

Spatial Patter Analysis of Four Forest Communities in São Paulo State, Using Ripley's K Function

Análise do padrão espacial de quatro formações florestais do estado de São Paulo, através da função K de Ripley

Robson Louiz Capretz · João Luis Ferreira
Batista · Jaime Felipe Medina Sotomayor ·
Camila Rossetti da Cunha · Marcos Felipe
Nicoletti · Ricardo Ribeiro Rodrigues

Received: date / Accepted: date

Resumo Padrões espaciais de árvores são influenciados principalmente por variáveis físicas, como relevo, disponibilidade de nutrientes e água, e por variáveis bióticas, como dispersão de sementes, e processos dependentes da densidade, como competição e herbivoria. As formações florestais são caracterizadas pela interação entre todos estes fatores. Deste modo, objetivou-se estudar o padrão espacial das árvores, segundo suas classes de tamanho e das quatro espécies mais abundantes em diferentes florestas, visando fornecer evidências sobre a ecologia de cada comunidade vegetal. A descrição do padrão espacial em cada formação florestal e segundo classes de diâmetro foi realizada usando estatísticas descritivas apropriadas, como a Função K de Ripley. Diferentes formações florestais típicas da região sudeste do Brasil foram comparadas neste estudo, sendo elas: Floresta Ombrófila, Cerradão, Floresta Estacional e Restinga. Neste trabalho, uma parcela de 10,24 ha foi instalada em cada formação florestal, e todas as árvores com circunferência na altura do peito (CAP) a partir de 15 cm foram medidas, georeferenciadas e identificadas. Os resultados obtidos neste estudo ressaltam o caráter agregado em florestas tropicais, uma vez que o padrão agregado foi observado em todas as florestas estudadas. As árvores do Cerradão e da Restinga apresentaram padrões de agregação muito próximos. Para a Floresta Ombrófila, o padrão agregado foi significativo em toda a escala de distâncias. Na Floresta Estacional, tendência à aleatoriedade foi observada, embora uma agregação significativa tenha sido notada para curtas dis-

Parte da dissertação de Mestrado do primeiro autor. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, USP.

Robson Louiz Capretz
SPVS, Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental.
Rua Des. Isaias Bevilacqua 999 Mercês, Curitiba-PR, Brazil, Tel.:+55-41-99129036.
E-mail: robsoncapretz@spvs.org.br

João Luis Ferreira Batista · Ricardo Ribeiro Rodrigues
Professor Doutor do Departamento de Ciências Florestais. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ-USP., Av. Pádua Dias 11. CP 9. Piracicaba - SP. Brazil.
E-mail: parsival@esalq.usp.br, rrr@esalq.usp.br

Jaime Felipe Medina Sotomayor · Camila Rossetti da Cunha · Marcos Felipe Nicoletti
Programa de Pós-Graduação em Recursos Florestais. ESALQ-USP.
E-mail: sotomayo@esalq.usp.br, camila@esalq.usp.br, mfnicoletti@usp.br

tâncias. O padrão espacial por classes de diâmetro foi, em linhas gerais, agregado para as duas primeiras classes (árvores menores que 10 cm de diâmetro, e entre 10 e 20 cm), e aleatório para as demais, evidenciando uma tendência de que árvores jovens são mais agregadas do que árvores adultas. O padrão espacial das espécies dominantes é sempre muito semelhante ao padrão geral de cada formação florestal. Como era esperado, as espécies dominantes desempenham importante papel na ocupação do espaço horizontal em tais florestas, contribuindo de modo decisivo para a caracterização do padrão espacial da comunidade. Espécies que ocorreram em diferentes florestas apresentaram pequenas diferenças no seu padrão espacial, sendo que o padrão predominante para as espécies foi o agregado. As diferenças entre o padrão espacial de duas das três espécies coincidentes entre as formações florestais indicam que seu padrão é influenciado por cada ambiente diferente. Ressaltando-se assim, a importância da sua autoecologia e dos processos ecológicos intrínsecos a cada comunidade que podem explicar os padrões observados.

Keywords Ripley's K function · Spatial patterns · Forest communities

1 Introduction

O padrão espacial de árvores é uma questão chave para estudos de ecologia florestal que permite analisar a estrutura da comunidade em si, conhecer processos ecológicos importantes, como competição, herbivoria e dispersão de sementes (Barot et al 1999; Schwarz et al 2003) e observar a influência de recursos limitantes. Variáveis abióticas, histórico de perturbações, a dinâmica do dossel e a complexidade da estrutura vertical também refletem-se no padrão espacial das árvores de uma floresta (Armesto et al 1986; Haase et al 1997; Batista and Maguire 1998; Anjos et al 1998; Coomes et al 1999; Kuuluvainen and Rouvinen 2000).

A dinâmica de aberturas freqüentes no dossel está ligada com a estrutura vertical da floresta, ou seja, a composição dos seus diferentes estratos. Mudanças constantes no dossel, em razão de aberturas freqüentes de clareiras (Leemans 1991; Armesto et al 1986; Grau 2000), e o aparecimento de condições microclimáticas distintas (Augsburger 1983) acentuam o mosaico sucessional que caracteriza a maioria das florestas tropicais (Hubbell 1979).

Estudar o padrão espacial das árvores que constituem o sub-bosque e dossel, assim como as relações espaciais entre árvores adultas e jovens, ao lado de estudos abordando a escala de perturbações e a heterogeneidade ambiental (Hubbell 1979; Schwarz et al 2003), pode auxiliar a caracterizar a dinâmica de regeneração das florestas tropicais (Grau 2000), oferecendo subsídios para a compreensão da estrutura horizontal e vertical da floresta, e avaliar como os processos ecológicos de cada bioma interferem nos estágios de vida das árvores.

Outros processos ecológicos, como a competição interespecífica e intraespecífica (Kenkel 1988), a herbivoria e presença de patógenos, limitação na dispersão de sementes, a disponibilidade de nutrientes, água e luz definem o sucesso no recrutamento e na colonização do sub-bosque e dossel da floresta, a densidade das populações e de seu padrão espacial (Hubbell 1979; Batista 1994).

