

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS**

**NATURAIS**

**ESTUDO DE POPULAÇÕES DE *SCHIZOLOBIUM PARAHYBA* (VELL.) S.F.  
BLAKE (LEGUMINOSAE: CAESALPINOIDAE) PARA AVALIAÇÃO DO SEU  
POTENCIAL INVASOR.**

**TALITA ARIELA SAMPAIO E SILVA**

**SÃO CARLOS**

**2011**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS  
NATURAIS**

**ESTUDO DE POPULAÇÕES DE *SCHIZOLOBIUM PARAHYBA* (VELL.) S.F.  
BLAKE (LEGUMINOSAE: CAESALPINOIDAE) PARA AVALIAÇÃO DO SEU  
POTENCIAL INVASOR.**

**TALITA ARIELA SAMPAIO E SILVA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Dalva Maria da Silva Matos

**SÃO CARLOS**

**2011**

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

S192ep

Sampaio-e-Silva, Talita Ariela.

Estudo de populações de *Schizolobium parahyba* (Vell.)  
S.F. Blake (Leguminosae: Caesalpinoideae) para avaliação  
do seu potencial invasor / Talita Ariela Sampaio e Silva. --  
São Carlos : UFSCar, 2011.  
79 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São  
Carlos, 2011.

1. Ecologia. 2. Ecologia vegetal. 3. Ecologia da  
população. 4. Invasão biológica. I. Título.

CDD: 574.5 (20ª)

Talita Ariela Sampaio e Silva

**Estudo de populações de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake (Leguminosae: Caesalpinoideae) para avaliação do seu potencial invasor**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

**Aprovada** em 01 de fevereiro de 2011

BANCA EXAMINADORA

Presidente



Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos  
(Orientadora)

1º Examinador



Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini  
PPGDBC/UFSCar-SOROCABA

2º Examinador



Profa. Dra. Rita de Cássia Quitete Portela  
UFRJ-Rio de Janeiro-RJ

*o barro*

*toma a forma*

*que você quiser*

*você nem sabe*

*estar fazendo apenas*

*o que o barro quer*

*(Paulo Leminski)*

## **Agradecimentos**

Primeiramente, agradeço aos meus pais, Elida e Rubens, por todo o apoio que sempre proporcionaram, em todas as esferas da minha vida. É impossível mensurar a importância deles. Obrigada por acreditarem nessa doida da sua filha!

Agradeço aos meus queridos irmãos, por estarem sempre prontos a ajudar, não importando a circunstância. Muito obrigada mesmo!

Agradeço à Dalva, que não é só orientadora, mas também uma grande amiga que encontrei em São Carlos, que me acolheu desde o primeiro instante, e com quem eu pude contar para muitas coisas nestes 4 anos de convivência. Poucos chefes conseguem ser como ela.

Não posso me esquecer das minhas queridas amigas de São Carlos, com quem compartilhei momentos felizes (e outros nem tanto): Quel, Ká, Bá, Fer Tibério, Gabi, Lia, Isa. Obrigada por sua animação, qualquer que seja a circunstância!

Agradeço também às pessoas do laboratório, principalmente as que ajudaram diretamente na realização do trabalho: Raquel Negrão, Pavel, Adélcio, Leite, Rafael, Melina e Adriana Nepomuceno. Tenho que agradecer mais especialmente ainda à Fernanda Tibério, pois não foi meramente uma ajudante, mas uma “sócia”, que talvez saiba mais do meu trabalho que eu mesma, e que me ensinou muita coisa nesses dois anos. Valeu Fer!

Sou muito grata aos monitores da Associação de Moradores de Cananéia que me apoiaram nas coletas realizadas na Mata Atlântica: Sr. Antônio Cordeiro Neto, Antônio Camargo, Manoel “Juninho” Neves Júnior, e Selmo Bernardo. Obrigada por fazerem do campo um lugar ainda mais divertido e repleto de aprendizado! Agradeço especialmente ao Valdemir Antônio “Vadico” Cordeiro, que pacientemente procurou as áreas com guapuruvu, falou com proprietários de fragmentos, quase apanhou, se machucou, enfrentou seu medo de serpentes, cuidou das “minhas” plântulas, tolerou minha teimosia, mas ainda assim, continuou me ajudando até o final do mestrado. Muito obrigada!

Agradeço também ao Sr. Edson (Dourado); Sr. Pascoal (Ribeirão Bonito), Sr. Décio (São Carlos), e Sr. Laércio (Cananéia), que permitiram a realização do trabalho nos fragmentos de mata em suas propriedades.

