, F.R. 2003. Estrutura do sub-bosque herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura, uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Viçosa-MG. **Revista Árvore** **27**(4): 459-471.

- Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2001. Forest structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. **Ecology** **82**(10): 2707-2718.
- Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical seedlings in the absence of canopy gaps. **Oecologia** **131**: 165-174.
- Muller-Dombois, D. & Ellemberg, H. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York, Wiley and Sons.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**: 852-858.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B. 1999. Spational Heterogeneity of Light and Wood Seedling Regeneration in Tropical Wet Forests. **Ecology** **80**(6): 1908-1926.
- Oliveira, R.J.; Mantovani, W. & Melo, M.M.R.F. 2001. Estruturo do componente arbustivo-arbóreo da Floresta Atlântica de Encosta, Peruíbe, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **15**(3): 391-412.
- Oliveira, A.N. & Amaral, I.L. 2005. Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica** **35**(1): 1-16.
- Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J. & Woll, H. 2003. Architecture of 53 Rain Forest Tree Species Differing in Adult Stature and Shade Tolerance. **Ecology** **84**(3): 602-608.
- Rodrigues, R.R.; Morellato, L.P.C.; Joly, C.A. & Leitão Filho, H.F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata mesófila semidecídua, na serra do Japi, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **12**: 71-84.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H.F.; César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **22**(1): 31-42.

- Shepherd, G.J. 1995. **FITOPAC 1. Manual do usuário**. Departamento de Botânica. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- Veloso, H.P.; Klein, R.M. 1968. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do Sul do Brasil. **Sellowia** **20**: 53-126.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. **Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal**. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Vieira, S.A.; Alves, L.F.; Aidar, M.P.M.; Araújo, L.S.; Baker, T.; Batista, J.L.F.; Campos, M.C.R.; Camargo, P.B.; Chave, J.; Delitti, W.B.; Higuchi, N.; Honório, E.; Joly, C.A.; Keller, M.; Martinelli, L.A.; de Mattos, E.A.; Metzker, T.; Phillips, O.; Santos, F.A.M.; Shimabukuro, M.T.; Silveira, M. & Trumbore, S.E. 2008. Estimativas de biomassa e estoque de carbono: o caso da Mata Atlântica. **Biota Neotropica** **8**(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n2/pt/abstract?point-of-view+bn00108022008>.
- Wright, S.J., Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** **130**: 1-14.

Capítulo 3

Análise das variações florísticas ao longo de um gradiente latitudinal da Floresta

Atlântica Ombrófila Densa em regiões costeiras do Sudeste e Sul do Brasil

Resumo – Investigamos as relações de similaridade florística entre diferentes áreas de Floresta Atlântica Ombrófila Densa de Terras Baixas e Submontana distribuídas pelo gradiente latitudinal das regiões Sudeste e Sul do Brasil, nos estados do Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina. Nosso objetivo foi verificar se há e, de que maneira se dá o padrão de distribuição latitudinal da flora arbórea neste trecho. Construimos duas matrizes considerando a presença/ausência e a densidade relativa das espécies encontradas em um total de 28 trabalhos selecionados na literatura. Aplicamos análises multivariadas (Cluster, DCA e TWINSpan) para investigar as relações de dissimilaridade florística entre as amostras. A distribuição das espécies foi avaliada através da frequência de ocorrência (Fr) entre amostras e da amplitude latitudinal (AL) alcançada. Registramos 836 táxons identificados em nível de espécie, dentre um total de 31.240 árvores. Apenas quatro espécies (0,5%) ocorreram com elevada frequência, enquanto a maioria (83,4%) ocorreu com baixa frequência (menos de 20% das áreas). Poucas espécies (onze ou 1,3%) atingiram amplitude latitudinal máxima de 6°. As análises multivariadas detectaram um gradiente latitudinal de dissimilaridade florística, com maiores discrepâncias observadas entre as florestas do Rio de Janeiro e de Santa Catarina, enquanto as florestas do estado de São Paulo situaram-se no meio do gradiente. Nossos resultados mostraram que as Florestas Atlânticas de Terras Baixas e Submontana de trechos das regiões Sudeste e Sul do Brasil apresentam elevada diversidade regional (beta) de espécies e que as dissimilaridades tendem a seguir o gradiente latitudinal.

Palavras-chave: Floresta Atlântica, gradiente latitudinal, similaridade, análise multivariada.

**Analysis of the floristic variation along a latitudinal gradient from the Atlantic Rain
Forest in coastal regions of Southeast and South Brazil**

Abstract - We investigated the floristic similarity relationships between different Atlantic Lowland and Submontane Rain Forest areas distributed by the latitudinal gradient from South and Southeast regions of Brazil, on Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná and Santa Catarina states. Our aims were to verify the existence of patterns on latitudinal tree flora distribution and how it occurs. We constructed two matrices considering presence/absence and relative density of species found in a total of 28 selected surveys reported in the literature. Multivariate analysis (Cluster, DCA and TWINSpan) were applied in order to investigate the floristic dissimilarity relations between samples. The species distribution was assessed by frequency of occurrence (Fr) between samples and latitudinal range (AL) achieved. 836 taxa were identified at species level, among a total of 31,240 trees. Only four species (0.5%) occurred with high frequency, while the majority (83.4%) occurred with low frequency (less than 20% of areas). Few species (eleven or 1.3%) reached maximum latitudinal extent of 6°. The multivariate analysis revealed a latitudinal gradient of floristic dissimilarity, with greater differences observed between the flora of Rio de Janeiro and Santa Catarina, while the forests of São Paulo state were located in the middle of the gradient. Our results showed that the Atlantic Lowland and Submontane Rain Forests stretches of South and Southeast regions of Brazil have high species regional diversity (beta) and that the dissimilarities tend to follow the latitudinal gradient.

Keywords: Atlantic Rain forest, latitudinal gradient, similarity, multivariate analysis.

Introdução

A Floresta Atlântica distribuía-se por uma extensa faixa latitudinal ao longo de serras e planícies da costa brasileira, do estado do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, atingindo porções interioranas na região Sudeste e Sul do Brasil, como ao longo da bacia do Rio Paraná, de acordo com sua definição mais ampla - Mata Atlântica *sensu lato* (Joly et al.; Oliveira-Filho & Fontes 2000). Neste conjunto de formações fitofisionômicas, que incluem as Florestas Estacionais Semi-decíduas e as Florestas Mistas (com *Araucaria*), localizadas principalmente no interior do continente, destacam-se pelo porte e exuberância a Floresta Atlântica Ombrófila Densa (*sensu* Veloso et al. 1991).

A diferenciação florística entre as Florestas Ombrófilas Densas e as Florestas Estacionais Semi-decíduas é atribuída principalmente a fatores climáticos como a sazonalidade no regime de chuvas (duração do período seco, relacionado à distância do oceano) e as temperaturas anuais médias (Oliveira-Filho & Fontes 2001). Para o Estado de São Paulo, Torres et al. (1997) demonstraram haver uma diferenciação florística entre as florestas litorâneas (Ombrófilas Densas), onde a precipitação anual é superior a 2000 mm e não há estação seca, e as florestas do interior (Semi-Decíduas), sujeitas a um regime de chuvas com precipitação anual média de 1400 mm e um período de seca bem definido.

