

Luci F Ribeiro¹, Luciana D Thomaz² & Jamile C Mileipe³

Caracterização da comunidade arbórea de um fragmento de floresta ombrófila densa montana (Santa Teresa – ES) a partir de grupos ecológicos de seus diásporos.

Characterization of the arboreal community from a tropical rainforest fragment (Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil), considering the ecological groups of propagules.

Resumo Este estudo teve como objetivo caracterizar a comunidade arbórea de um fragmento de floresta atlântica montana a partir de grupos ecológicos de dispersão, regeneração e estratificação, tanto no tempo (sazonalidade de frutificação) quanto no espaço (gradiente topográfico). Os aspectos gerais mais importantes deste trabalho se referem à observação de padrões de frutificação intimamente relacionados à heterogeneidade ambiental e temporal da área analisada. O gradiente topográfico estudado, se generalizado para o âmbito da floresta ombrófila densa montana, permite prever a importância da complexidade ambiental na manutenção de padrões de complexidade funcional de comunidades, pelo menos no que se refere às interações entre espécies arbóreas dispersadas por agentes animais e seus dispersores efetivos. Da mesma forma, a heterogeneidade temporal aqui observada pode ser considerada como fundamental na manutenção da diversidade da comunidade de frugívoros. Ou seja, este trabalho reforça a idéia de que o entendimento da organização e do funcionamento de comunidades tropicais dependem de análises mais refinadas das dinâmicas temporais e da heterogeneidade espacial presentes nestes sistemas.

Palavras-chave Dispersão de sementes, fenologia, frugivoria, Floresta Atlântica Montana.

Abstract This research project intends to characterize an arboreal community from a tropical rainforest fragment, considering the functional guilds of dispersal, regeneration and stratification. In addition, such analysis will consider temporal (seasonality in fruit) and spatial (topographic gradient) aspects. The main general results obtained here refer to the description of fruiting patterns highly associated to the spatial and temporal heterogeneity of the sampled areas,

which apparently is typical from Neotropical rainforests. The topographic gradient studied, if could be generalized to the range of the Neotropical montane rainforest ("Floresta Ombrófila Densa Montana"), points to the importance of the spatial complexity in the maintenance of the functional patterns of these communities, especially those related to the interactions among plant species dispersed by animals and their effective dispersal agents. In the same way, the temporal heterogeneity here observed must be considered as highly important to the maintenance of the diversity of the communities of frugivores. The full understanding of the organization and functioning of tropical communities depend upon more refined analyses of temporal dynamics and spatial heterogeneity, which is reinforced by the results obtained here.

Keywords Seed dispersal, phenology, frugivory, Atlantic Mountain Forest.

Introdução

Nas últimas décadas, muitas hipóteses têm sido apresentadas na tentativa de elucidar alguns padrões ligados à fenologia e à diversidade de plantas tropicais. O modelo de Janzen–Connell e a hipótese referente ao nicho de regeneração estariam ligados a predições sobre a manutenção da diversidade em florestas tropicais.

O modelo apresentado por Janzen (1970) e Connell (1971) propõe que a concentração de diásporos e plântulas próximos aos indivíduos adultos promoveria concentrações proporcionais de predadores e patógenos específicos, sendo a predação inversamente e o recrutamento diretamente relacionados à distância aos adultos coespecíficos. Esta relação entre a distância e a sobrevivência seria, segundo o modelo, uma das causas da alta diversidade nas florestas tropicais, bem como de sua manutenção.

A hipótese referente ao nicho de regeneração sugere uma diferença entre espécies, no que se refere a requeri-

¹ Escola Superior São Francisco de Assis. Rua Bernardino Monteiro, 700, Bairro Dois Pinheiros, Santa Teresa, ES. CEP 29650-000. ribeiro.luz3@gmail.com

² Departamento de Botânica. Universidade Federal do Santo

³ Universidade Federal de Pernambuco

mentos associados ao processo de regeneração, ou seja, propõe a existência de especificidade e de diferenciação nas condições ambientais (luz, umidade, vento..) que atuam na germinação e estabelecimento de plântulas. E, portanto, estas especificações estariam relacionadas à manutenção da riqueza em comunidades vegetais (Grubb, 1977).

Paralelamente a estas hipóteses, na década de setenta e oitenta, muitos pesquisadores investiram em produção científica ligada ao estudo de grupos ecológicos (Terborgh & Robinson, 1986; Simberloff & Dayan, 1991). Estes estudos possuem a vantagem de agrupar espécies que apresentem uma significativa sobreposição em seus requerimentos de nicho, sem levar em conta suas posições taxonômicas e, desta maneira, promover pesquisas capazes de fornecer subsídios necessários à compreensão da organização funcional de sistemas naturais, independente da sua composição taxonômica.

Baseado nas hipóteses apresentadas, este estudo teve como objetivo caracterizar a comunidade arbórea de um fragmento de floresta atlântica montana a partir de grupos ecológicos de dispersão, regeneração e estratificação, tanto no tempo (sazonalidade de frutificação) quanto no espaço (gradiente topográfico).

Métodos

Área de estudo

A Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL) está localizada entre as coordenadas 19°57'10" a 19°59'00" S e 40°31'30" a 40°32'25" W, com altitude variando entre 550 e 950 m (Mendes & Padovan 2000). A EBSL compreende um fragmento de floresta ombrófila densa montana (Veloso *et al.* 1991) com área de 440 ha. Esta floresta apresenta dossel não contínuo, variando de 10 a 20 m de altura, com estrato emergente podendo atingir mais de 30 m e sub-bosque contínuo com altura variando entre cinco e nove metros. As famílias melhor representadas, em relação ao número de espécies, são: Myrtaceae (86 espécies), Lauraceae (50 espécies), Sapotaceae (31 espécies) e Rubiaceae (21 espécies) (Thomaz & Monteiro 1997).