Agradeço ao gestor do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Thiago Conforti, não apenas por permitir a realização do trabalho na unidade de conservação, mas também pelas conversas sempre tão esclarecedoras e cheias de aprendizado.

Agradeço à Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa, e ao PPG-ERN por viabilizar a realização do trabalho.

**Muito obrigada a todos que estiveram próximos, ou nem tanto!**

## Resumo

O guapuruvu, *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake é uma espécie heliófila, pioneira, com dispersão irregular e descontínua. É característica e exclusiva da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, contudo, devido à sua alta taxa de crescimento em altura e ao formato de sua copa, *S. parahyba* passou a ser recomendado em plantios de restauração florestal em áreas sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua. Atualmente, tem sido questionado o uso desta espécie em plantios de restauração e recomposição de sistemas florestais. Considerando que espécies arbóreas que apresentem 1) plasticidade fenotípica e/ou tolerância e 2) formação de banco de sementes persistente, sejam capazes de formar populações estáveis em ambientes distintos, a hipótese do presente trabalho é a de que *S. parahyba* pode se tornar invasora em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. Para testar esta hipótese, analisamos a morfologia e a forma de crescimento da espécie na Floresta Ombrófila Densa e na Floresta Estacional, bem como as estruturas ontogenéticas e espaciais presentes em ambos os domínios fitogeográficos. Esta dissertação está dividida em 4 capítulos. Na “Contextualização”, é feita uma breve justificativa desta pesquisa. Na “Caracterização das áreas”, é feita uma descrição sucinta dos domínios fitogeográficos estudados, bem como uma caracterização dos sítios de amostragem. No Capítulo 1, são comparadas as relações alométricas e os modelos arquiteturais observados para as diferentes populações, com vistas à sua plasticidade e tolerância. Finalmente, no Capítulo 2, são comparadas as estruturas ontogenéticas e espaciais para a espécie entre os diferentes sítios de amostragem, visando detectar se a espécie é capaz de estabelecer populações estáveis na Floresta Estacional Semidecídua. Após avaliação de caracteres morfológicos, as populações foram divididas em quatro estádios ontogenéticos: a) plântula; b) juvenil; c) subadulto; e d) adulto. A avaliação do modelo arquitetural de *S. parahyba* mostrou não haver diferença na morfologia da copa dos indivíduos entre os domínios fitogeográficos. As análises de alometria mostraram que houve diferença entre os padrões de crescimento de *S. parahyba* entre os domínios fitogeográficos para plântulas e para os dados totais; entretanto, as relações alométricas não foram diferentes para os adultos. A abundância total de indivíduos na Floresta Estacional foi menor que na Floresta Ombrófila. Não foi encontrado um padrão único de estrutura ontogenética para as populações estudadas. Foram encontrados indivíduos de estádios ontogenéticos intermediários nos fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. Em todas as populações, *S. parahyba* distribuiu-se de forma agregada nos sítios de amostragem, havendo, entretanto, indivíduos dispersos no interior do fragmento, não contidos nos adensamentos. Os resultados indicam que *S. parahyba* apresenta tanto plasticidade como de tolerância como resposta às diferenças ambientais, sendo estas características importantes quando se avalia o *status* de uma espécie exótica. Finalmente, a partir dos resultados obtidos, pode-se considerar que *S. parahyba* é uma espécie que tem risco de se tornar invasora em fragmentos de Floresta Estacional.