As principais teorias que fazem predição do padrão espacial das árvores em florestas tropicais são a de Janzen-Connel (Janzen 1970; Connell 1978) e a de Hubbell (Hubbell 1979). Os autores relacionam o padrão espacial das árvores com processos ecológicos

atuantes ao longo do ciclo de vida de cada árvore. Na hipótese de fuga de Janzen-Connell, quanto mais distante de adultos, maiores seriam as chances de sobrevivência dos jovens. A dispersão de sementes seria, assim, questão-chave no sucesso do estabelecimento e crescimento das novas plantas, na medida em que lança os propágulos a locais mais favoráveis. Hubbell (1979), por sua vez, argumenta que padrões agregados, sobretudo em função da concentração de árvores jovens, são mais comuns em florestas tropicais do que padrões aleatórios, como seria esperado segundo a hipótese de fuga. Segundo este autor, a própria caracterização ambiental da floresta pode levar à formação de manchas e grupos de árvores bem definidos onde há predominância de algumas espécies, em razão de fatores ambientais, dando à floresta uma fisionomia de mosaico vegetacional (Armesto et al 1986) e caracterizando, até mesmo um padrão espacial agregado em certas escalas de distâncias.

A função K de Ripley (Ripley 1977) é uma forma de caracterizar as propriedades de segunda ordem de padrões pontuais estacionários e isotrópicos, que possui a vantagem de ser facilmente estimada a partir de um conjunto de dados, sem a necessidade de definição de modelos paramétricos para o padrão estudado (Diggle 2003). Trata-se, portanto, de uma ferramenta estatística apropriada para estudos sobre mapas de árvores, cujas principais vantagens são a possibilidade de detectar o padrão espacial em diferentes escalas simultaneamente (Getis and Franklin 1987; Batista and Maguire 1998) e testar a independência espacial entre grupos de árvores quaisquer (Ripley 1977; Batista 1994; Anjos et al 1998).

Dada a importância do padrão espacial das árvores para compreensão dos processos ecológicos em florestas tropicais e a capacidade da função K de descrever padrões espaciais em diferentes escalas, este estudo teve como objetivos:

- (1) descrever o padrão espacial de quatro formações florestais do estado de São Paulo, sendo elas: Floresta Ombrófila Densa Submontana, Floresta Pionera com Influência Marinha (Restinga), Floresta Estacional Semidecidual e Savana Florestal (Cerradão),
- (2) estudar o padrão espacial das quatro espécies de maior abundância em cada formação florestal e, nas espécies que ocorrerem em mais de uma formação, como o padrão espacial muda entre as formações,
- (3) descrever o padrão espacial por classes de tamanho, analisando como o padrão em cada formação é formado a partir do padrão dos indivíduos de diferentes tamanhos.

2 Materials and methods

2.1 Áreas de Estudo

Este estudo foi desenvolvido em quatro parcelas permanentes situadas em quatro Unidades de Conservação do Estado de São Paulo, localizadas no sudeste de Brasil, dentro do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, do programa Biotá da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Em cada Unidade de Conservação foi montada uma parcela permanente de 10,24 ha (320 x 320 m), subdividida em 256 subparcelas contíguas de 400 m², onde todas as árvores com circunferência na altura do peito igual ou superior a 15 cm foram medidas, georreferenciadas e identificadas.

As árvores em cada parcela permanente foram divididas em diferentes classes de tamanho, sendo: (1) $d \leq 10cm$, (2) $10cm \leq d < 20cm$, (3) $20 \leq d < 30cm$, (4) $30 \leq d < 40cm$, (5) $40 \leq d < 50cm$, (6) $d \geq 50cm$. A amplitude das classes foi a

mesma para as quatro áreas, de modo a facilitar a análise e a comparação entre elas. Apenas no Cerradão, em razão do número reduzido de árvores maiores que 40 cm em comparação com as outras áreas, é que foram definidas cinco classes, e não seis como nas demais.

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso, no litoral sul do Estado de São Paulo, é a maior ilha do estado, com uma área de 22500 ha. Possui altitudes de até 800 m, onde predomina a Formação Pioneira com Influência Marinha, conhecida por Restinga (Sampaio 2003). Situa-se entre os paralelos $25^{\circ}03'S$ e $25^{\circ}18'S$, e entre os meridianos $47^{\circ}53'W$ e $48^{\circ}05'W$. A temperatura varia de $19^{\circ}C$ a $27^{\circ}C$, e a precipitação anual é de 1800 a 2000 mm (Melo et al 2000). O clima, assim, é classificado no sistema de Koeppen como Cfa (mesotérmico úmido sem estação seca).

O Parque Estadual de Carlos Botelho, na região sul do estado, possui uma área superior a 37 mil ha. A altitude varia de 30 a 1003 m, sendo que a parcela permanentemente encontra-se a 150 m acima do nível do mar. Trata-se de um remanescente bem preservado de Floresta Ombrófila Densa Submontana, dentro dos domínios da Mata Atlântica (Dias 1993). Situa-se entre as latitudes $24^{\circ}00'S$ e $24^{\circ}15'S$ e longitude entre $47^{\circ}45'W$ e $48^{\circ}10'W$. A temperatura média varia de $22^{\circ}C$ a $18^{\circ}C$ (Negreiros et al 1995). A precipitação média anual atinge aproximadamente 1600 mm e o clima conforme a classificação de Koeppen é mesotérmico úmido, do tipo Cfa.

A Estação Ecológica de Assis, com uma área de aproximadamente 1300 ha, localiza-se na região oeste de São Paulo, sendo que, seus remanescentes pertence a fisionomia de cerrado. A altitude varia de 520 a 590 m, entre as coordenadas $22^{\circ}33'S$ e $22^{\circ}36'S$, e $50^{\circ}23'W$ e $50^{\circ}22'W$ (Brando and Durigan 2004). A precipitação anual fica em torno de 1400 mm anuais, concentrada no verão. O clima é classificado como Cwa na classificação de Koeppen e geadas são frequentes na região (Brando and Durigan 2004).

A Estação Ecológica de Caetetus constitui uma das maiores áreas contínuas representativas de Floresta Estacional Semidecidual, com aproximadamente 2100 ha, com trechos em excelente estado de conservação (Franco 2002). A altitude varia de 500 a 680 m e encontra-se a $22^{\circ}41'S$ e $22^{\circ}46'S$ e $49^{\circ}10'W$ e $49^{\circ}16'W$. A precipitação média anual é de 1400 mm, e o clima é definido como Cwa (mesotérmico com inverno seco) na classificação de Koeppen (Franco 2002; Rocha and Batista 2003).