A classificação climática para a região é, segundo Köpen, tipo subtropical úmido, semestragem (Cfa), com temperatura do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio entre 3°e 18°C. A precipitação média anual está em torno de 1.868 mm, sendo os períodos entre novembro e janeiro e entre maio e agosto relacionados às estações mais e menos chuvosas, respectivamente (Mendes & Padovan 2000).

Procedimento de coleta dos dados

O censo de espécies em frutificação foi realizado em

uma área de 1,2 ha onde foi realizado anteriormente um levantamento fitossociológico (Thomaz & Monteiro, 1997). As parcelas foram distribuídas em três ambientes, sendo 34 parcelas em ambiente de Vale (A1), 34 em encosta (A2) e 34 em topo de morro (A3). No interior de cada uma das 102 parcelas, de 10 por 10 metros, delimitadas no levantamento florístico de Thomaz e Monteiro (1997), foi instalada uma armadilha de fruto de 0,25 m², com tela de 2 por 2 milímetros, a cinquenta centímetros do solo. O material das armadilhas foi coletado semanalmente e levado à estufa para secagem e triagem. O material foi separado em botões, flores, frutos e sementes e, posteriormente, identificados e acondicionados em sacolas individualizadas por unidade amostral. A identificação do material era feita por período de coleta, táxon e grupo ecológico.

Fenologia

Foram consideradas em frutificação as espécies que apresentaram estrutura reprodutiva nas armadilhas de fruto, ou na observação visual dos indivíduos das parcelas amostrais. Para complementar os dados de fenologia, as árvores adultas de cada parcela foram vistoriadas com auxílio de binóculo durante as visitas semanais.

Grupos ecológicos

Os grupos ecológicos foram definidos de acordo com as síndromes de dispersão, as estratégias de regeneração e de estratificação.

Grupos ecológicos de dispersão: (1) Frugívoros especialistas: espécies com grandes frutos, grandes sementes e uma polpa firme e densa; (2) Frugívoros generalistas: pequenos frutos com um grande número de pequenas sementes e polpa suculenta; (3) Roedores: frutos grandes, com coloração escura, polpa fibrosa, grandes sementes em pequeno número, protegidas por um endocarpo resistente; (4) Abiótica: frutos com dispersão primária pelo vento, água ou por balística e que não envolvam uma dispersão secundária prevista para um agente biótico (Gauthier-Hion, 1990; Howe & Smallwood, 1982; Mckey, 1975; Smith, 1970). Serão considerados frutos grandes aqueles com tamanho superior a 1,5 cm de comprimento e frutos pequenos, aqueles com tamanho semelhante ou inferior a esta medida.

No que se refere ao nicho de regeneração, as espécies amostradas estão sendo divididas em duas categorias representativas dos grupos ecológicos de regeneração: espécies pioneiras ou intolerantes à sombra, as quais necessitam de clareiras como sítio de regeneração, e espécies tolerantes à sombra, as quais são capazes de se regenerar no sub-bosque (Hartshorn, 1978).

Para os grupos ecológicos de estratificação, serão consideradas as espécies de sub-bosque, que correspondem àquelas que ocupam o estrato dos arbustos e das pequenas

árvores no interior da floresta, e espécies que ocupam o estrato superior da floresta, correspondendo a árvores de dossel e/ou emergentes.

A inclusão de uma espécie em um grupo ecológico foi definida através de informações bibliográficas, material de herbário e conhecimento adquirido em trabalho de campo.

Distribuição Temporal dos Grupos Ecológicos de Dispersão

A classificação climática para a EBSL é, segundo Köpen, tipo subtropical úmido, sem estiagem (Cfa), com temperatura do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio entre 3° e 18°C (Figura 1). A precipitação média anual está em torno de 1.868 mm, sendo os períodos entre novembro e janeiro e entre maio e agosto relacionados às estações mais e menos chuvosas, respectivamente (Mendes & Padovan, 2000).

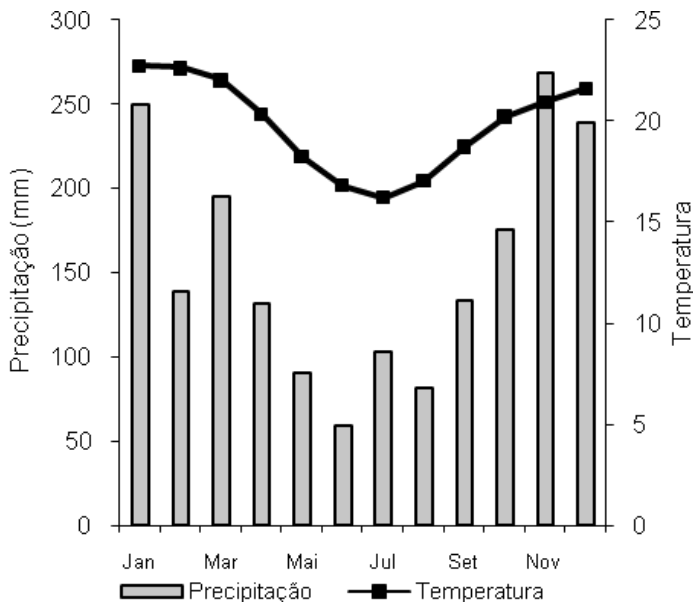


Figura 1 Dados relativos às médias de temperatura e precipitação dos últimos 50 anos para Estação Biológica de Santa Lúcia. Gráfico baseado em Mendes & Padovan (2000).

Para caracterizar o tipo de distribuição dos indivíduos e da produtividade dos mesmos, ao longo dos meses de observação, os dados foram submetidos a um teste de Qui-quadrado (Zar, 1999) e, posteriormente, ao Índice de Dispersão de Morisita Padronizado (I_p) (Krebs, 1989). Os valores estimados por este índice variam entre $-1,0$ e $+1,0$, apresentando confiabilidade de 95% e limites de confiança de $+0,5$ e $-0,5$. Valores menores, iguais e maiores que zero indicam, respectivamente, uma distribuição uniforme, aleatória e agregada.