## Abstract

*Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake is a pioneer heliophyte species, with irregular and discontinuous dispersion. It is native and exclusive of Atlantic Rainforest, however, due to its high growth rate and to the shape of its crown, *S. parahyba* is recommended for forest restoration in areas of Tropical Semideciduous Forest. Currently, it has been questioned the use of this species in forest restoration. Considering that tree species that have 1) phenotypic plasticity and / or tolerance and 2) formation of persistent seed bank, are capable to keep stable populations in different environments, the hypothesis of this research is that *S. parahyba* can become invasive in Semideciduous Forest fragments. To test this hypothesis, we analyzed the morphology and growth form of the species in the Atlantic Rainforest and Semideciduous Forest, as well as ontogenetic and spatial structures present in both physiognomies. This dissertation is divided into four chapters. Firstly, I contextualize and justify this research. Then, I make a brief description of physiognomies studied, as well as a characterization of sampling sites. In Chapter 3, I compare the allometric relationships and architectural models for the different populations. Finally, in Chapter 4, I compare the ontogenetic and spatial structures for the species between different sampling sites in order to detect whether the species is able to establish stable populations in Semideciduous Forest. After evaluation of morphological characters, populations were divided into four ontogenetic stages: a) seedling, b) juvenile c) subadult, and d) adult. The evaluation of the architectural model of *S. parahyba* showed no difference in the morphology of the crown of individuals between biomes. The allometry analysis showed that there were differences between the growth patterns of *S. parahyba* between biomes for seedlings and for the pooled data; however, allometric relationships had no difference between adults. The total individuals' abundance in Semideciduous Forest was lower than in the Rainforest. We found no single pattern of ontogenetic structure for the studied populations. There were found individuals of intermediate ontogenetic stages in Semideciduous Forest fragments. In all populations, *S. parahyba* was distributed in aggregates; however, it was also found scattered individuals within the fragment. The results indicate that *S. parahyba* shows tolerance and plasticity in response to environmental differences, which are important characteristics when assessing the status of an alien species. Finally, from the results obtained, it can be assumed that *S. parahyba* may become invasive in fragments of Semideciduous Forest.

## SUMÁRIO

Agradecimentos.....	3
Resumo.....	4
Abstract.....	5
Contextualização.....	8
Referências bibliográficas.....	14
Descrição das áreas.....	16
Introdução.....	16
Floresta Ombrófila Densa.....	16
Floresta Estacional Semidecídua.....	21
Referências bibliográficas.....	29
Capítulo 1: Arquitetura de copa e relações alométricas de <i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake em Floresta Ombrófila Densa Atlântica e fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua no Estado de São Paulo.....	31
Resumo.....	31
Abstract.....	32
Introdução.....	33
Material e Métodos.....	37
Resultados e Discussão.....	40

Conclusão.....	53
Referências bibliográficas.....	55
Capítulo 2: Estrutura populacional de <i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake em Floresta Ombrófila Densa Atlântica e fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua no Estado de São Paulo.....	58
Resumo.....	58
Abstract.....	59
Introdução.....	59
Material e Métodos.....	62
Resultados e Discussão.....	65
Conclusão.....	75
Referências bibliográficas.....	76
Considerações finais.....	78

## Contextualização

Uma espécie exótica é definida como sendo aquela que é transportada, deliberada ou acidentalmente, para um local no qual jamais tenha ocorrido (SHIGESADA e KAWASAKI, 1995). Pela definição de Richardson et al. (2000), espécie invasora é aquela que consegue produzir descendentes férteis fora de sua área de ocorrência natural. Outra definição mais recente aponta que espécie invasora é aquela que é encontrada fora de sua área de ocorrência natural, obrigatoriamente em resultado à intervenção humana, seja ela intencional ou não (PYSEK e RICHARDSON, 2006).

De qualquer modo, a existência de diversos significados para o termo “espécie invasora” evidencia a dificuldade para defini-lo. Assim sendo, Colautti e MacIsaac (2004) consideram que o termo deva ser aplicado no nível populacional e requer que seja identificado o estágio de colonização em que uma espécie se encontra no local onde foi introduzida. Em outras palavras, estes autores consideram que a invasão deve ser descrita e entendida mais como um fenômeno biogeográfico do que taxonômico, isto é, depende mais de onde a espécie foi introduzida do que de sua classificação taxonômica.

Além disso, podemos considerar que o processo de invasão é, também, um fenômeno ecológico, uma vez que este não depende apenas da chegada de propágulos da espécie, mas também de seu estabelecimento, que é influenciado pela interação da espécie com a comunidade do local e também com o ambiente (SHUCKSMITH et al., 2009).

O estabelecimento de populações de espécies fora de sua área de ocorrência não é comum, devido às diferenças ambientais (SHIGESADA e KAWASAKI, 1995; RICHARDSON et al., 2000). Contudo, algumas plantas exóticas podem se estabelecer

nos sítios onde foram introduzidas, sendo capazes de causar prejuízos às outras espécies da comunidade por serem mais competitivas (PRIMACK, 2006), monopolizarem certos recursos limitantes (BROOKS et al., 2004), ou por causar mudanças físicas no ambiente, como alteração da concentração e estabilidade de nutrientes do solo (EHRENFELD, 2003), promoção da erosão, e influência no acúmulo de serapilheira (RICHARDSON et al., 2000). Podem também influenciar em processos ecológicos, tais como polinização (KAISER-BUNBERRY et al., 2011; GROSS et al., 2010), dispersão (MARTIN e CANHAN, 2010), e regime de fogo (MACK e D'ANTONIO, 1998; BROOKS et al., 2004). Estas alterações tornam a introdução de espécies exóticas a segunda maior causa de extinção de espécies, ficando atrás apenas da perda de habitat (PRIMACK, 2006).