Salis et al. (1995) e Torres et al. (1997) verificaram a importância da influência da altitude para a diferenciação florística entre Florestas Semi-decíduas do interior do Estado de São Paulo. Em relação às Florestas Ombrófilas Densas, Ivanauskas et al. (2000) e Scudeller et al. (2001) detectaram a ocorrência de duas regiões distintas, a do Planalto Atlântico e a da Província Costeira. A distribuição da flora ao longo destes compartimentos geomorfológicos é correlacionada principalmente às variáveis altitude, temperatura e precipitação anual média (Scudeller et al. 2001).

Como já documentado por Oliveira-Filho & Fontes (2000), o trecho que se estende da costa sudeste de São Paulo em direção ao norte do estado do Rio de Janeiro é climaticamente marcado pela diminuição da precipitação anual, com climas mais secos se estabelecendo na região de Campos dos Goytacazes-RJ, por influência da fria corrente oceânica que alcança o litoral de Cabo Frio-RJ (Ab'Sáber 2003). Nesta região, as Florestas Ombrófilas Densas praticamente desaparecem, dando lugar às Florestas Estacionais Semidecíduais, que neste ponto alcançam a costa. Este quadro se estende até o Espírito Santo, onde as Florestas Ombrófilas Densas voltam a aparecer, em direção ao clima quente e úmido do sudeste da Bahia, a hiléia baiana (Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Apesar dos importantes resultados já levantados em relação à composição e distribuição das espécies que compõem a Floresta Atlântica no Estado de São Paulo (*e.g.* Mantovani 1993; Leitão Filho 1993; Ivanauskas et al. 2000; Sanchez 1999; Guilherme 2003; Joly & Martinelli 2008), ainda não estão bem esclarecidas as relações de similaridades e diferenças florísticas entre as florestas paulistas e aquelas situadas ao norte, no Rio de Janeiro, e ao sul, nos Estados de Paraná e Santa Catarina. Nesse sentido não sabemos, por exemplo, se a flora do litoral norte de São Paulo é mais similar à flora do litoral sul deste estado ou à flora do Rio de Janeiro, geograficamente mais próxima.

Neste trabalho, analisamos a distribuição de espécies arbóreas e os padrões de similaridade florística entre diferentes áreas de Floresta Ombrófila Densa amostradas ao longo da região costeira dos estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Paraná e Santa Catarina para responder às seguintes questões: 1) Existe algum padrão de dissimilaridade florística ao longo do gradiente latitudinal analisado? 2) As variações florísticas neste gradiente têm relação com a distância geográfica entre as áreas consideradas?

Material e métodos

Levantamento e seleção de estudos

Para a análise das relações florísticas foram selecionados trechos de Floresta Ombrófila Densa amostrados ao longo da região costeira dos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Paraná e Santa Catarina (Figura 1), procurando envolver a maior parte do gradiente localizado entre a região norte do Rio de Janeiro, onde há interrupção da Floresta Ombrófila Densa (Joly et al. 1999; Oliveira-Filho et al. 2000) e o Estado de Santa Catarina, considerado o limite Sul da Mata Atlântica segundo Leitão Filho (1987), a partir de onde as formações florestais estariam mais relacionadas às extensões das matas de planalto da região sul. As amostras estão inseridas entre os paralelos 21° e 27° S, que correspondem às áreas mais ao norte e mais ao sul do trecho analisado, respectivamente localizadas nos estados do Rio de Janeiro (município de Campo dos Goytacazes) e de Santa Catarina (município de São Pedro de Alcântara).



Figura 1. Localização das áreas amostrais no trecho analisado de Floresta Atlântica Ombrófila Densa ao longo da costa Sul e Sudeste do Brasil.

Construímos uma matriz de espécies a partir de um total de 28 trabalhos encontrados na literatura referentes a áreas de Floresta Ombrófila Densa localizadas no trecho de interesse. Alguns critérios foram estabelecidos para a seleção dos trabalhos: primeiro, utilizamos apenas aqueles inseridos entre altitudes baixas a moderadas (5 – 500 metros acima do nível do mar) da região costeira atlântica analisada, dentro das formações definidas como Terras Baixas e Submontana (*sensu* Veloso et al. 1991); segundo, utilizamos apenas os trabalhos que apresentaram listagem fitossociológica ou florística contendo informações básicas como, localização e tamanho da área amostral, critério de inclusão utilizado no levantamento e o hábito das espécies amostradas (arbóreo, arbustivo, etc) (Tabela 1).

As possíveis sinonímias entre espécies foram revistas através do banco de dados disponível no *site* do *Missouri Botanical Garden* (www.tropicos.org). Táxons não identificados em nível de espécie não foram utilizados nas análises, de forma a não superestimar o número total de espécies, uma vez que ao somarmos morfoespécies estaríamos desconsiderando a possibilidade de esta já ter sido amostrada e identificada em nível de espécie em um dos outros trabalhos.

Análise de dados

Aplicamos análises multivariadas de ordenação e agrupamento para avaliar as similaridades florísticas entre as áreas. Desta forma, verificamos as relações (ordenações) entre variáveis e objetos através de uma DCA (Detrended Correspondence Analysis) (Hill & Gauch 1980) e os agrupamentos entre áreas a partir de análises de Cluster (utilizando o coeficiente de Jaccard como medida de distância e média de grupo como método de ligação) e TWINSpan (Two Way Indicator Species Analysis) (Gauch & Whittaker 1981). As análises foram geradas a partir de uma matriz de dados binários (presença/ausência) constituída por 836 espécies dentre um total de 28 áreas. Aplicamos também uma DCA considerando apenas

as espécies ocorrentes em mais de uma área amostral (pelo menos duas). A fim de detectarmos variações florístico-estruturais entre as áreas, aplicamos uma DCA para uma matriz de densidade relativa por espécie. A densidade relativa (número de plantas da espécie 'i' em relação ao total de plantas na amostra) foi utilizada de forma a diminuir as variações resultantes do tamanho da área amostral (Scudeller et al. 2001). Um dos trabalhos selecionados não apresentou listagem fitossociológica (Carvalho et al. 2006) e, portanto, a matriz final de densidade relativa foi constituída por 27 áreas e 797 espécies. É preciso ainda ressaltar que os dados de densidade relativa referentes às áreas amostradas por Moreno et al. (2002) não são para todas as espécies encontradas, uma vez que os autores não apresentaram a listagem fitossociológica completa.