Resultados e Discussão

Caracterização da comunidade

Após 14 meses de coleta de dados, foram observadas

153 espécies (350 indivíduos) em frutificação, o que corresponde a 34,54% das espécies presentes na área amostral e a 15,95% dos indivíduos.

O maior número de espécies em frutificação foi observado na área de topo de morro, 67 espécies, seguida da área de vale com 64 espécies e a meia encosta com 47 espécies. Algumas espécies tiveram sua frutificação restrita a uma das áreas, sendo 53 (38,68%) delas frutificaram apenas na área de topo de morro, 48 (30%) em área de vale e 27 (15%) na meia encosta (Tabela I).

Tabela I Espécies vegetais segundo os grupos ecológicos segundo as síndromes de dispersão, as estratégias de regeneração e de estratificação na Estação Biológica de Santa Lúcia

Família/Espécie	Dispersão	Estrato	Regeneração	Vale	Encosta	Topo de Morro
Annonaceae						
<i>Guateria</i> sp3	FE	SB	TS			X
<i>Pseudoxandra</i> sp	FE	SB	TS	X		-
<i>Rollinia laurifolia</i>	FE	SB	TS	X		-
Schlechtend						
<i>Unonopsis riedeliana</i> Spreng	FE	SB	TS		X	X
Apocynaceae						
<i>Aspidosperma melanocalyx</i> Müll. Arg.	AB	DS	IT	X		
<i>Lacmellea</i> sp	FE	SB	IT			X
<i>Rauvolfia grandiflora</i> Mart	FG	SB	IT		X	
Araliaceae						
<i>Didymopanax morototoni</i> Decne. & Planch.	FG	DS	IT			X
Areaceae						
<i>Attalea oleifera</i> Barb. Rodr.	RO	DS	IT		X	
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	FE	SB	TS	X	X	X
<i>Euterpe espiritosantensis</i> Fernandes	FE	SB	TS			X
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	RO	SB	TS			X
<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi.) Glassm.	RO	DS	TS	X	X	
Asteraceae						
<i>Vernonia</i> sp	AB	DS	IT			X
Bombacaceae						
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	AB	DS	IT	X		
Caesalpinaceae						
<i>Hymenaea aurea</i> Lee & Lang.	RO	DS	TS		X	
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott						
<i>Tachigali paratyensis</i> (Vell.) H. C. Lima	AB	DS	TS	-	-	X
Caryocaraceae						
<i>Caryocar edule</i> Casar.	RO	EM	TS	X	X	
Cecropiaceae						
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott.) Rizzini	FG	DS	IT		X	X
<i>Coussapoa pachyphylla</i> Akkermans & C.C. Berg.	FG	DS	IT	X	X	X
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	FG	DS	IT	X		
Celastraceae						
<i>Maytenus communis</i> Reiss	FE	SB	TS		X	
Chrysobalanaceae						
<i>Caecilia grandiflora</i> Benth.	RO	DS	TS			X
<i>Hirtella heblecada</i> Moric. Ex A. DC.	FG	DS	TS	X		
<i>Licania micrantha</i> Miquel	RO	DS	TS	X	X	

Tabela 1 cont. Espécies vegetais segundo os grupos ecológicos segundo as síndromes de dispersão, as estratégias de regeneração e de estratificação na Estação Biológica de Santa Lúcia

Família/Espécie	Dispersão	Estrato	Regeneração	Vale	Encosta	Topo de Morro
Clusiaceae						
<i>Tovomita</i> sp1	FG	SB	IT			X
<i>Tovomita</i> sp2	FG	SB	IT	X		
<i>Tovomitopsis</i> sp	FG	SB	IT	X		
Elaeocarpaceae						
<i>Sloanea guianensis</i> (Aublet) Benth.	FE	DS	TS	X	X	X
<i>Sloanea</i> sp1	FE	DS	TS			X
<i>Sloanea</i> sp2	FE	DS	TS			X
Erythroxylaceae						
<i>Erythroxylum passerinum</i> Mart.	FG	SB	IT		X	
Euphorbiaceae						
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Muell. Arg.	FG	DS	IT	X		
<i>Hieronymia alchorneoides</i> Allemão	FG	DS	IT	X		
<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	FG	SB	IT			X
<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.	FG	SB	IT	X		
Fabaceae						
<i>Dalbergia foliosa</i> Benth.	AB	DS	IT			X
<i>Diploptropis incexis</i> Rizz. & Mattos	AB	DS	TS			X
<i>Ormosia friburgensis</i> Taub. ex Harms	FG	DS	TS			X
<i>Ormosia</i> sp	FG	DS	TS			X
<i>Swartzia apétala</i> Raddi	FE	DS	TS			X
<i>Swartzia myrtifolia</i> Smith.	FE	SB	TS			X
Flacourtiaceae						
<i>Casearia commersoniana</i> Camb.	FG	SB	TS	X	X	
<i>Casearia</i> sp2	FG	SB	TS	X		
<i>Casearia</i> sp3	FG	SB	TS	X		
<i>Casearia</i> sp4	FG	SB	TS		X	X
Hernandiaceae						
<i>Sparattanthelium botocudorum</i> Mart.	AB	DS	IT		X	
Hippocrataceae						
<i>Salacia</i> sp	FE	SB	TS	X		
<i>Salacia amygdalina</i> Peyr.	FE	SB	TS	X		
Humiriaceae						
<i>Vantanea obovata</i> (Ness et Mart.) Benth.	RO	DS	TS		X	X
<i>Vantanea compacta</i> (Ness et Mart.) Benth.	RO	DS	TS		X	X
Lacistemataceae						
<i>Lacistema</i> sp	FG	SB	TS	X		
Lauraceae						
<i>Beilschmiedia aff. rigida</i> (Mez) Kosterm.	FE	DS	TS		X	
<i>Beilschmiedia</i> sp2	FE	DS	TS	X		
<i>Beilschmiedia</i> sp3	FE	DS	TS		X	
<i>Cinnamomum riedelianum</i> Kostermans	FE	DS	TS		X	
<i>Cinnamomum</i> sp1	FE	DS	TS			X
<i>Cinnamomum</i> sp2	FE	DS	TS			X
<i>Cinnamomum</i> sp3	FE	DS	TS			X
<i>Cryptocarya</i> sp3	FE	DS	TS			X
<i>Ocotea aciphylla</i> (Ness) Mez	FE	DS	TS			X
<i>Ocotea catharinensis</i> Mez	FE	DS	TS			X
<i>Ocotea domatiana</i> Mez	FE	DS	TS			X
<i>Ocotea lancifolia</i> (Schott.) Mez	FE	DS	TS			X
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	FE	DS	TS		X	
<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo	FE	DS	TS	X		X
<i>Ocotea velutina</i> Mart.	FE	DS	TS		X	
<i>Ocotea</i> sp1	FE	DS	TS		X	X
<i>Ocotea</i> sp2	FE	DS	TS			X
<i>Ocotea</i> sp6	FE	DS	TS		X	
<i>Persea caesia</i> Meisn.	FE	DS	TS	X	X	
<i>Persea</i> sp2	FE	DS	TS		X	
Malpighiaceae						
<i>Byrsonima variabilis</i> Adr. Juss.	FG	SB	IT			X
<i>Byrsonima</i> sp	FG	SB	IT	X		
Melastomataceae						
<i>Meriania tetramera</i> Wurdack	FG	SB	IT	X		