De acordo com Cronk e Fuller (1995), as plantas exóticas com maior sucesso no estabelecimento e potencialmente invasoras são as de porte arbóreo. Nesse sentido, podemos citar diversos exemplos de plantas de porte arbóreo que, no Brasil, tornaram-se invasoras, tais como *Pinus elliotii* Engelm. (pinus), *Pinus taeda* L. (pinus), *Casuarina equisetifolia* L. (casuarina), *Hovenia dulcis* Thunb. (uva-do-japão) (ZILLER e GALVÃO, 2002) e *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. e Drude (palmeira-imperial) (CHRISTIANINI, 2006).

De forma simplificada, a idéia de espécie invasora está diretamente relacionada com ocorrência de espécies fora de seu país de origem. Entretanto, no raciocínio proposto por Valéry et al (2008), em que desconsidera-se o enfoque biogeográfico e baseia-se no mecanismo de invasão em si, pode-se concluir que mesmo espécies nativas podem se tornar invasoras, quando há mudança no ambiente que favorece uma determinada espécie. Nesse sentido, embora muitas das plantas que se tornaram invasoras no Brasil sejam nativas de outros países, espécies nativas do país também

podem chegar à condição de invasoras quando introduzidas em regiões ou domínios fitogeográficos diferentes de sua de origem, mesmo quando se tratam de áreas adjacentes, como proposto por Valéry et al (2008). Este é, aparentemente, o caso do guapuruvu, *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, espécie pioneira nativa da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, que sendo uma leguminosa de crescimento rápido, foi introduzida no interior do estado de São Paulo principalmente através de plantios de recomposição e restauração florestal sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua, tornando-se muito abundante em certos fragmentos florestais (SANTOS e DURIGAN, 2008).

Em 2010, a Companhia Ambiental do Estado de São Paulo (CETESB) realizou reuniões sobre a criação de uma legislação específica acerca das espécies invasoras no Estado de São Paulo. Um dos anexos desta Lei é uma lista das espécies animais e vegetais invasoras encontradas no Estado, lista na qual as espécies são incluídas com base em estudos e relatos de invasão em outras localidades. De forma detalhada, a lista é composta pelas espécies sabidamente invasoras, bem como pelas espécies que necessitam de mais estudos para comprovação de seu *status*. Na última reunião, realizada junho de 2010, o guapuruvu foi incluído dentre as espécies que necessitam de mais estudos.

O guapuruvu, *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake é uma espécie heliófila, pioneira, com dispersão irregular e descontínua. É característica e exclusiva da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, sendo bastante frequente nas planícies aluviais ao longo de rios, ocorrendo principalmente em matas abertas e capoeiras (LORENZI, 2008). De acordo com Backes e Irgang (2002) sua área de ocorrência estende-se da Bahia até o Rio Grande do Sul, sempre na Floresta Ombrófila Densa Atlântica.

Devido à sua alta taxa de crescimento em altura e ao formato de sua copa, o guapuruvu passou a ser recomendado em plantios de restauração florestal em áreas sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua (SÃO PAULO, 2003), o que pode favorecer a expansão da espécie neste domínio fitogeográfico. Entretanto, questiona-se o uso desta espécie em plantios de restauração e recomposição de sistemas florestais (SÃO PAULO, 2003), uma vez que o plantio em diferentes regiões facilita a dispersão da espécie a longas distâncias. Além disso, a longa viabilidade das sementes no solo que, de acordo com Lorenzi (2008), pode atingir vários anos, é mais um motivo para a espécie não ser indicada em reflorestamentos. Tal característica promove a estabilidade das populações ao longo do tempo. Além disso, por apresentar crescimento rápido, produzir floração conspícua e por sua beleza, esta espécie tem sido utilizada em arborização urbana, colocando em risco as edificações, devido à sua característica de perder galhos com facilidade (LORENZI, 2008).

Em levantamento bibliográfico recente, foi encontrado um trabalho que considera *S. parahyba* invasora em um jardim botânico na Tanzânia, no qual indivíduos da espécie se estabeleceram fora das áreas de plantio (DAWSON et al., 2008). No Brasil, foi encontrado apenas um resumo publicado em anais de congresso que considera *S. parahyba* como uma espécie invasora em seu país de origem, em que foram encontrados 35 indivíduos estabelecidos, adjacentes a um plantio homogêneo da mesma espécie, sob o domínio de Floresta Estacional Semidecídua (SANTOS e DURIGAN, 2008). Porém, apenas indivíduos maiores que 1 m de altura foram mapeados e medidos, não sendo avaliada a regeneração da espécie no local, o que impossibilita inferir o grau de invasividade da espécie neste ambiente.