Para verificar a frequência (Fr) e a amplitude latitudinal (AL) de distribuição das espécies, adotamos a proposta apresentada em Scudeller et al. (2001), em que: $FR_i = (N_i/N) \cdot 100$, onde N_i é número de áreas em que a espécie 'i' ocorreu e N é o número total de áreas amostrais; AL é a diferença (em minutos) entre os valores de máxima e mínima latitude em que as espécies ocorreram. Quanto a frequência de ocorrência no total de amostras, as espécies foram classificadas em muito frequentes ($Fr \geq 80\%$), intermediárias ($20 \leq Fr < 80\%$) ou pouco frequentes ($Fr < 20\%$).

Tabela 1. Listagem dos 28 levantamentos realizados em Floresta Atlântica Ombrófila Densa em regiões serranas e de planície dos estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio de Janeiro, utilizados neste trabalho. São apresentadas as Coordenadas Geográficas em latitude Sul (S) e longitude Oeste (W), a Altitude em metros (m), o Método utilizado no levantamento (P – parcelas; Q – ponto quadrante) e tamanho da área amostral, o Critério de inclusão (DAP - diâmetro a altura do peito), o Total de espécies na área (Tsp) e o Total de espécies utilizado nas análises (Tspa) e os respectivos autores de cada trabalho.

Localidade	Sigla	Coordenadas Geográficas (S/W)	Altitude (m)	Método/ área	DAP (cm)	Tsp	Tspa	Referências
Picinguaba	PB/SP	23°22'/24°48'	35-55	P/1	4,8	137	122	Assis et al. (em prep.)
Picinguaba	PD/SP	23°22'/24°48'	40-70	P/1	4,8	162	135	Prata (Capítulo I)
Picinguaba	PE/SP	23°22'/24°48'	70-90	P/1	4,8	142	130	Campos 2008
Picinguaba	Prip/SP	23°22'/24°48'	100	P/0,4	6,36	120	107	Sanchez 1999
Picinguaba	Penc/SP	23°22'/24°48'	100	P/0,4	4,8	98	91	Gianotti (em Sanchez 2001)
Ubatuba	Uba/SP	23°27'/45°04'	20-190	Q/160	10	123	100	Silva & Leitão Filho 1982
Cubatão	Cub/SP	23°54'/46°25'	0-100	P/0,4	6,4	126	125	Leitão Filho 1993
Saibadela	Sa1/SP	24°14'/48°04'	120	P/0,99	5	140	132	Guilherme 2003
Saibadela	Sa2/SP	24°14'/48°04'	92	P/0,99	5	135	129	Guilherme 2003
Pariquera-Açú	Pa1/SP	24°36'/47°53'	30-40	P/0,61	4,8	128	121	Ivanauskas et al. 2000
Pariquera-Açú	Pa2/SP	24°36'/47°53'	30-40	P/0,6	4,8	162	145	Ivanauskas et al. 2000
Peruíbe	Per/SP	25°17'/47°00'	50	P/0,2	5	63	60	Oliveira et al. 2001
Ilha do Cardoso	Ica/SP	25°10'/47°59'	0-100	P/0,8	2,5	109	92	Pinto 1998
Morretes	Morr/PR	25°30'/48°38'	485	Q/80	4,8	70	56	Silva 1994
Itapoá	Itapo/SC	26°04'/48°38'	9	P/1	5	128	127	Negrelle 2006
São Pedro de Alcântara	Spa/SC	27° - 28° S	300	P/0,06	0,3	63	41	Siminski et al. 2004
Garuva	Garuv/SC	26°1'/48°51'	Zonação A	P/0,32	-	115	105	Veloso & Klein 1968
Guaramirim	Guara/SC	26°28'/49°	Zonação A	P/0,16	-	82	79	Veloso & Klein 1968
Timbó	Timbó/SC	26°49'/49°16'	Zonação A	P/0,16	-	86	85	Veloso & Klein 1968
Blumenau	Blume/SC	26°55'/49°3'	Zonação A	P/0,16	-	95	92	Veloso & Klein 1968

Rio de Janeiro	Munic/RJ	22°54'/43°12'	0-160	Q/200	4,8	44	43	Peixoto et al. 2004
Rebio Poço das Antas	Rbpa1/RJ	22°30'/42°14'	0-200	P/0,225	5	64	51	Pessoa & Oliveira 2006
Rebio Poço das Antas	Rbpa2/RJ	22°30'/42°14'	0-200	P/0,575	5	107	74	Pessoa & Oliveira 2006
Rebio Poço das Antas	Rbpa3/RJ	22°30'/42°14'	0-200	P/0,65	5	151	104	Pessoa & Oliveira 2006
Silva Jardim	Imbaú/RJ	22°37'/42°28'	-	P/1	5	161	138	Carvalho et al. 2006
Cachoeiras do Macacu	Eep/RJ	22°27'/42°50'	200	Q/150	5	138	114	Kurtz & Araújo 200
Campos dos Goytacazes	Imbé1/RJ	21°48'/14°40'	50	P/0,6	3,2	126	87	Moreno et al. 2002
Campos dos Goytacazes	Imbé2/RJ	21°48'/14°40'	250	P/0,6	3,2	145	112	Moreno et al. 2002

Resultados

Frequência e distribuição latitudinal das espécies

Listamos 836 táxons identificados em nível de espécie dentre um total de cerca de 31.240 indivíduos arbóreos amostrados ao todo nos 28 trabalhos analisados. Este valor é subestimado, uma vez que não consideramos em nossas análises os táxons não identificados em nível de espécie.

Do total de espécies, apenas quatro (0,5%) apresentaram distribuição em elevada frequência (> 80%), sendo elas *Hieronyma alchorneoides*, *Garcinia gardneriana*, *Sloanea guianensis* e o palmitreiro *Euterpe edulis*. Em relação às demais, 135 espécies (16,1%) apresentaram frequências intermediárias (entre 20 e 80%), enquanto a maioria delas (697 ou 83,4%) obteve baixos valores de frequência (ocorreram em menos de 20% das áreas). Quase metade das espécies (345 ou 41,3%) esteve restrita a apenas uma das áreas amostrais.

O número de espécies (11) que atingiram amplitude latitudinal máxima (cerca de seis graus) na escala de análise foi baixo, correspondendo a apenas 1,3% do total. São elas, *Cabranea canjerana*, *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Heisteria silvianii*, *Hieronyma alchorneoides*, *Hirtella hebeclada*, *Myrcia spectabilis*, *Nectandra leucothyrsus*, *Pausandra morisiana*, *Sloanea guianensis* e *Virola bicuhyba*. Este número sobe para 25 (3%) se

excluímos da análise a área de mata secundária localizada em São Pedro de Alcântara-SC (27° S), restringindo o trecho analisado a uma amplitude latitudinal de aproximadamente cinco graus (Tabela 2).

Tabela 2. Lista das famílias e espécies da Floresta Ombrófila Densa que alcançaram amplitude de distribuição de 5° de amplitude ao longo do gradiente latitudinal (excluindo-se da análise a área de mata secundária amostrada em São Pedro de Alcântara, SC). As espécies marcadas com * são as que ocorreram por todo o gradiente (6° de amplitude), considerando todas as áreas amostrais.