2.2 Função K de Ripley

A função K é capaz de analisar o padrão espacial dando ênfase também na interação entre espécies em processos de dinâmica florestal como sobrevivência, crescimento e competição (Capretz et al 2003). A função computa todas as distâncias entre as árvores em um mapa para investigar seu padrão, onde se constrói um círculo de raio (s) centrado em cada árvore, e realiza-se a contagem dos vizinhos presentes dentro da área deste círculo (Haase 1995; Anjos et al 1998; Kuuluvainen and Rouvinen 2000). Variando o raio (s) é possível detectar o padrão espacial em diferentes escalas, sendo esta flexibilidade em relação à escala de distâncias o que difere substancialmente de outras ferramentas também usadas.

Para a função K de Ripley, a hipótese nula é de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), para função univariada (Batista 1994). Para este estudo, a CAE foi testada através de envelopes de confiança construídos através 1000 simulações Montecarlo, produzindo envelopes de confiança de 99%. A análise da CAE é feita de forma gráfica para facilitar a visualização dos desvios em relação à hipótese nula (Ripley 1979). Se

os valores observados estiverem dentro dos envelopes construídos, o padrão espacial é aleatório e; para valores fora dos envelopes rejeita-se a hipótese nula e se os valores forem positivos o padrão é agregado, e se forem negativos, o padrão é regular.

Para o cálculo da Função K foi empregado o estimador da função com a correção proposta por Ripley baseado na correção isotrópica de bordadura segundo a fórmula 1 (Ripley 1977).

$$\widehat{K}(s) = \frac{1}{\widehat{\lambda}n} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n w_I^{-1}(x_i, x_j) I(\|x_i - x_j\| < s) \quad (1)$$

onde: n é o número de árvores na região de estudo; x_i e x_j são as coordenadas dos pontos do mapa; $\|x_i - x_j\|$ é a distância euclidiana entre as localizações x_i e x_j ; s é m vetor arbitrário de distâncias; $\widehat{\lambda} = n / |A|$ é o número de árvores dividido pela área da região de estudos, sendo um estimador não viciado da intensidade do processo; $w_I(x_i, x_j)$ é a função de correção isotrópica de bordadura, a qual representa a proporção da circunferência com centro em x_i e com raio $\|x_i - x_j\|$ que está fora da região de estudo; essa função é definida para qualquer polígono convexo; $I(U)$ é uma função indicadora que assume o valor 1 (um) sempre que a condição U for verdadeira, e zero quando a condição for falsa.

A escala de distâncias deste estudo vai de 1 a 160 m, distância inferior a metade do lado menor do retângulo da parcela (320x320m) para ter um estimador não viciado da função K (Diggle 1983). Os resultados são transformados na função $L(s)$ para facilitar a visualização, segundo a fórmula 2 e contruí-se um gráfico da função $L(s)$ relacionada com a distância s .

$$\widehat{L}(s) = \sqrt{\widehat{K}(s)/\pi} - s \quad (2)$$

3 Results and Discussion

3.1 Caraterização das Formações Florestais

No inventário florestal foram levantadas 22.917 árvores em Assis, 12.781 em Caetetus, 10.629 em Carlos Botelho e 16.949 na Ilha do Cardoso. A função K de Ripley calculada para cada formação florestal e seus respectivos envelopes de confiança, são mostrados na Figura 1, onde, a linha horizontal a partir do valor $L(s) = 0$ serve como referência para os envelopes de confiança (linhas tracejadas) para os modelos de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE).

A CAE foi rejeitada em todas as quatro áreas de estudo, embora o padrão espacial seja diferente entre elas (figura 1). Níveis de agregação foram observados ao longo da escala de distâncias nos quatro casos, mas em algumas áreas, sobretudo na Floresta Estacional, este comportamento foi restrito a uma escala menor.

Quando colocadas no mesmo gráfico as curvas do padrão espacial observado nas quatro áreas as diferenças entre elas tornam-se ainda mais evidentes. O padrão observado na Floresta Ombrófila é bem diferente dos demais, comportamento devido ao caráter fortemente agregado do padrão espacial das árvores desta formação florestal. Foi a única área onde o padrão agregado foi detectado para todas as distâncias. Fica

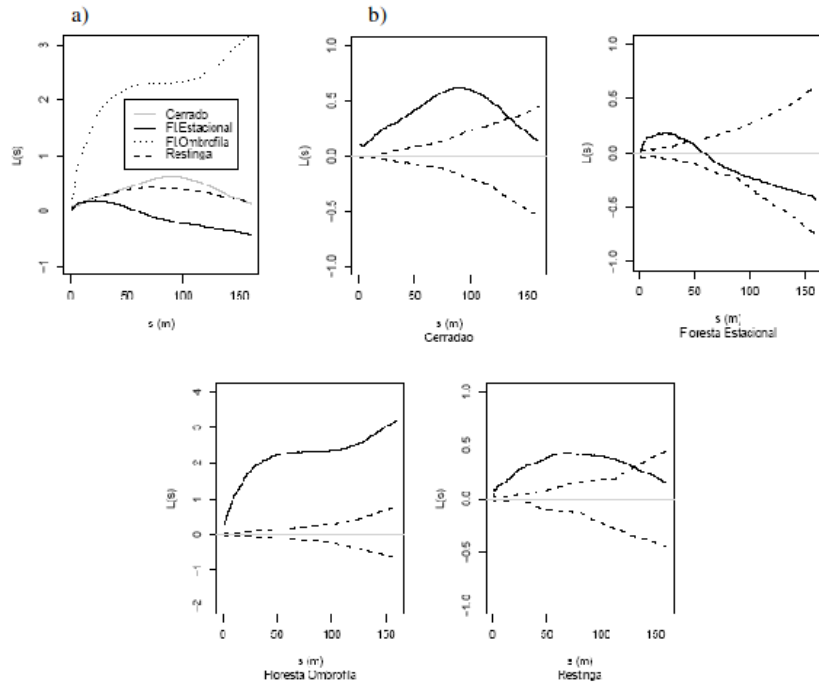


Figura 1 Padrão espacial observado para as árvores em cada parcela permanente: a) Comparação entre o padrão das quatro áreas. b) Padrão espacial observado; as linhas tracejadas indicam os envelopes de confiança de 99%, para a CAE.

evidente também, neste gráfico, a semelhança entre o padrão espacial do Cerradão e da Restinga.