Tabela 1 cont. Espécies vegetais segundo os grupos ecológicos segundo as síndromes de dispersão, as estratégias de regeneração e de estratificação na Estação Biológica de Santa Lúcia

Família/Espécie	Dispersão	Estrato	Regeneração	Vale	Encosta	Topo de Morro
Melastomataceae						
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (A. DC.) Naud.	FG	DS	IT			X
<i>Miconia latecrenata</i> (A. DC.) Naud.	FG	SB	IT		X	
<i>Miconia</i> sp1	FG	SB	IT			X
<i>Miconia</i> sp2	FG	SB	IT		X	
<i>Mouriri</i> sp	FG	DS	IT			X
Meliaceae						
<i>Cabralea carjerana</i> (Vell.) Mart.	FE	DS	IT			X
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	FE	DS	IT		X	
Mimosaceae						
<i>Affonsea densiflora</i> Benth.	FG	SB	IT	X		
<i>Inga capitata</i> Desv.	FE	DS	IT			X
<i>Inga vestita</i> Benth.	FE	DS	IT	X		
<i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart.	FE	DS	IT		X	
<i>Inga thibaudiana</i> A. DC.	FE	DS	IT	X		
Monimiaceae						
<i>Mollinedia gigiana</i> Perk.	FG	SB	TS	X		
<i>Siparuna glossostyla</i> Perk.	FG	SB	TS	X	X	
Moraceae						
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudichaud	FG	SB	TS			X
Myrsinaceae						
<i>Rapanea venosa</i> (A. DC.) Mez.	FG	SB	IT			X
Myrtaceae						
<i>Calycorectes psidiiflorus</i> (Berg.) Sobral	FE	SB	TS	X	X	
<i>Calycorectes sellowianus</i> Berg.	FE	SB	TS	X		
<i>Campomanesia laurifolia</i> Gardner	FG	SB	TS	X		
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> Berg.	FE	SB	TS		X	
<i>Eugenia copacabanensis</i> Kiaerskou	FE	SB	TS	X		
<i>Eugenia tinguyensis</i> Camb.	FE	SB	TS	X		
<i>Eugenia xiriricana</i> Mattos	FE	SB	TS		X	
<i>Eugenia</i> sp1	FE	SB	TS	X		
<i>Eugenia</i> sp2	FE	SB	TS	X		
<i>Eugenia</i> sp6	FE	SB	TS			X
<i>Eugenia</i> sp11	FE	SB	TS	X		
<i>Eugenia</i> sp14	FE	SB	TS	X		
<i>Gomidesia crocea</i> (Vell.) Berg.	FE	SB	TS	X		
<i>Gomidesia pubescens</i> (DC.) Legrand	FE	SB	TS			X
<i>Marlierea parviflora</i> Berg.	FG	SB	TS		X	
<i>Marlierea regeliana</i> Berg.	FG	SB	TS			X
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) A. DC.	FG	SB	TS			X
<i>Myrcia oocarpa</i> Camb.	FG	SB	TS	X		
<i>Myrcia plusiantha</i> Kiaerskou	FG	SB	TS		X	X
<i>Myrcia tenuivenosa</i> Kiaerskou	FG	SB	TS		X	
<i>Myrcia</i> sp5	FG	SB	TS	X		
<i>Myrcia</i> sp6	FG	SB	TS	X		
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	FE	SB	IT			X
<i>Psidium</i> sp	FE	SB	IT			X
Nyctaginaceae						
<i>Guapira obtusata</i> (Jacq.) Lundell	FE	SB	TS			X
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Retz.	FG	SB	TS	X		
<i>Guapira venosa</i> (Choisy) Lundell	FE	SB	TS	X	X	
<i>Guapira</i> sp3	FE	SB	TS	X		
Oilaceae						
<i>Tetrastylidium grandiflorum</i> (Baill.) Sleumer	FG	SB	TS	X		