Famílias	Espécies
Annonaceae	<i>Annona cacans</i> Warw.
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.*
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. Ex DC.*
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.*
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Mull. Arg. <i>Aparisthium cordatum</i> Baill.* <i>Pausandra morisiana</i> (Klotzsch) Baill. <i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.
Lauraceae	<i>Aniba firmula</i> (Nees & C. Mart.) Mez <i>Nectandra grandiflora</i> Nees & C. Mart. ex Nees <i>Nectandra leucothyrsus</i> Meisn* <i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez <i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.*
Moraceae	<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & C.D. Bouché
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.*
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC. <i>Calyptranthes concinna</i> DC.

	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.*
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz*
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwake*
Phyllantaceae	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão*
Sabiaceae	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.
Sapotaceae	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni

Análises multivariadas

A análise de Cluster (Fig. 2) considerando todas as espécies gerou três grupos bem definidos: o primeiro (grupo 1) corresponde às florestas do Estado do Rio de Janeiro, que se separaram das demais áreas em um nível de similaridade próximo de 10%. O restante das áreas se diferenciou em mais dois grupos, sendo um representado pelas florestas dos Estados de Santa Catarina e Paraná (grupo 2) e o outro pelas áreas amostradas na Província Costeira do Estado de São Paulo (grupo 3). Ao excluirmos da análise as espécies que ocorreram em apenas uma das amostras (Fig. 3), encontramos resultados semelhantes, porém, com separação da área de Itapoá das demais florestas do grupo 2 (SC e PR) e inclusão desta no grupo 3. Em ambas as análises, a área amostrada no município do Rio de Janeiro (Munic-RJ) apareceu isolada das demais no dendrograma, apresentando uma flora bastante dissimilar.

De modo geral, a DCA aplicada para a matriz de 836 espécies em 28 áreas separou as áreas amostrais de acordo com gradiente latitudinal, porém de forma não linear (eixo 1). As áreas amostradas em Santa Catarina se localizaram à esquerda no diagrama, seguidas pelas áreas amostrais de Paraná e São Paulo (próximas ao centro), enquanto as amostras referentes ao estado do Rio de Janeiro se posicionaram à direita, no gráfico (Fig. 4). Os autovalores encontrados para os três primeiros eixos foram iguais a 0,64, 0,39 e 0,33 respectivamente. Resultados semelhantes foram encontrados a partir da matriz de espécies ocorrentes em mais de uma área (491 espécies), apesar dos autovalores terem sido menores (0,55, 0,31 e 0,2) (Fig.

5). A DCA aplicada para a matriz de densidade relativa das espécies registradas em 27 áreas foi fortemente influenciada pela amostra Munic-RJ, considerada um *outlier*. Optamos por excluí-la da análise, obtendo uma matriz de 26 áreas e 738 espécies, que resultou em autovalores mais elevados (eixo 1 = 0,76 e eixo 2 = 0,44) (Fig. 6).

A análise hierárquica TWINSpan (Fig. 7) separou um primeiro grupo composto pelas áreas do Rio de Janeiro (8 amostras) e um segundo formado pelas áreas de São Paulo, Paraná e Santa Catarina (20 amostras), indicando *Sorocea guilleminiana* como espécie preferencial do primeiro. Seguindo as divisões para o segundo grupo, separaram-se as áreas de Santa Catarina e Paraná (6 amostras) daquelas localizadas em São Paulo (14 amostras), constituindo-se assim mais dois sub-grupos. A área de Itapoá/SC foi incluída no sub-grupo de São Paulo. *Astrocaryum aculeatissimum* e *Ocotea dispersa* foram preferenciais das florestas deste grupo, enquanto *Mouriri chamissoana* foi peculiar às áreas de Santa Catarina e Paraná. As divisões subsequentes para o sub-grupo São Paulo-Itapoá/SC separam as áreas localizadas em Picinguaba (PB, PD, PE, PRip e PEnc) daquelas distribuídas mais ao sul (Cub, Sa1, Sa2, Pa1, Pa2, Per, Ica, Uba e Itapoá-SC), indicando *Bathysa mendoncae* como espécie preferencial das áreas amostrais localizadas no extremo norte do Estado de São Paulo (Picinguaba). Esperávamos que a área Uba fosse incluída no grupo das amostras de Picinguaba, uma vez que todas elas estão localizadas na região de Ubatuba. Por fim, as áreas amostradas ao sul do estado de São Paulo (Sa1, Sa2, Per, Pa1, Pa2 e Ica) passam a constituir um grupo único a partir da penúltima sub-divisão dicotômica. Podemos considerar que as áreas do litoral sul e norte de São Paulo formaram dois grupos distintos bem definidos dentro do conjunto das florestas deste Estado, que por suas vez se separam daquelas do Paraná e de Santa Catarina, com as quais apresentaram maior afinidade florística do que em relação às florestas do Rio de Janeiro.

As espécies *Actinostemon verticillatus*, *Helicostylis tomentosa*, *Sorocea guilleminiana*, *Cupania oblongifolia*, *Endlicheria paniculata*, *Hirtella hebeclada*, *Marlierea obscura* e *M. tomentosa*, indicadas no TWINSpan, foram representadas no diagrama da DCA, permitindo assim a visualização gráfica das espécies que mais contribuíram para os padrões de dissimilaridade florístico-estruturais entre as regiões ao longo do gradiente (Figura 8).

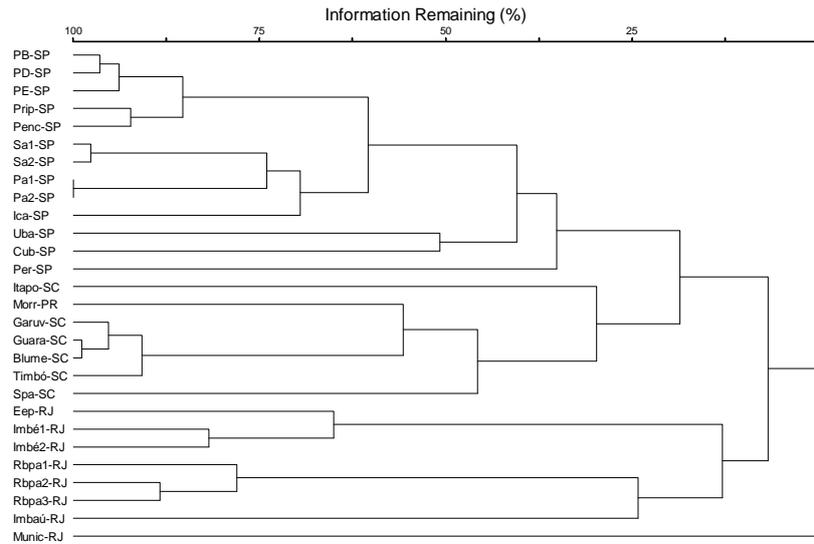


Figura 2. Dendrograma resultante da análise de Cluster aplicada a partir de uma matriz de 836 espécies ocorrentes em 28 áreas de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.