Para as árvores do Cerradão, a hipótese de aleatoriedade foi rejeitada a partir de distâncias menores, até aproximadamente 120 m. Os valores de $L(s)$ foram crescentes até 90 m, a partir de onde a curva assume um comportamento decrescente. Isto significa que o tamanho dos agrupamentos dentro da parcela permanente variam até aproximadamente 90 m, e que após esta escala os agrupamentos são muito menos nítidos, mas somente após a marca de 120 m é que pode-se dizer que não há agrupamentos observados.

Um comportamento muito semelhante foi observado para as árvores da Restinga. Embora não seja tão evidente quanto no caso do Cerradão, a curva da função K de Ripley também mostrou agrupamentos até 120 m, a partir de onde a hipótese de aleatoriedade foi aceita. Neste caso, porém, não é possível identificar com clareza em quais escalas de distâncias os agrupamentos são mais pronunciados, resultando em um padrão complexo de agregação.

Na Floresta Estacional a hipótese de aleatoriedade foi rejeitada apenas até 45 m de distância. O padrão espacial predominante na Floresta Estacional foi, portanto, o padrão aleatório. Uma certa tendência em direção à regularidade foi observada, embora não tenha sido significativa, uma vez que a curva manteve-se dentro dos envelopes de confiança.

Como foi descrito anteriormente, o padrão agregado foi observado em todas as escalas na parcela permanente na Floresta Ombrófila. Não é possível diferenciar claramente em quais escalas os agrupamentos foram mais nítidos, resultando em um padrão de agregação complexo. O padrão agregado é comum em florestas tropicais, especialmente em razão do grande número de árvores conspécificas na sua vizinhança (Hubbell 1979). Ao estudar vegetação da Ilha de Barro Colorado no Panamá, encontraram-se padrões agregados das árvores, especialmente em função de um elevado recrutamento na vizinhança das árvores parentais (Condit et al 1992). Foram encontrados também padrões agregados em quatro espécies estudadas na Costa Rica (Sternner et al 1986).

Embora seja possível afirmar que as árvores nas quatro formações florestais estudadas apresentam padrão agregado, diferenças no comportamento da curva da Função K merecem maior atenção. Ambientes heterogêneos correspondem a níveis elevados de agregação, enquanto áreas mais homogêneas apresentariam níveis mais baixos (Condit et al 2000). Níveis de agregação são atribuídos principalmente a disponibilidade de recursos (Collins and Klahr 1991; Grau 2000), condições microclimáticas específicas e reduzida capacidade de dispersão. De modo oposto, a intensa competição por recursos pode levar a padrões regulares (Haase 1995). A disponibilidade de recursos refere-se principalmente a nutrientes e água no solo (Collins and Klahr 1991). Condições microclimáticas favoráveis surgem principalmente em razão da estrutura do dossel da floresta, propiciando filtragem de luz e maior influência do vento (Leemans 1991; Houle 1992), ou mesmo devido a um relevo acidentado (Condit et al 2000; Schwarz et al 2003).

3.2 Caracterização por classes de diâmetro

A distribuição de classes de diâmetro por formação florestal foi semelhante entre elas, exponencial negativa, mostrando uma progressiva diminuição do número de indivíduos conforme o aumento do tamanho.

Padrões agregados foram encontrados nas classes de diâmetro menor, e padrões aleatórios para as classes de diâmetro maior, em todas as áreas deste estudo. Outros estudos obtiveram observações semelhantes (Haase et al 1997; Busing 1998; Barot et al 1999; Grau 2000; Edman and Jonsson 2001). Uma das formas de se testar a hipótese de fuga de Janzen-Connell (Janzen 1970; Connell 1978) é avaliar o padrão espacial das árvores jovens, adultas e senescentes, e a relação de independência espacial entre as classes (Barot et al 1999; Condit et al 2000). Ainda segundo os autores, a passagem de um padrão agregado de jovens para um padrão aleatório de adultos ocorre principalmente em função da mortalidade dependem da densidade. Padrões agregados de árvores jovens em escalas menores que 15 m são fortes indícios da influência de clareiras produzidas pela queda de árvores do dossel na regeneração da floresta (Grau 2000). Plantas em diferentes estágios de vida possuem diferentes necessidades, e em função disso apresentam padrões espaciais distintos. Condições de sombreamento e filtragem de luz, assim como espaços disponíveis no dossel da floresta, são algumas características ambientais importantes para o desenvolvimento de árvores jovens (Batista 1994; Barot et al 1999).

As árvores do Cerradão, divididas segundo seu tamanho, e as análises do padrão espacial em cada classe são mostrados na Figura 2. Padrões agregados foram observados para as classes 1 e 2 (árvores com $d < 10cm$ e $10 \leq d < 20cm$), em distâncias próximas a 130 m. Para todas as demais classes a CAE foi aceita. Na classe 5 (árvores a partir de 40

cm) houve um pequeno desvio em relação à CAE em uma escala de aproximadamente 105 m. De fato, há uma tendência de agregação para esta última classe a partir de 75 m.

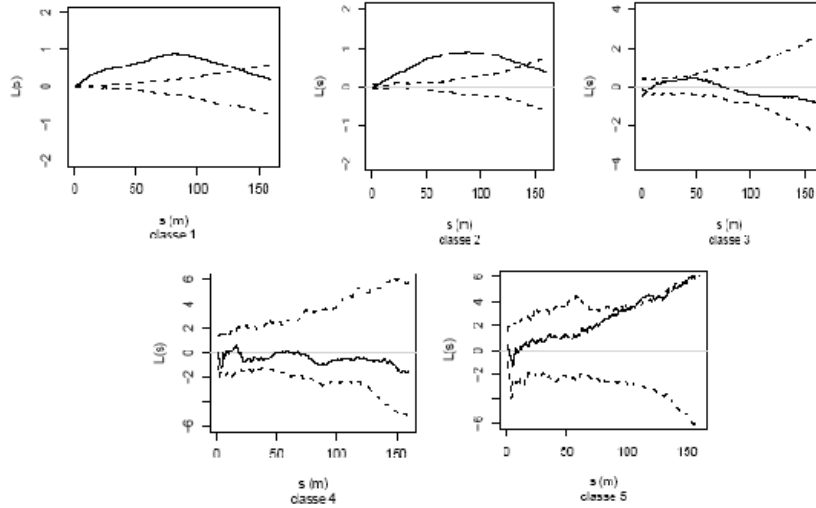


Figura 2 Análise do padrão espacial das árvores segundo classes de diâmetro no Cerradão

O padrão espacial observado para as árvores em cada classe de tamanho na Floresta Estacional é apresentado na Figura 3. O padrão espacial observado para a primeira classe (árvores com diâmetro menor que 10 cm) foi agregado até 50 m, aleatório de 50 m a 110 m e regular a partir deste ponto. Para as demais classes, o padrão predominante foi o aleatório. Apenas em duas classes houve pequenos desvios em relação à CAE: na classe 2, até 50 m, e na classe 6, entre 30 e 50 m. O formato da curva na classe 6 permite supor que as árvores maiores tenham grande tendência à agregação, embora sem significância estatística.