Tabela 1 cont. Espécies vegetais segundo os grupos ecológicos segundo as síndromes de dispersão, as estratégias de regeneração e de estratificação na Estação Biológica de Santa Lúcia

Família/Espécie	Dispersão	Estrato	Regeneração	Vale	Encosta	Topo de Morro
Oleaceae						
<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) Mart.	FE	SB	TS			X
Proteaceae						
<i>Roupala consimilis</i> Mez.	AB	DS	TS	X		
Rosaceae						
<i>Prunus selowii</i> Koehne	FG	DS	TS	X		
Rubiaceae						
<i>Alibertia</i> sp Schott	FE	SB	TS			X
<i>Amiounia guianensis</i> Aubl.	FE	SB	TS			X
<i>Bathysia australis</i> (St. Hil.) Hook f.	AB	SB	TS	X		
<i>Bathysia stipullata</i> (Vell.) Prest.	AB	SB	TS		X	
<i>Psychotria mapouroides</i> A. DC.	FG	SB	TS		X	
<i>Psychotria velloziana</i> Benth.	FG	SB	TS	X		
<i>Rudgea</i> sp	FG	SB	TS			X
Sapindaceae						
<i>Allophylus laevigatus</i> (Turez.) Radlk.	FG	SB	TS	X		
<i>Cupania furfuracea</i> Radlk.	FE	SB	TS	X		
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	FE	SB	TS	X		
Sapotaceae						
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. et Eichler) Engl.	FE	DS	TS		X	X
<i>Diploon cuspidatum</i> (Hoehe) Cronq.	FE	DS	TS			X
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart et Eichl.) Pierre	FE	DS	TS			X
<i>Micropholis</i> sp1	FE	DS	TS		X	X
<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D. Penn.	FE	DS	TS	X	X	
<i>Pouteria cuspidata</i> (A. DC.) Baehni.	FE	DS	TS	X		
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni. Penn.	FE	DS	TS		X	
<i>Pouteria grandiflora</i> (A. DC.) Baehni.	FE	DS	TS			X
<i>Pouteria</i> sp1	FE	DS	TS	X		
<i>Pouteria</i> sp3	FE	DS	TS	X	X	
<i>Pouteria</i> sp4	FE	DS	TS	X		
<i>Pouteria</i> sp8	FE	DS	TS	X	X	
<i>Pouteria</i> sp 9	FE	DS	TS		X	
<i>Pouteria</i> sp 10	FE	DS	TS			X
Simaroubaceae						
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	FE	DS	TS			X
Symplocaceae						
<i>Symplocos nitens</i> (Pohl) Benth. var. nitens	FG	SB	TS			X
Theaceae						
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Camb.	FE	SB	TS			X
Tiliaceae						
<i>Hidrogaster trinerve</i> Kuhl.	AB	DS	TS		X	
Vochysiaceae						
<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	AB	DS	TS	X		X
<i>Vochysia laurifolia</i> Warm.	AB	DS	TS		X	

O índice de similaridade de Sorensen (Krebs, 1989), obtido através da comparação das três subunidades amostrais e relacionado às espécies em frutificação, foi muito baixo ($Ss_{A1/A2}=0,24$; $Ss_{A1/A3}=0,07$; $Ss_{A2/A3}=0,20$). Estes índices foram consideravelmente menores do que o total da amostragem fitossociológica: $Ss_{A1/A2}=0,63$; $Ss_{A1/A3}=0,49$; $Ss_{A2/A3}=0,50$ (Thomaz & Monteiro, 1997).

O baixo número de indivíduos amostrados em relação ao total de espécies em frutificação, o alto número de espécies exclusivas para cada subunidade amostral e os baixos

índices de similaridade encontrados, sugerem uma alta plasticidade fenotípica para a população das espécies amostradas. Em reforço a esta hipótese, 57 das espécies com frutificação exclusiva para uma das subunidades ocorrem em pelo menos duas destas áreas. Portanto, não foi encontrada uma sincronia, para a maioria das populações das espécies da área amostral e, de modo complementar, muitas espécies desta comunidade tendem a não apresentar padrão anual de frutificação.

Em relação aos grupos ecológicos, a comunidade amostrada apresentou uma maior proporção de espécies em frutificação pertencentes à categoria de tolerantes à sombra, segundo o nicho de regeneração e às categorias de frugívoros especialista e generalista, no que se refere à síndrome de dispersão (Figura 1). Estas diferenças se mostraram significativas quando submetidas ao teste de Qui-quadrado (dispersão: $\chi^2 = 88,86$; g.l. = 3; $p < 0,001$; e regeneração: $\chi^2 = 40,79$; g.l. = 1; $p < 0,001$). Entretanto, o grupo ecológico de estratificação não apresentou diferença significativa entre as categorias referentes à sub-bosque e dossel ($\chi^2 = 0,006$; g.l. = 1; $p < 0,936$), como pode ser verificado na relação de proporção para este grupo ecológico na Figura 2.

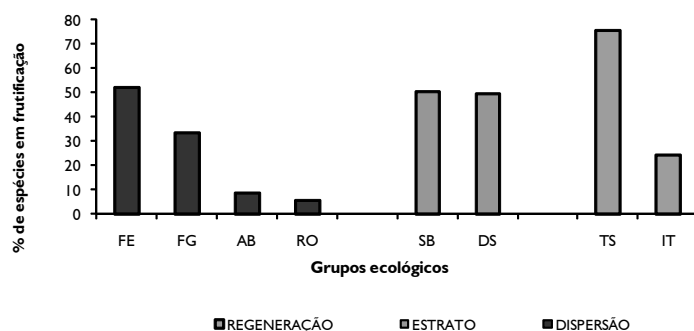


Figura 2 Gráfico da porcentagem das espécies em frutificação de acordo com os grupos ecológicos de dispersão, estratificação e regeneração. Grupos ecológicos de dispersão: Frugívoros especialistas (FE), Frugívoros generalistas (FG), Fatores abióticos (AB), e Roedores (RO); Grupos ecológicos de Estratificação: Sub-bosque (SB) e Dossel (DS); Grupos ecológicos de Regeneração: Tolerantes à sombra (TS) e Intolerante à sombra (IT).