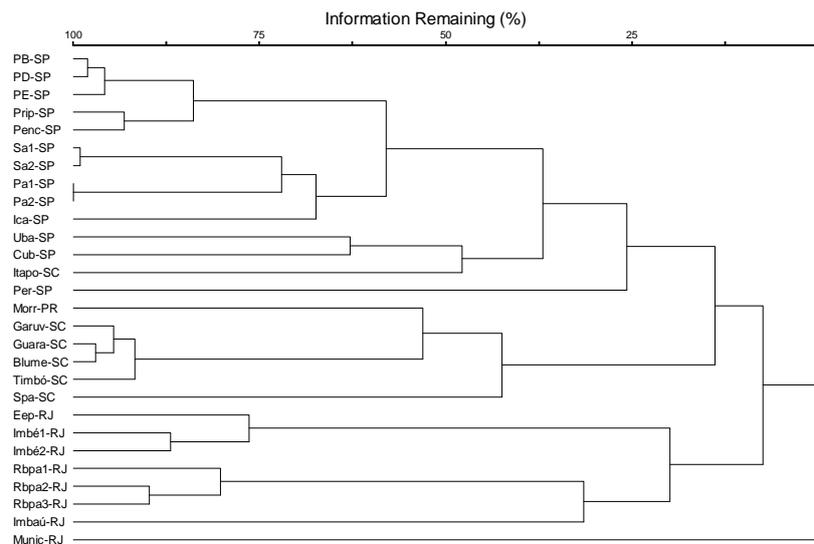


Figura 3. Dendrograma resultante da análise de Cluster aplicada a partir de uma matriz de 491 espécies ocorrentes em 28 áreas de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.

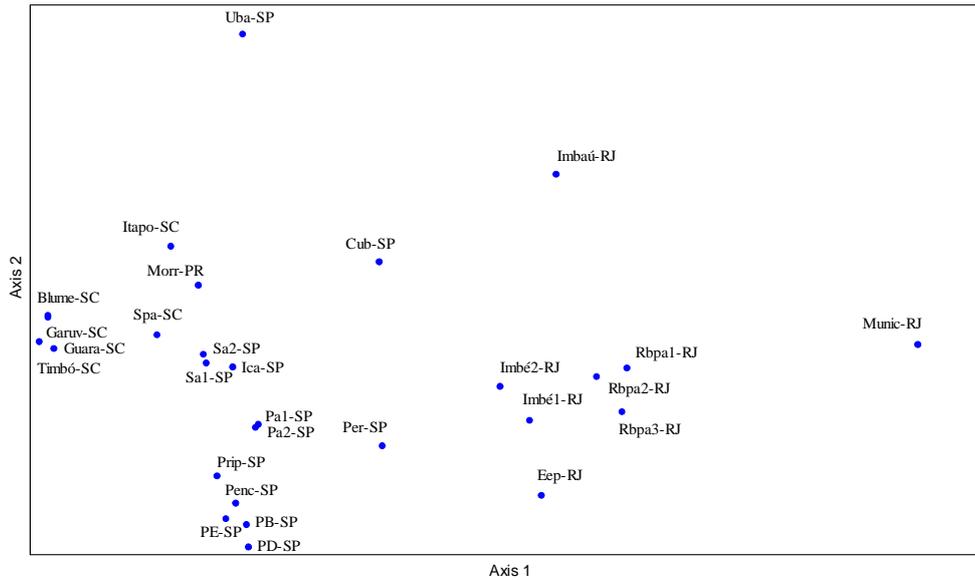


Figura 4. Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) aplicada para uma matriz (binária) de 836 espécies ocorrentes em 28 locais de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.

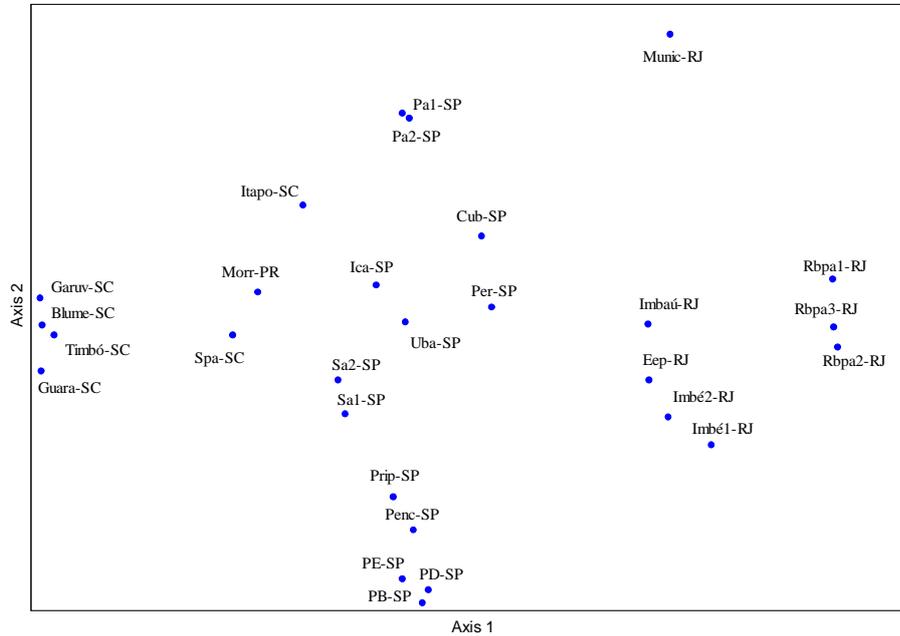
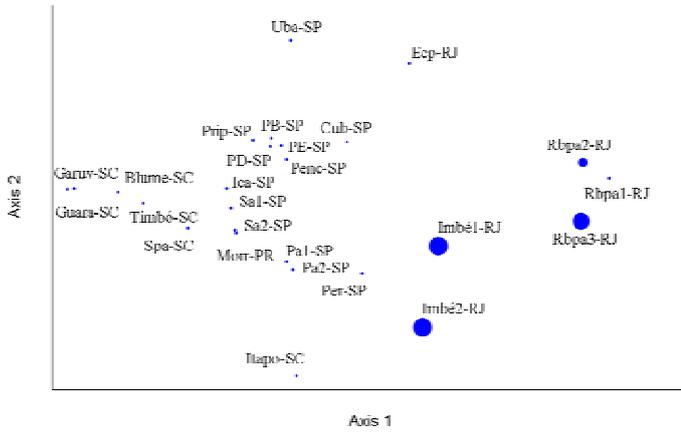
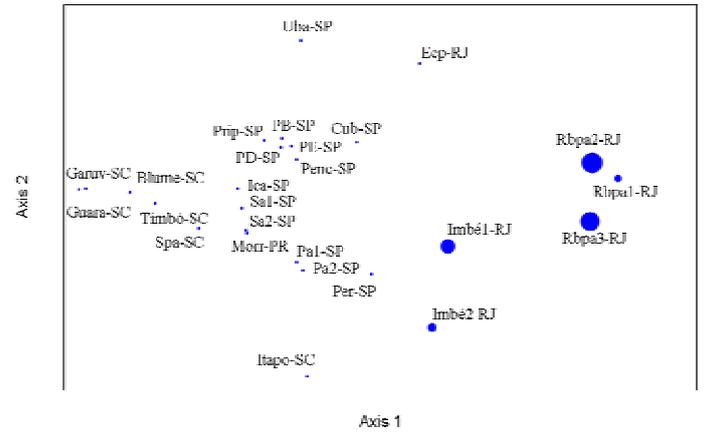


Figura 5. Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) aplicada para uma matriz (binária) de 491 espécies ocorrentes em mais de uma área dentre os 28 locais de levantamento de Floresta Atlântica Ombrófila Densa.