As árvores da Floresta Ombrófila, divididas segundo seu diâmetro e o padrão espacial correspondente, são mostrados na Figura 4. No mapa das árvores é possível identificar pelo menos duas grandes clareiras na parcela permanente. As mesmas são visíveis nos mapas de todas as classes de diâmetro, sendo assim, foi possível compreender que os efeitos destas duas áreas, foram determinantes para o seu padrão espacial. Foi observado um padrão predominantemente agregado para as três primeiras classes na parcela permanente na Floresta Ombrófila, enquanto as três últimas apresentaram padrão aleatório. O padrão da primeira classe de diâmetro foi muito semelhante ao padrão geral na área (Figura 1), e a agregação foi significativa em todas as escalas para as duas primeiras classes. As três últimas classes apresentaram desvios em relação ao modelo de Completa Aleatoriedade Espacial em distâncias entre 30 e 100 m.

O padrão espacial observado para cada classe de diâmetro na Restinga (Figura 5) foi similar ao encontrado nas outras áreas de estudo: padrão agregado para as primeiras classes, e padrão aleatório para as últimas. O modelo de Completa Aleatoriedade Espacial foi rejeitado para as classes 1 e 2, e aceito para as demais.

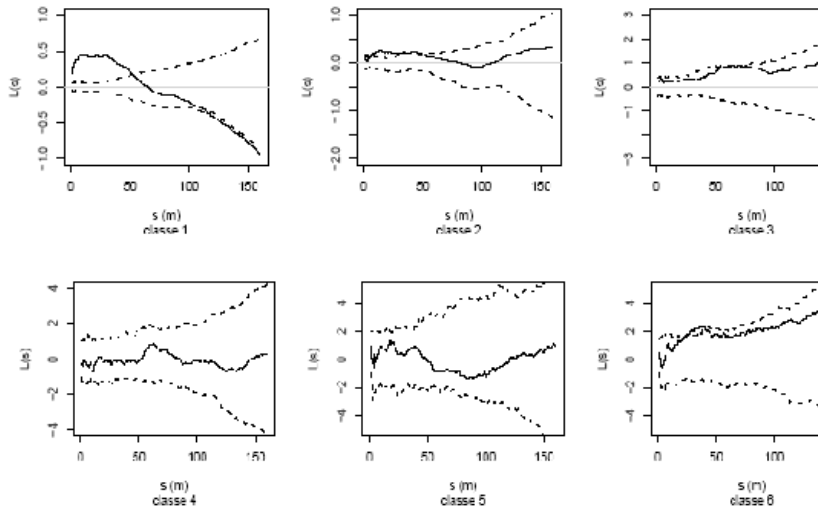


Figura 3 Análise do padrão espacial das árvores segundo as classes de diâmetro na Floresta Estacional

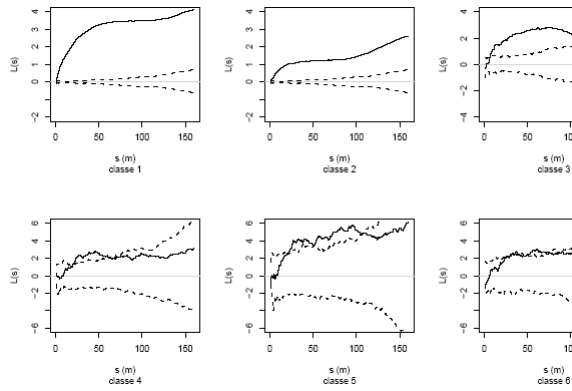


Figura 4 Análise do padrão espacial das árvores segundo as classes de diâmetro na Floresta Ombrófila

O padrão espacial da primeira classe de diâmetro é responsável pelo padrão geral observado na Floresta Estacional: padrão agregado bem definido em escalas menores, e uma forte tendência em direção à regularidade conforme aumentam as distâncias (Figura 3). Fato semelhante ocorre na Floresta Ombrófila (Figura 4), onde a primeira classe de diâmetro mostrou um padrão muito semelhante ao padrão geral da floresta. Apenas no Cerradão que as árvores maiores (com diâmetro a partir de 40 cm) mostraram um padrão agregado.

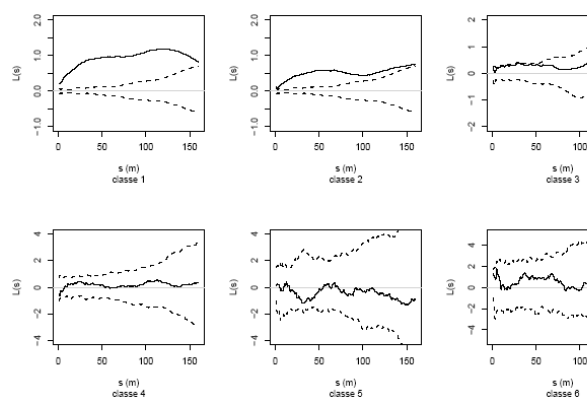


Figura 5 Análise do padrão espacial das árvores segundo as classes de diâmetro na da Restinga

Tabela 1 Espécies de maior densidade nas Unidades de Conservação

Formação Florestal	Espécie	Número de indivíduos
Cerradão	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	3541
	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	2141
	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart	1602
	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	1482
Floresta Estacional	<i>Metrodorea nigra</i> A.St. - Hil.	4033
	<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.	590
	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	587
	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez.	582
Floresta Ombrófila	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	2085
	<i>Guapira opposita</i> Vell.	349
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planchon et Triana) Zappi	248
	<i>Bathysa meridionalis</i> L.B.Sm. e Downs	198
Restinga	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	2721
	<i>Xylopia langsdorffiana</i> A. St., Hil e Tul	857
	<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	697
	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) JF Macbr.	511

3.3 Caraterização das espécies representativas das formações florestais

Foi realizada uma análise do padrão espacial em cada parcela permanente tomando como base as espécies de maior abundância em cada formação, segundo a Tabela 1.