A soma das categorias de frugívoros especialista, generalista e roedores corresponde a um total de 91,5% de zoocoria para a comunidade amostrada, diferindo da proporção encontrada por Morellato et al. (2000), em um trecho de floresta atlântica no estado de São Paulo (88%), para dois fragmentos de mata semidecídua (70% e 57%) (Morellato, 1991; Morellato et al. 1989) e em floresta de planície litorânea no estado de São Paulo (86%) (Talora & Morellato, 2000).

Grupos Ecológicos

Analisando a relação entre os grupos ecológicos de dispersão e de estratificação, pode-se observar que a

maior proporção das espécies com dispersão efetivada por roedores (RO) ou por fatores abióticos (AB) se encontra no estrato superior (DS) da comunidade arbórea amostrada (Figura 2). Esta diferença foi significativa de acordo com o teste de Qui-quadrado (Tabela 2). As espécies dispersadas por frugívoros generalistas se encontram preferencialmente no sub-bosque (SB) da comunidade arbórea amostrada, e esta tendência representada na Figura 2 foi significativa para o teste de Qui-quadrado (Tabela 2). Entretanto, o grupo ecológico de frugívoros especialistas não apresentou uma preferência por ocupação de estrato dentro da comunidade estudada, possuindo proporções muito semelhantes (Figura 3) e, de acordo com o teste de Qui-quadrado, a diferença não se mostrou significativa (Tabela 2).

Tabela 2 Descrição das análises estatísticas referentes à relação entre os grupos ecológicos de dispersão e a estratificação e nicho de regeneração das espécies em frutificação na Estação Biológica de Santa Lúcia.

		ESTRATIFICAÇÃO			
		FE	FG	AB	RO
χ^2		1,25	14,29	6,23	14,29
(probabilidade)		(< 0,264)	(< 0,001)	(< 0,012)	(< 0,001)

		REGENERAÇÃO			
		FE	FG	AB	RO
χ^2		51,20	0,49	0,69	5,44
(probabilidade)		(< 0,001)	(< 0,484)	(< 0,405)	(< 0,019)

O nível de significância (α) adotado para este trabalho é de 0,05. Grupos ecológicos de dispersão: Frugívoros especialistas (FE), Frugívoros generalistas (FG), Fatores abióticos (AB) e Roedores (RO).

A relação entre os grupos ecológicos de dispersão e o nicho de regeneração só se mostrou significativa para as categorias de frugívoros especialistas (FE) e roedores (RO) (Tabela 1). Preferencialmente, as espécies relacionadas às duas categorias são tolerantes ao sombreamento (Figura 4).

Algumas espécies intolerantes à sombra foram classificadas por Grime (1979) como aquelas mais adaptadas aos ambientes de borda e de grandes clareiras, bem como de ambientes perturbados. E, segundo Tabarelli & Mantovani (1999), em floresta atlântica montana, estas espécies são caracterizadas por possuírem pequenas sementes, quando zoocóricas (que poderiam representar o grupo de frugívoros generalistas) ou por possuírem síndrome de dispersão abiótica. Os mesmos autores também estabelecem uma relação entre espécies tolerantes à sombra e de grandes sementes dispersas por animais (características dos grupos ecológicos de frugívoros especialistas e roedores).

Distribuição Temporal dos Grupos Ecológicos de Dispersão
O acompanhamento dos indivíduos em frutificação nos

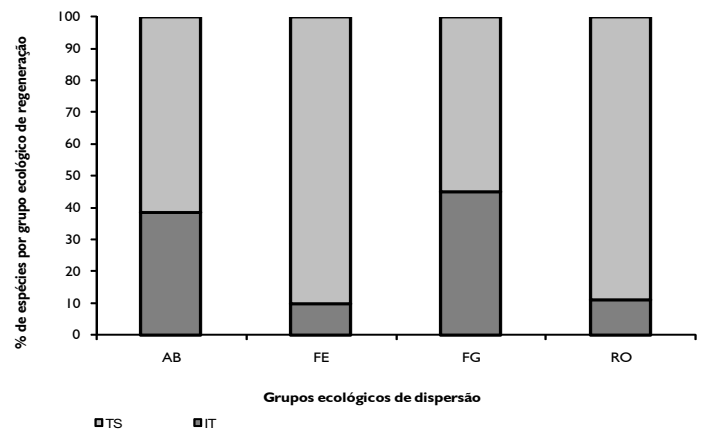


Figura 4 Gráfico da porcentagem das espécies em frutificação de acordo com os grupos ecológicos de regeneração e a relação com as síndromes de dispersão. Grupos ecológicos de dispersão: Frugívoros especialistas (FE), Frugívoros generalistas (FG), Fatores abióticos (AB) e Roedores (RO); Grupos ecológicos de regeneração: Intolerante à sombra (IT) e Tolerante à sombra (TS).

1,2 ha de floresta atlântica montana, ao longo de 14 meses, apresentou uma distribuição temporal agregada para o grupo ecológico de frugívoros especialistas ($\chi^2 = 162,0$; g.l. = 13; $p < 0,001$; $lp = 0,5124$), e aleatória para os grupos de frugívoros generalistas ($\chi^2 = 18,8$; g.l. = 13; $p < 0,130$; $lp = 0,2467$), de fatores abióticos ($\chi^2 = 9,0$; g.l. = 13; $p < 0,773$; $lp = -0,2503$) e de roedores ($\chi^2 = 11,9$; g.l. = 13; $p < 0,539$; $lp = -0,0712$).