O estudo de ecologia populacional atende à necessidade de identificação do estágio de colonização de uma espécie exótica, sendo apontada por Colautti & MacIsaac

(2004) como uma maneira de se identificar se a população em estudo é invasora, pois permite detectar o potencial de crescimento ou estabilidade das populações (HUCHINGS, 1993). Além disso, é também importante considerar o estudo de populações comparando a ecologia da invasora em seus sítios de origem e inserção, pois isto permite identificar o processo envolvido com o sucesso da invasora, bem como estabelecer estratégias para conter a invasão (HIERRO et al, 2005). Complementando esta mesma idéia, também é importante investigar o que teria favorecido a transformação da planta exótica em invasora, de forma a conter a expansão das populações.

A avaliação de caracteres morfológicos também pode ser uma ferramenta de avaliação do *status* de uma espécie exótica, visto que o grau de plasticidade fenotípica de uma espécie indica a sua capacidade de adaptação a diferentes ambientes (TUCIC *et al.* 2006). De acordo com Barthélémy & Caraglio (2007), o modelo de arquitetura de copa representa a estratégia básica de crescimento da planta, e este conceito permitiu a definição de uma tipologia das principais estratégias da forma de crescimento nos vegetais. Por este motivo, é importante avaliar as variações que podem existir no modelo, dependendo da área de ocorrência da espécie, sendo um dado complementar no diagnóstico de invasão. Além da avaliação do modelo arquitetural, a variação alométrica também pode ser um indicativo de plasticidade e/ou tolerância, visto que é uma maneira de verificar como a planta investe em seu crescimento, o que depende diretamente das condições ambientais às quais a espécie está submetida (WEINER, 2004).

A estatística espacial é outra ferramenta aplicável ao estudo de processos populacionais em plantas, pois permite caracterizar padrões de distribuição espacial dos indivíduos de uma população (WEBER et al., 2010). Isto é possível porque a

distribuição espacial das populações é, assim como a estrutura ontogenética, resultado da interação dos indivíduos com as variáveis bióticas e abióticas (HUCHINGS, 1993).

Considerando que espécies arbóreas que apresentem 1) plasticidade fenotípica e/ou tolerância e 2) formação de banco de sementes persistente, sejam capazes de formar populações estáveis em ambientes distintos, desde que possuam as condições mínimas exigidas pela espécie, a hipótese do presente trabalho é a de que *S. parahyba* é capaz de se tornar invasora em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. Para testar esta hipótese, analisamos a morfologia e a forma de crescimento da espécie na Floresta Ombrófila Densa e na Floresta Estacional, bem como as estruturas populacionais e espaciais presentes em ambos os domínios fitogeográficos. Embora estes domínios sejam diferentes quanto à distribuição da pluviosidade ao longo do ano, guardam semelhanças quanto à forma e à estrutura da comunidade (AB'SABER, 1977). Com base nestas informações, o objetivo geral desta pesquisa foi detectar a existência de processo de invasão em fragmentos florestais sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua.

Deste modo, esta dissertação está dividida em 4 capítulos. No Capítulo 2 é feita uma descrição sucinta dos domínios fitogeográficos estudados, bem como uma caracterização dos sítios de amostragem. No Capítulo 1, são comparadas as relações alométricas e os modelos arquiteturais observados para as diferentes populações, com vistas à sua plasticidade e tolerância. Finalmente, no Capítulo 2, são comparadas as estruturas populacional e espacial para a espécie entre os diferentes sítios de amostragem, visando detectar se a espécie é capaz de estabelecer populações estáveis na Floresta Estacional Semidecídua.