3.3.1 Cerradão

Foram observados níveis de agregação para as quatro espécies na Estação Ecológica de Assis, em todas as escalas, como apresentado na Figura 6a.

É relevante ressaltar que as quatro espécies mais abundantes, destacam-se das demais de modo que a soma dos seus indivíduos corresponde a aproximadamente 38% das árvores da parcela permanente. Desvios em relação à CAE foram observados para todas as populações estudadas, embora sejam evidentes diferenças entre elas. A função K de Ripley salientou a semelhança entre o padrão espacial de *Copaifera langsdorffii*

e *Ocotea corymbosa*. Nos dois casos a curva da função K mostrou um comportamento bem semelhante, com um pico evidente na marca de 100 m de distância. Esse padrão de agregação pode ser interpretado como um perfil de agrupamentos evidentes até distâncias de 100 m, uma vez que a função, que é cumulativa, encontra cada vez mais indivíduos até esta escala. Após esta marca, a relativa ausência de indivíduos produz a queda na curva.

Comportamento semelhante também foi observado para *Vochysia tucanorum*, embora em outra escala e com outra intensidade. Com relação à *Xylopia aromatica*, embora o padrão agrupado esteja claro, o perfil de distribuição desta espécie é mais complexo. Como não há picos evidentes, e a curva da função tem um comportamento visivelmente crescente até o fim da escala adotada no estudo, não é possível identificar em quais escalas os grupos são mais evidentes.

No Cerradão, as quatro espécies de maior densidade apresentaram características comuns: todas são heliófitas, e todas apresentaram padrões agregados em todas as escalas. O comportamento da curva da Função K de Ripley foi bastante semelhante para *Ocotea corymbosa*, *Copaifera langsdorffii* e *Vochysia tucanorum*, estas três espécies integram o dossel do Cerradão. A espécie *Xylopia aromatica* é típica do sub-bosque desta formação florestal. A semelhança no padrão espacial das três espécies de dossel permite concluir que elas são responsáveis pela configuração espacial do topo do Cerradão.

3.3.2 Floresta Estacional

O padrão espacial observado para as quatro espécies em Caetetus é apresentado na figura 6b. A espécie *Metrodorea nigra* concentra sozinha cerca de 33% das árvores encontradas nesta parcela permanente. A dominância dessa espécie fica ainda mais evidente quando se compara o número de indivíduos encontrados dela com a das demais espécies selecionadas neste estudo 1.

O padrão espacial de *Metrodorea nigra* foi predominantemente aleatório, sobretudo a partir de uma escala de distâncias de 50 m. A espécie, portanto, apresentou tendência de agrupamento apenas em distâncias menores. Em contrapartida, o padrão de *Trichilia clausenii* foi agregado, sendo que a aleatoriedade foi rejeitada para todas as escalas. Para esta espécie, a função K de Ripley apontou grupos bem definidos, especialmente até a escala de 50 m. Na espécie *Aspidosperma polyneuron* a aleatoriedade foi rejeitada na escala entre 5 e 75 m, nas demais escalas o padrão predominante foi o aleatório. Um comportamento ligeiramente semelhante foi observado para *Ocotea indecora*, entre as escalas de 5 e 110 m.

Na Floresta Estacional, duas espécies entre as quatro de maior densidade são reconhecidamente perenifólias: *Metrodorea nigra* e *Aspidosperma polyneuron*, embora a primeira seja espécie típica do sub-bosque, e a segunda componente do dossel. A grande abundância de *Metrodorea nigra* certamente contribui para a caracterização do padrão espacial da formação como um todo, uma vez que o padrão espacial observado para a espécie se assemelha muito ao padrão espacial da comunidade.

3.3.3 Floresta Ombrófila

O padrão espacial observado para as quatro espécies amostradas no Parque Estadual de Carlos Botelho são mostrados na Figura 6c. O palmitreiro *Euterpe edulis* foi a espécie de maior abundância com cerca de 20% do número total de árvores encontradas e o padrão espacial desta espécie foi agregado em todas as escalas, agrupamentos definidos de até

25 m são identificados, embora agrupamentos de diversos outros tamanhos ocorram em todas as escalas restantes. Tanto para *Bathysa meridionalis* quanto para *Garcinia gardneriana* a CAE foi rejeitada. De fato, o padrão observado para ambas é muito semelhante, onde as curvas apresentam picos evidentes ao redor de 40 m, para em seguida experimentar certa queda. Novamente, a interpretação destes dados sugere a presença de grupos de tamanho correspondente a esta distância. Para as demais escalas os grupos ainda existem, mas em densidade menor. Rejeição à aleatoriedade foi observada até 90 m de distâncias para *Guapira opposita*, de modo que a partir desta escala o padrão espacial foi significativamente aleatório. De fato, seu padrão assemelha-se até ao das duas espécies anteriores, não fosse pela aleatoriedade em escalas maiores. A observação dos mapas destas três espécies já salienta esta semelhança.

Na Floresta Ombrófila, três das quatro espécies de maior densidade apresentaram padrão espacial agregado em todas as escalas, salientando o caráter fortemente agregado do padrão espacial das árvores desta formação florestal. Fica evidente a importância do palmitreiro *Euterpe edulis* na comunidade, não só em função da sua dominância entre as espécies mais abundantes, como também do seu papel na composição do dossel e sub-bosque da floresta.

3.3.4 Restinga

O padrão espacial para as quatro espécies de destaque na Ilha do Cardoso é descrito na Figura 6d. A espécie de maior abundância na Floresta Ombrófila também teve o mesmo papel na Restinga: *Euterpe edulis*, com 2721 indivíduos. Novamente, a espécie dominante se sobressai quando comparado seu número de indivíduos com as outras espécies.

A Completa Aleatoriedade Espacial foi rejeitada para *Euterpe edulis*, *Amaioua intermedia* e *Xylopia langsdorffiana*. Padrão agregado entre 10 e 120 m de distâncias foi observado para *Andira anthelmia*.