A Figura 5 representa a distribuição temporal dos grupos ecológicos e aponta um pico de frutificação para a categoria de frugívoros especialistas para os meses de novembro e dezembro de 2002, meses de maior precipitação média anual.

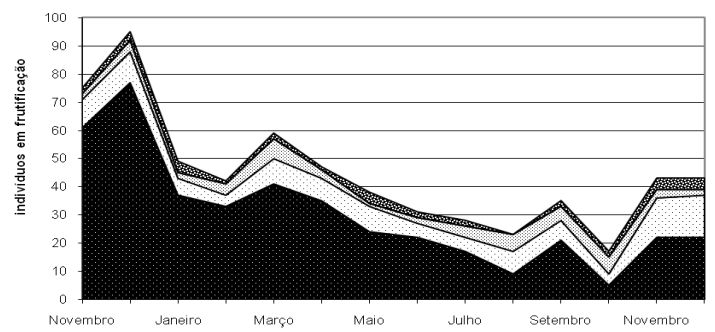


Figura 5 Gráfico do número de indivíduos em frutificação para os grupos ecológicos de dispersão, durante a período de novembro de 2002 a dezembro de 2003. Grupos ecológicos de dispersão: Frugívoros especialistas (FE), Frugívoros generalistas (FG), Fatores abióticos (AB) e Roedores (RO).

A distribuição dos períodos de frutificação de espécies dispersadas por animais é, em geral, associada a uma distribuição agregada ou aleatória (Frankie et al., 1974; Gleeson, 1981; Herrera, 1982a, 1982b, 1984; Lieberman, 1982; Wheelwright, 1985).

Segundo Snow (1962), árvores com grandes frutos e de dispersão associada à frugívoros especialistas possuem frutificação sincronizada, como estratégia de saciação do predador.

A estratégia de saciação do predador, junto à hipótese de economia de escala (Janzen, 1978; Norton & Kely, 1988), justificariam a sincronia observada para a categoria de frugívoros generalistas (Janzen, 1978; Smythe, 1970).

Diversos estudos em florestas tropicais e em savanas têm demonstrado relações positivas entre a produção de frutos zoocóricos e a estação chuvosa (Janzen, 1966; Rathcke & Lacey, 1985; Morellato et al., 1989). Lieberman (1982) associa a sazonalidade de frutos carnosos (frugívoros especialistas e generalistas), em relação à estação chuvosa, à dependência desse tipo de fruto em relação à disponibilidade de água para seu desenvolvimento.

O maior número de indivíduos com dispersão associada a frugívoros especialistas foi amostrado nos meses de novembro e dezembro de 2002 (Figura 6). Entretanto, este pico de frutificação não foi verificado no ano seguinte. O grande número de indivíduos em frutificação, na área de vale e encosta, nos meses de novembro e dezembro de 2002, foi resultante da grande abundância de *Euterpe edulis*, que apresentou uma frutificação massiva dos indivíduos da sua população apenas para este ano. Dos 63 indivíduos, dispersados por frugívoros especialistas, em frutificação nestes dois meses para o ambiente de vale, 51 (80,95%) eram indivíduos de *E. edulis*, e dos 55 indivíduos em frutificação nestes dois meses para o ambiente de encosta, 49 (89,09%) eram indivíduos de *E. edulis*. A ausência da frutificação massiva desta espécie nas áreas de vale e encosta poderia resultar em uma distribuição aleatória para a frutificação de indivíduos nestas duas áreas ao longo dos 14 meses de observação, como foi verificado para o ambiente de topo de morro.

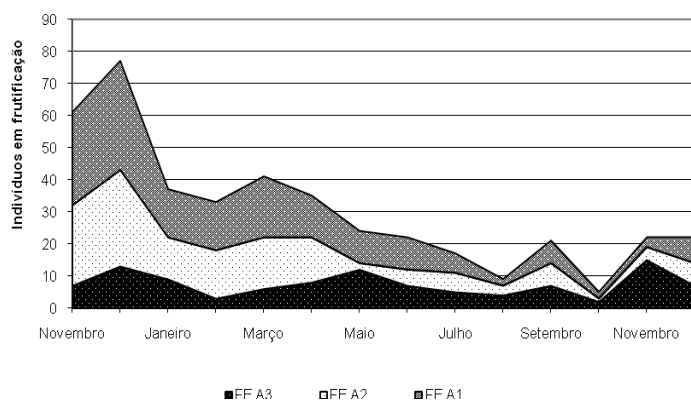


Figura 6. Gráfico dos indivíduos em frutificação nas sub-unidades amostrais (A1 = vale, A2 = encosta e A3 = topo de morro), associados ao grupo ecológico de frugívoros especialistas.

A hipótese associada a essa produção massiva em intervalos não anuais se refere à economia de escala (Janzen, 1978; Norton & Kely, 1988). Segundo esta hipótese, espécies vegetais associadas à dispersão por um agente especialista, investiria em um esforço reprodutivo maior e sincronizados em uma estratégia relacionada à saciação do predador, garantindo assim um maior sucesso reprodutivo.

Para os três grupos ecológicos de dispersão mediada por animais, existe um padrão sazonal específico e, conseqüentemente, uma complementaridade de oferta de recurso para a comunidade de frugívoros. Animais em florestas tropicais freqüentemente aumentam sua área de vida ou modificam o uso de habitats de forma sazonalmente previsível (Schaik et al., 1993). Estes animais podem se movimentar ao longo de um mosaico local de habitats de acordo com um padrão sazonal regular, os quais, em alguns casos, correspondem aos picos de frutificação irregulares em diferentes habitats (Schaik et al., 1993).