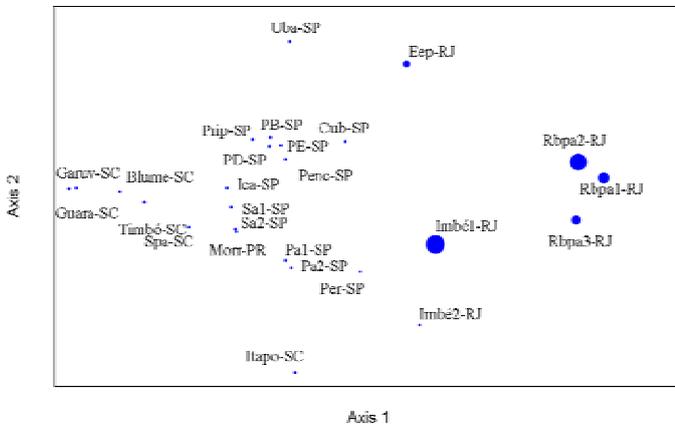
Actinostemon verticillatus



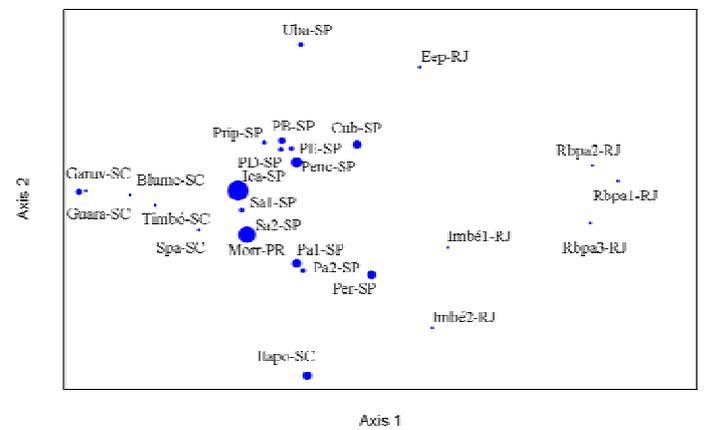
Helicostylis tomentosa



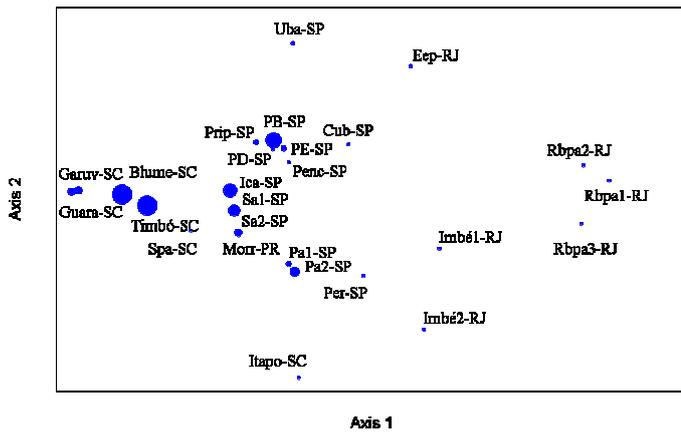
Sorocea guilleminiana



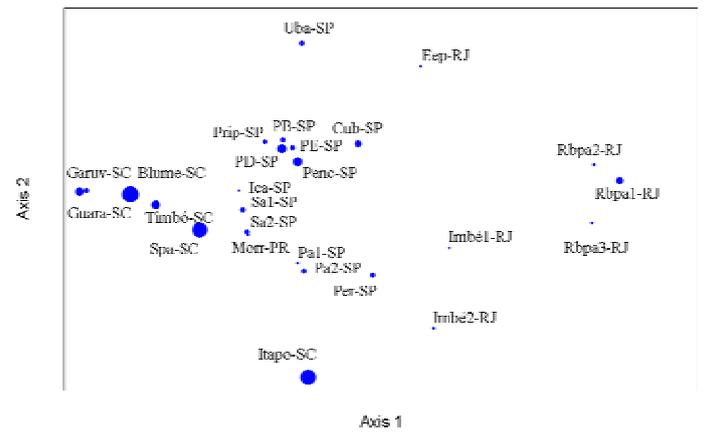
Cupania oblongifolia



Endlicheria paniculata



Hirtella hebeclada



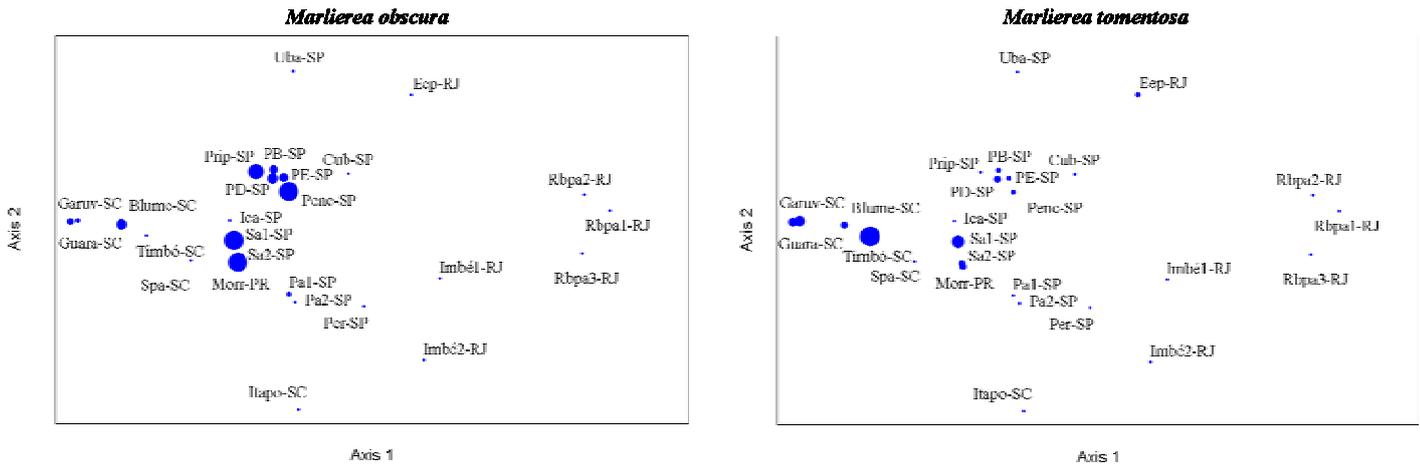


Figura 8. Diagramas gerados pela DCA aplicada para a matriz de densidade (relativa) de 738 espécies e 26 áreas. As oito espécies indicadas pelo TWINSpan são apresentadas nos diagramas da DCA, onde os símbolos (círculos) representam a densidade relativa destas em cada área.