A espécie *Euterpe edulis* parece desempenhar papel importante na dinâmica da Floresta Ombrófila e da Restinga. O fato da espécie ser a mais abundante nas duas áreas já seria suficiente para justificar especial atenção. A espécie possui papel fundamental para a fauna, em razão do grande número de sementes e frutos produzidos, e para a composição de ambos os estratos da floresta, uma vez que é comum observar grande número de plantas e juvenis da espécie no sub-bosque dos remanescentes florestais. Por este motivo, a espécie é apontada como fundamental na recuperação de florestas secundárias (Dias 1993).

Espécies que preferem luz difusa ou necessitam de sombra ao longo do seu ciclo de vida (espécies esciófitas), como *Amaioua intermedia*, *Euterpe edulis* (sobretudo em estágios iniciais de vida), *Trichilia clausenii* e *Aspidosperma polyneuron*, apresentaram padrões agregados. Espécies que crescem a pleno Sol (heliófitas), como *Copaifera langsdorffii*, *Ocotea corymbosa*, *Xylopia aromatica* e *Vochysia tucanorum*, espécies dominantes no Cerradão de Assis, também apresentaram padrões agregados em todas as escalas. Apenas para *Metrodorea nigra*, em Caetetus, um padrão aleatório foi notado a partir de 75 m de distâncias.

3.4 Padrão Espacial e Processos Ecológicos

Em razão da densidade das espécies abundantes, eventuais fenômenos como inibição entre as árvores do dossel (como resultado da competição por luz) são pouco evidentes (Batista 1994; John et al 2002). A dinâmica de florestas tropicais está intimamente ligada também à dinâmica de clareiras (Grau 2000). Espécies com diferentes preferências em relação à qualidade de luz incidente não mostraram diferenças de modo que fosse possível identificar relações do tipo causa e efeito. Espécies pioneiras e oportunistas aproveitam as brechas no dossel da floresta para explorar os novos recursos abertos em função da queda das árvores, especialmente maior luminosidade e maior temperatura (Leemans 1991; Grau 2000).

Padrões agregados para espécies pioneiras, na escala das clareiras, são esperados. De maneira geral, assume-se que o padrão espacial seja resultado dos processos ecológicos e das variáveis abióticas de cada bioma. Entre os processos ecológicos mais importantes estão a competição e a síndrome de dispersão de sementes. A competição interespecífica, especialmente em florestas livres de grandes perturbações, conduz o padrão espacial das árvores em direção à regularidade (Kenkel et al 1989; Condit et al 1992; Batista 1994; Haase et al 1997), embora seus efeitos possam variar bastante segundo suas características ecológicas.

A dinâmica do dossel de florestas tropicais é responsável por grande parte dos processos ecológicos que mantêm o bioma, como regeneração (Leemans 1991), disponibilidade de habitats (Harms et al 2001) e de recursos, especialmente luz e nutrientes no solo (Grau 2000). A própria fisionomia conhecida como mosaico vegetacional, caracterizada por manchas de espécies dominantes, é reflexo direto da dinâmica do dossel (Batista 1994). O tamanho das aberturas no dossel e o padrão espacial das árvores no estrato inferior são preponderantes para a definição do padrão agregado e do tamanho dos grupos (Batista 1994; Grau 2000).

A síndrome de dispersão de sementes pode afetar o padrão espacial das espécies principalmente em relação à escala de distâncias nas quais os agrupamentos são definidos (Janzen 1970; Connell 1978; Augspurger 1983; Houle 1992). A concentração das árvores em curtas distâncias ocorreria em função da limitação na capacidade de dispersão (Hubbell 1979; Condit et al 2000; Grau 2000), enquanto espécies com mecanismos mais elaborados de dispersão de sementes, através do vento ou de animais, teriam padrões espaciais diferentes em distâncias maiores (Janzen 1970; Connell 1978).

4 Conclusions

Os resultados encontrados no presente estudo, são coerentes com a hipótese formulada por Hubbell, especialmente no fato dos padrões agregados serem comuns. A questão da dispersão de sementes pode ser observada quando se detecta atração espacial entre estes dois grupos, o de árvores pequenas e o de árvores maiores. Conforme a hipótese de Janzen-Connell, este padrão aleatório cede espaço a um padrão agregado para árvores maiores, em razão da competição e herbivoria. Os agrupamentos de árvores jovens seriam atrativos para herbívoros e patógenos, da mesma forma que a densidade entre tais plantas jovens promoveria uma acentuada competição entre elas.

Diferentes processos ecológicos em cada formação florestal, bem como as características ambientais, produziram padrões espaciais distintos em cada floresta. Embora tenha sido observado que as árvores em geral tendem a agrupar-se, da mesma forma