A produção de frutos por populações de plantas, freqüentemente, flutua de ano para ano e essa variação pode ter fortes efeitos não somente sobre o recrutamento das próprias populações de plantas, mas também sobre as populações de muitas espécies que têm este recurso como seu principal alimento, bem como sobre as interações entre plantas e seus consumidores. Somente trabalhos quantitativos e de longa duração podem auxiliar no entendimento da organização e funcionamento destas comunidades e suas interações.

Os aspectos gerais mais importantes deste trabalho se referem à observação de padrões de frutificação intimamente relacionados à heterogeneidade ambiental e temporal da área analisada. O gradiente topográfico estudado, se generalizado para o âmbito da floresta ombrófila densa montana, permite predizer a importância da complexidade ambiental na manutenção de padrões de complexidade funcional de comunidades, pelo menos no que se refere às interações entre espécies arbóreas dispersadas por agentes animais e seus dispersores efetivos. Da mesma forma, a heterogeneidade temporal aqui observada pode ser considerada como fundamental na manutenção da diversidade da comunidade de frugívoros. Ou seja, este trabalho reforça a idéia de que o entendimento da organização e do funcionamento de comunidades tropicais dependem de análises mais refinadas das dinâmicas temporais e da heterogeneidade espacial presentes nestes sistemas.

Agradecimentos:

Agradecemos a Fundação O Boticário de Proteção à Natureza pelo financiamento de material permanente e pela Bolsa de Iniciação Científica disponibilizada pela aluna Jamile Mileipe. E, ao Museu de Biologia Professor Mello Leitão pela autorização dos trabalhos na EBSL e pelo apoio logístico.

Referências

- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Beler PJ & Gradwell GR (eds.) **Dynamics Populations. Proceedings of Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations**. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, pp 298-310.
- Frankie GW Baker HG & Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology** 62: 881-919.
- Gauthier-Hion A (1990) Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in a African tropical rain forest. In: Bawa KS & Hadley M (eds.). **Reproductive ecology of a tropical forest plants**. Man and the Biosphere Series V.7. Paris: The Parthenon Publishing Group, p. 303-314.
- Gentry AH (1983) Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. **Sonderbd. Naturwiss**, Ver. Hamburg 7: 303-314.
- Gleason SK (1981) Character displacement in flowering phenologies. **Oecologia** 51: 294-295.
- Grime JP (1979) **Plant strategies and vegetation processes**. New York: Wiley
- Grub PJ (1977) The maintenance of species-richness in a plant communities: the importance of the regeneration of the niche. **Biology Review** 52: 107-145.
- Hartshorn GS (1978) Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson PB & Zimmermann HH (eds) **Tropical trees as living systems**. New York: Cambridge Univ. Press, pp. 617-638.
- Herrera CM (1982a) Defense of tipe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. **American Naturalist** 120: 218-241.
- Herrera CM (1982b) Seasonal variation in the quality of fruits and difuse coevolution between plants and avian dispersers. **Ecology** 63: 773-785.
- Herrera CM (1984) A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interactions in Mediterranean scrub-lands. **Ecology Monography** 54: 1-23.
- Howe HF & Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201-208.
- Howe HF & Estabrook (1977) On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **American Naturalist** 111: 817-832.
- Janzen DH (1978) Seeding patterns of tropical trees. In: Tonlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (eds.). **Tropical trees living systems**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** 104: 501-526.
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2:465-492.
- Krebs CJ (1989) **Ecological methodology**. New York: Harper Collins Publishers.
- Lieberman D (1982) Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. **Journal of Ecology** 70: 791-806.
- Mendes SL & Pandovan MP (2000) A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, Nova série (11) 7: 24-29.
- Mckey D (1975) Seed dispersal. In: Gilbert LE & Raven PH (eds.) **Coevolution of Animal and Plants**.
- Morellato LPC, Rodrigues RR, Leitão-Filho HF & Joly CAA (1989) Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**. 12: 85-98.
- Morellato LPC (1991) **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Curso de Pós-graduação em Ecologia, UNICAMP, Campinas, SP.
- Norton DA & Kelly D (1988) Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressium* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zeland: the importance of economies of scale. **Functional Ecology** 22: 399-408.
- Opler PA, Baker HG & Frankie GW (1980) Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland ecosystems. **Biotropica** 12: 40-46. 1980.
- Rathcke B & Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 16: 179-214.
- Schaik van CP, Terborgh JW & Wrighth SJ (1993) The philology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics** 24: 353-377.
- Simberloff D & Dayan T (1991) The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics** 22: 115-143.
- Smythe N (1970) Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. **The American Naturalist** 104: p.25-35.
- Snow DW (1962) The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I.II. population, breeding ecology and food. **Zoologica** 47: 199-221.
- Spironello WR (1999) **The Sapotaceae community ecology in a central amazoniam forest**: effects of seed dispersal and seed predation. Cambridge 1999. Ph.D. Dissertation (Department of Anatomy). University of Cambridge.
- Tabareli M & Mantovani W (2000) A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). **Revista Brasileira de Biologia** 59: 239-250.
- Talora DC & Morellato LPC (2000) Fenologia de espécies arbóreas em florestas de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 23: 13-26.
- Terborgh J & Robinson S (1986) Guilds and their utility in ecology. In: Kikkawa J & Anderson DJ (eds.) **Community ecology: Pattern and Process**. Melbourne: Blackwell. 432 pp.
- Thomaz LD & Monteiro R (1997) Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lúcia, município de Santa Teresa – ES. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão** 7: 3-48.
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR & Lima JCA (1991) **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE.
- Wheelwright NT (1985) Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. **Oikos** 44: 465-477.

- Whitmore TC (1990) **An introduction to tropical rain forests.**
London: Blackwell.
- Wikander T (1984) Mecanismos de Dispersión de diásporas de una
Selva deciduas en Venezuela. **Biotropica** 16: 276-283.
- Zar JH (1999) **Biostatistical analysis.** 4^a ed. New Jersey:
Prentice Hall.