Discussão

O número de espécies encontradas (836) para o total de áreas analisadas (28) foi muito alto, considerando-se que nossa escala de análise envolveu apenas as formações de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Submontana. Este número é ainda maior se considerarmos as morfoespécies não incluídas em listagem florística, sendo possivelmente superior a mil. O problema taxonômico, atribuído principalmente às famílias de maior riqueza florística na Floresta Atlântica Ombrófila Densa, como Myrtaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Annonaceae, Sapotaceae ainda constitui uma grande lacuna no conhecimento sobre composição e diversidade de espécies nas formações atlânticas (Scudeller et al. 2001).

A grande maioria das espécies ocorreu com baixa frequência ao longo do gradiente analisado, indicando que o conjunto formado pelas comunidades analisadas é floristicamente heterogêneo. Poucas espécies atingiram amplitude latitudinal máxima (igual a 6°), havendo um ligeiro aumento deste número ao diminuirmos para 5° a escala de análise

(desconsiderando-se a área de mata secundária amostrada em São Pedro de Alcântara-SC, o ponto mais austral do trecho analisado). Estas informações são extremamente relevantes do ponto de vista da conservação e restauração de áreas florestais, uma vez que ajudam a indicar, por exemplo, quais espécies são mais generalistas (*sensu* Begon 2007) e quais são de ocorrência mais restrita.

A diferenciação florística entre as áreas amostrais, detectada pela análise de gradiente indireta (DCA) mostrou forte relação com o eixo 1, que pode ser interpretado como o gradiente latitudinal analisado ao longo da costa sudeste e sul. Esta relação, no entanto, não é linear, o que se verifica pelo autovalor encontrado para o eixo 2. Não foi possível relacionar nenhuma variável em específico para o eixo 2, que talvez seja explicado pelo conjunto de variáveis locais e regionais.

As áreas localizadas a norte (Rio de Janeiro) e a sul (Santa Catarina e Paraná) do trecho amostral apresentaram as maiores dissimilaridades florísticas e estruturais observadas dentre o conjunto de florestas analisadas. De acordo com os resultados de Oliveira-Filho & Fontes (2000), parte do nosso gradiente de análise apresenta forte variação climática, com declínio acentuado da precipitação anual entre o trecho sudeste de São Paulo - norte do Rio de Janeiro. A emergência da fria corrente marítima de Cabo Frio ao norte da costa do Rio de Janeiro (Ab'Sáber 2003) é responsável pelo estabelecimento de um clima mais seco na região, ocasionando a ocorrência de Florestas Estacionais Semidecíduais (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Desta maneira, além da relação direta com clima, pode haver também influência da flora das florestas semidecíduas sobre as formações ombrófilas deste Estado.

Por outro lado, a precipitação anual ao longo da costa também diminui no sentido São Paulo - Santa Catarina, com valores no geral inferiores a 2.000 mm para as florestas da região Sul. As áreas amostradas em São Paulo ocorreram como uma transição entre os extremos do gradiente, apresentando elevada complexidade florístico-estrutural. Pudemos verificar, ainda

para este Estado, uma separação florística entre as amostras do litoral sul e do litoral norte (exceto Ubatuba), apesar da similaridade que estas apresentaram entre si quando comparadas ao restante das áreas incluídas neste estudo.

Em relação ao litoral sul do Estado de São Paulo, foram detectadas também relações florísticas com as Florestas Ombrófilas Densas do Paraná e de Santa Catarina. A composição florística da área amostrada em Itapoá, localizada em uma região de planície quaternária do litoral norte de Santa Catarina (Negrelle 2006), a cerca de 9 m.s.n.m., mostrou maior afinidade com as comunidades situadas em baixas altitudes (até 100 m) sobre a planície litorânea do Estado de São Paulo (Pariquera-Açú e Ilha do Cardoso) do que com as florestas que recobrem as encostas da Serra do Mar em Santa Catarina e Paraná (Guaruva, Guaramirim, Timbó e Morretes).

Os resultados apresentados neste trabalho indicam a existência de um eixo de variação florística não-linear e estruturalmente complexo ao longo do gradiente longitudinal analisado no litoral das regiões Sudeste e Sul, fato também constatado por Scudeller et al. (2001) para a Floresta Ombrófila Densa de São Paulo. Os resultados apresentados por Oliveira-Filho & Fontes (2000) apontam para a influência do regime de chuvas e da temperatura anual sobre a diferenciação florística ao longo da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (neste caso até 300 m de altitude) que ocorre na região costeira entre os Estados do Paraná à Bahia. Gradientes climáticos geralmente afetam a distribuição das espécies, contribuindo para a diversidade regional entre comunidades (Leigh et al. 2004).

Segundo Schemske (2002), os gradientes latitudinais de composição de espécies são dependentes de processos históricos, geográficos, bióticos, abióticos e estocásticos que afetam a distribuição das espécies em tempo ecológico e evolutivo. Desta forma, além da influência do clima (principalmente precipitação) em escala regional, os padrões de dissimilaridade florística encontrados em nosso trabalho podem estar associados a variações ambientais em

escala local (por exemplo, topografia, tipo de solo, disponibilidade de nutrientes), aos diferentes níveis de especiação, à estocasticidade e a potencialidades biológicas e ecológicas de cada espécie relacionadas à limitação na dispersão. A limitação na dispersão pode ser uma das causas que contribui para a dissimilaridade entre comunidades (Leigh et al. 2004), uma vez que diferentes espécies originam-se em diferentes locais e podem distribuir-se por distâncias limitadas a partir de seus pontos de origem (Leigh et al. 2004), dependendo também das relações que estabelecem com organismos dispersores em cada região de ocorrência.

Em relação à influência da limitação na dispersão e da heterogeneidade ambiental para a diversidade regional de espécies (Leigh et al. 2004), diferentes padrões foram detectados para florestas tropicais da América do Sul e Central. Chust et al. (2006) avaliaram a distribuição da flora num gradiente leste-oeste ao longo do Canal do Panamá, onde detectaram correlações com variáveis climáticas, altitudinais e, principalmente, com a distância geográfica, sendo esta última a que melhor explicou o padrão de similaridade florística entre áreas. Estes autores sugeriram que a distribuição da flora arbórea no Canal do Panamá é, em parte, explicada pela hipótese da limitação na dispersão (Chust et al. 2006). Por outro lado Phillips et al. (2003) demonstraram, ao contrário de Chust et al. (2006), que fatores edáficos e a topografia tiveram maior participação em relação à distância geográfica na explicação da variância na similaridade florística em trechos da amazônia peruana. Para a Floresta Atlântica Ombrófila Densa do Estado de São Paulo, Scudeller et al. (2001) verificaram que tanto as variáveis ambientais altitude, temperatura e precipitação anual, quanto a distância geográfica entre as áreas analisadas, tiveram relação com a composição e a densidade relativa das espécies.