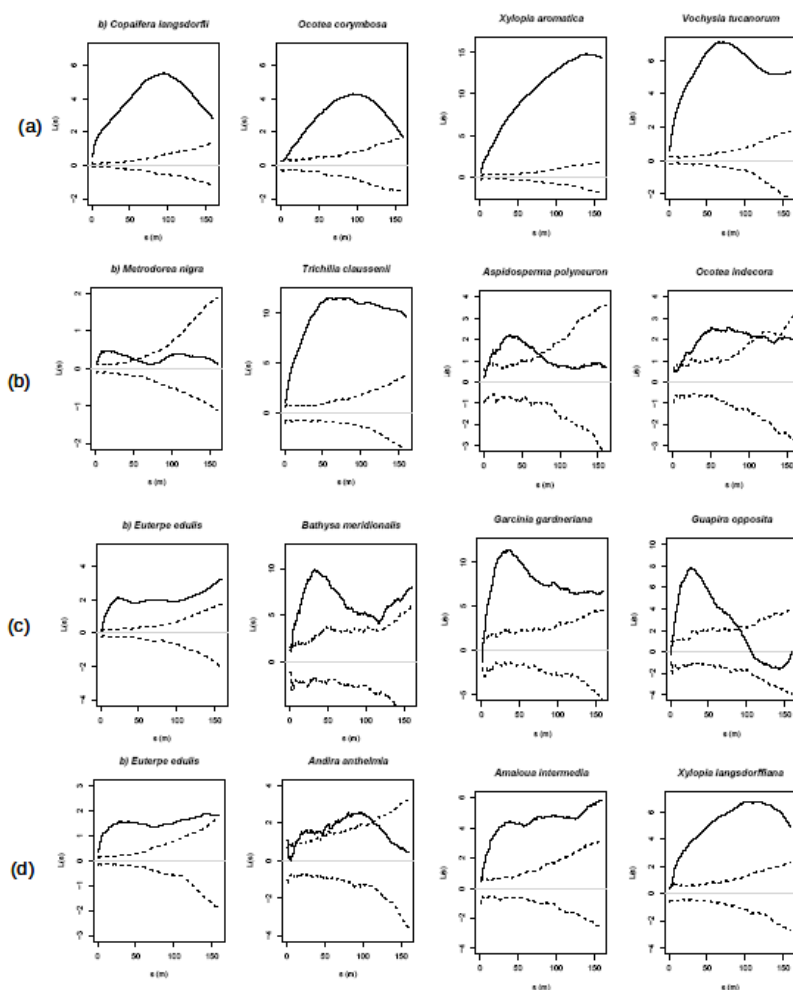


Figura 6 Padrão espacial observado para as espécies de maior abundância no (a) Cerradão, (b) Floresta Estacional, (c) Floresta Ombrófila e (d) Restinga.

que árvores de tamanho menor tendem a formar grupos mais definidos do que árvores de tamanho maior, o tamanho dos grupos e a escala de distâncias em que tais grupos ocorreram em cada formação florestal indicam um padrão de agregação altamente complexo na estrutura de cada comunidade estudada.

Acknowledgements As fundações que apoiaram o desenvolvimento deste trabalho. Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (01/11825-3; 1999/09635-0). Conselho Nacional de Pesquisa (142719/2009-9).

Referências

- Anjos A, Couto H, Batista J, Reis A (1998) Análise do efeito de um manejo em regime de rendimento sustentável sobre o padrão de distribuição espacial do palmitheiro (*Euterpe edulis martius*), utilizando a função k de ripley. *Árvore* 22:215–225
- Armesto J, Mitchell J, Villagran C (1986) A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 8:1–11
- Augsburger C (1983) Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189–196
- Barot S, Gignoux J, Menaut J (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987–2005
- Batista J (1994) Spatial dynamics of trees in a brazilian atlantic tropical forest under natural and managed conditions. PhD thesis, University of Washington
- Batista J, Maguire D (1998) Modelling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management* 110:293–314
- Brando P, Durigan G (2004) Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (são paulo state, brazil). *Plant Ecology* 175(175):205–215
- Busing R (1998) Composition, structure and diversity of cove forest stands in the great smoky mountains: a patch dynamics perspective. *Journal of Vegetation Science* 9:881–890
- Capretz R, Batista J, Vidal E (2003) O uso de análises de segunda ordem (função k de ripley) para a detecção do padrão espacial em três áreas submetidas a manejos silviculturais diferentes na região de paragominas, Pará. pp 192–196
- Collins S, Klahr S (1991) Tree dispersion in oak-dominated forests along an environmental gradient. *Oecologia* 86:471–477
- Condit R, Hubbell S, Foster R (1992) Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140:261–286
- Condit R, Ashton P, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S, Foster R, Itoh A, LaFrankie J, Lee H, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414–1418
- Connell J (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1310
- Coomes D, Rees M, Turnbull L (1999) Identifying aggregation and association in fully mapped spatial data. *Ecology* 80:554–565
- Dias A (1993) Estrutura e diversidade do componente arbóreo e a regeneração do palmito (*Euterpe edulis*) em um trecho de mata secundária, no parque estadual de Carlos Botelho, sp. Master's thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ-USP
- Diggle P (1983) Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press
- Diggle P (2003) Statistical analysis of spatial point patterns, 2nd edn. Arnold
- Edman M, Jonsson B (2001) Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth picea abies forest. *Journal of Vegetation Science* 12:609–620
- Franco G (2002) Florística e fitossociologia de duas unidades do mosaico florestal da estação ecológica de Caetetus floresta estacional semidecidual, Gália, sp. Master's thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ-USP
- Getis A, Franklin J (1987) Second-order neighbourhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68:473–477
- Grau H (2000) Regeneration patterns of cedrela lilloi (meliaceae) in northwestern argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:227–242
- Haase P (1995) Spatial pattern analysis in ecology based on ripley's k function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6:575–582
- Haase P, Pugnaire F, Clark S, Incoll L (1997) Spatial pattern in anthyllis cytisoides shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8:627–634
- Harms K, Condit R, Hubbell S, Foster R (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50 ha neotropical forest plot. *Journal of Vegetation Science* 11:801–812
- Houle G (1992) Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 80:99–108
- Hubbell S (1979) Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299–1309
- Janzen D (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–528
- John R, Dattaraja H, Suresh H, Sukumar R (2002) Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetation Science* 13:45–

- Kenkel N (1988) Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69:1017–1024
- Kenkel N, Hoskins J, Hoskins W (1989) Local competition in a naturally established jack pine stand. *Canadian Journal of Botany* 67:2630–2635
- Kuuluvainen T, Rouvinen S (2000) Post-fire understorey regeneration in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. *Journal of Vegetation Science* 11:801–812
- Leemans R (1991) Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) karst.) in two old-growth coniferous forests in central sweden. *Vegetation* 93:157–165
- Melo M, Barros F, Chiea S, Kirizawa M, Jung-Menadaçolli S, (org) MW (2000) Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso, vol 7. Instituto de Botânica
- Negreiros O, Filho AC, Franco G, Couto H, Vieira M, Neto BM (1995) Análise estrutural de um trecho de floresta pluvial tropical, parque estadual de carlos botelho, núcleo de sete barras (sp- brasil). *Revista do Instituto Florestal* 7(1):1–33
- Ripley B (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistic Society* 39:172–212
- Ripley B (1979) Tests of ‘randomness’ for spatial point patterns. *Journal of the Royal Statistic Society B* 41:368–374
- Rocha F, Batista J (2003) A questão da desapropriação ambiental na estação ecológica dos caetetus, gália, sp
- Sampaio D (2003) Levantamento das espécies arbóreas de uma parcela permanente em floresta de restinga do parque estadual da ilha do cardoso, município de cananéia /são paulo. Master's thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ-USP
- Schwarz P, Fahey T, Mcculloch C (2003) Factors controlling spatial variation of tree species abundance in a forested landscape. *Ecology* 84:1862–1878
- Sterner R, Ribic C, Schatz G (1986) Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74:621–633