A complexidade paisagística ao longo da linha costeira atlântica no trecho analisado, onde ocorrem diferentes compartimentos geomorfológicos e setores climáticos, com

diferentes histórias geológicas (Ab'Sáber 2003), caracteriza-se ecologicamente pela alta diversidade de *habitat*, tanto para as populações de espécies arbóreas quanto para os organismos que estabelecem algum tipo de relação com estas espécies, como os polinizadores, dispersores e predadores.

Nesse contexto, nossos resultados demonstraram que as Florestas Atlânticas Ombrófilas Densas de Terras Baixas e Submontanas distribuídas pelo litoral das Regiões Sudeste e Sul do Brasil são altamente heterogêneas e apresentam particularidades florísticas que ajudam a explicar a elevada riqueza e diversidade de espécies que caracterizam não só estas formações, mas todo o conjunto Mata Atlântica (*sensu lato*).

Referências bibliográficas

- Ab'Saber, A.N. 2001. **Litoral do Brasil**. São Paulo. Metalivros.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2007. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre, Artmed.
- Campos, M.C.R. 2008. **Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP**. Dissertação de Mestrado, Universidade de Campinas, Campinas.
- Carvalho, F.A.; Nascimento, M.T. & Braga, J.M.A. 2006. Composição e riqueza florística do componente arbóreo da Floresta Atlântica submontana na região de Imbaú, Município de Silva Jardim, RJ. **Acta Botanica Brasilica** 20(3): 727-740.
- Chust, G.; Chave, J.; Condit, R.; Aguilar, S.; Lao, S. & Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. **Journal of Vegetation Science** 17: 83-92.
- Gauch, H.G. & Whittaker, R.H. 1981. Hierarchical classification of community data. **Journal of Ecology** 69: 135-152.
- Guilherme, F.A.G. 2003. **Estrutura e distribuição de espécies arbóreas em Mata Atlântica, Parque Estadual Intervales, SP**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. **Vegetatio** 42: 47-58.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R.R. 2000. Similaridade florística entre áreas de Floresta Atlântica no Estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology** 4: 71-81.

- Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2008. Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. **3º Relatório do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**. Processo Fapesp 03/12595-7.
- Joly, C.A.; Aidar, M.P.M.; Klink, C.A.; McGrath, D.G.; Moreira, A.G.; Moutinho, P.; Nepstad, D.C.; Oliveira, A.A.; Pott, A.; Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: Implications for biodiversity and conservation. **Journal of the Brazilian Association for the Advancement and Science** **51**(5/6): 331-348.
- Kurtz, B.C. & Araújo, D.S.D. 2000. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de um trecho de Mata Atlântica na Estação Ecológica Estadual do Paraíso, Cachoeiras do Macacu, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia** **51**(78/115): 69-112.
- Leigh, E.G.J.; Davidar, P.; Dick, C.W.; Puyravaud, J.; Terborgh, J.; ter Steege, H. & Wright, S.J. 2004. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?. **Biotropica** **36**(4): 447-473.
- Leitão Filho, H.F. 1993. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão**. Universidade Estadual Paulista, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Leitão Filho, H.F. 1987. Considerações sobre a florística de Florestas Tropicais e Sub-tropicais do Brasil. **Revista do IPEF** **35**: 41-46.
- Mantovani, W. 1993. **Estrutura e dinâmica da floresta atlântica na Juréia, Iguape-SP**. Tese de Livre Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Moreno, M.L.; Nascimento, M.T. & Kurtz, B.C. 2003. Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais na Mata Atlântica de encosta da região do Imbé, RJ. **Acta Botanica Brasilica** **17**(3): 371-386.

- Negrelle, R.R.B. 2006. Composição florística e estrutura vertical de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Planície Quaternária. **Hoehnea** **33**(3): 261-289.
- Oliveira, R.J.; Mantovani, W. & Melo, M.M.R.F. 2001. Estruturo do componente arbustivo-arbóreo da Floresta Atlântica de Encosta, Peruíbe, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **15**(3): 391-412.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of Climate. **Biotropica** **32**: 793-810.
- Peixoto, G.L.; Martins, S.V.; Silva, A.F. & Silva, E. Estrutura do componente arbóreo de um trecho de Floresta Atlântica na Área de Proteção Ambiental da Serra da Capoeira Grande, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **19**(3): 539-547.
- Pessoa, S.V.A. & Oliveira, R.R. 2006. Análise estrutural da vegetação arbórea em três fragmentos florestais na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia** **57**(3): 391-411.
- Phillips, O.L., Nunez, P., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.E.C, Sánchez, W.G., Yli-Halla, M., Rose, S. 2003. Habitat association along Amazonian tree species: A landscape-scale approach. **Journal of Ecology** **91**: 757-777.
- Pinto, M.M. 1998. **Fitossociologia e influência de fatores edáficos na estrutura da vegetação em áreas de Mata Atlântica na Ilha do Cardoso-Cananéia, SP**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista. Jaboticabal.
- Salis, S.M.; Shepherd, G.J. & Joly, C.A. 1995. Floristic comparasion of mesophytic semideciduous of the interior of the state of São Paulo, southeastern Brazil. **Vegetatio** **119**: 155-164.

- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H.F.; César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **22**(1): 31-42.
- Schemske, D.W. 2002. Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. Pp. 163-173 In: Chazdon, R. & Whitmore, T. (eds.). **Foundations of Tropical Forest Biology: Classic Papers with Commentaries**. Chicago. University of Chicago Press.
- Scudeller, V.V.; Martins, F.R.; Shepherd, G.J. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. **Plant Ecology** **152**: 185-199.
- Silva, F.C. 1994. Composição florística e estrutura fitossociológica da Floresta Tropical Ombrófila da enconsta Atlântica no município de Morretes, Estado do Paraná. **Acta Biologica Paranaense** **23** (1,2,3,4): 1-54.
- Silva, A.F. & Leitão Filho, H.F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho de mata atlântica no município de Ubatuba (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica** **5**: 43-52.
- Siminski, A.; Mantovani, M.; Reis, M.S. & Fantini, A.C. 2004. Sucessão florestal secundária no município de São Pedro de Alcântara, litoral de Santa Catarina: estrutura e diversidade. **Ciência Florestal** **14**(1): 21-33.
- Torres, R.B.; Martins, F.R. & Kinoshita, L.S. 1997. Climate, soil and tree flora relationship in forests in the state of São Paulo, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **20**(1): 41-49.
- Veloso, H.P.; Klein, R.M. 1968. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do Sul do Brasil. **Sellowia** **20**: 53-126.