## Referências bibliográficas

- AB'SABER, A.N. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. **Geomorfologia**, São Paulo, 52: 1-22, 1977.
- BARTHELEMY, D.; CARAGLIO, Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany**, 99: 375–407, 2007.
- BROOKS, M.L.; D'ANTONIO, C.; RICHARDSON, D.M.; GRACE, J.B.; KEELEY, J.E.; DITOMASO, J.M.; HOBBS, R.J.; PELLANT, M.; PYKE, D. Effects of invasive alien plants on fire regimes. **Bioscience**, 54: 677-688, 2004.
- CHRISTIANINI, A.V. Fecundidade, dispersão e predação de sementes de *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. & Drude, uma palmeira invasora da Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Botânica**, 29: 587-594, 2006.
- COLAUTTI, R.I.; MAC-ISAAC, H.J. A neutral terminology to define “invasive” species. **Diversity and Distributions**, 10: 135-141, 2004.
- CRONK, Q.C.B.; FULLER, J.L. **Plant invaders**, London: Chapman & Hall, 1995, 241p.
- DAWSON, W.; MNDOLWA, A.S.; BURSLEM, D.F.R.P.; HULME, P.E. Assessing the risks of plant invasions arising from collections in tropical botanical gardens. **Biodiversity and Conservation**, 17: 1979-1995, 2008.
- EHRENFELD, J.C. Effects of plant invasions on soil nutrient cycling processes. **Ecosystems**, 6: 503-523, 2003.
- GROSS, C.L.; GORRELL, L.; MACDONLD, M.J.; FATEMI, M. Honeybees facilitate the invasion of *Phyla canescens* (Verbenaceae) in Australia – no bees, no seed! **Weed Research**, 50: 364- 372, 2010.
- HIERRO, J.L.; MARON, J.L.; CALLAWAY, R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. **Journal of Ecology**, 93: 5-15, 2005.
- HUCHINGS, M.J. The structure of plant populations. In: **Plant Ecology**, M.J. Crawley e M.J. Huchings (Eds). Oxford: Blackwell Publishing, 325-358p, 1993.
- KAISER-BUNBURRY, C.N.; VALENTIN, T.; MOUGAL, J.; MATATIKEN, D.; GHAZOU, J. The tolerance of island plant-pollinator networks to alien plants. **Journal of Ecology**, 99: 202- 213, 2011.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras – Manual de identificação e cultivo de plantas**. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2008, 384p.
- MACK, M.C.; D'ANTONIO, C.M. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. **Trends in Ecology and Evolution**, 13: 195-198, 1998.

- MARTIN, P.H.; CANHAN, C.D. Dispersal and recruitment limitation in native versus exotic tree species: life-history strategies and Janzen-Connell effects. **Oikos**, 119: 807-824, 2010.
- PRIMACK, R.B.; **Essentials of Conservation Biology**. Sunderland: Sinauer Associates, 2006, 585p.
- PYSEK, P.; RICHARDSON, D.M. The biogeography of naturalization in alien plants. **Journal of Biogeography**, 33: 2040-2050, 2006.
- RICHARDSON, D.M.; PYSEK, P.; REJMANEK, M.; BARBOUR, M.G.; PANETTA, F.D.; WEST, C.J. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. **Diversity and Distributions**, 6: 93-107, 2000.
- SANTOS, F.F.M.; DURIGAN, G. Consequências da invasão biológica pelo guapuruvu (*Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake) sobre a comunidade regenerante em fragmento de floresta estacional. In: 59º CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 2008, Natal. Anais. São Paulo: SBB, 2008.
- SÃO PAULO, SECRETARIA DO ESTADO DO MEIO AMBIENTE. Resolução nº 47, de 26 de novembro 2003.
- SHIGESADA, N.; KAWASAKI, K. **Biological invasions – Theory and Practice**. Oxford: Oxford University Press, 1997. 206p.
- SCHUCKSMITH, R.; COOK, E.J.; HUGHES, D.J.; BURROWS, M.T. Competition between the non-native amphipod *Caprella mutica* and two native species of caprellids *Pseudoprotella phasma* and *Caprella linearis*. **Journal of the Marine Association of United Kingdom**, 89: 1125-1132, 2009.
- TUCIC, B.; DUCIC, J.; PEMAC, D. Phenotypic responses to early signals of neighbor proximity in *Picea omorika*, a pioneer conifer tree. **Basic and Applied Ecology**, 7: 443-454, 2006.
- VALÉRY, L.; FRITZ, H.; LEFREUVE, J.C.; SIMBERLOFF, D. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. **Biological Invasions**, 10: 1345-1351, 2008.
- ZILLER, S.R.; GALVÃO, F. A degradação da espécie gramíneo-lenhosa no Paraná por contaminação biológica de *Pinus elliottii* e *P. taeda*. **Floresta**, 32: 41-47, 2002.
- WEBER, B.L.; NORTON, B.A.; WOODROW, I.E. Disturbance affects spatial pattern and stand structure of a tropical rainforest tree. **Austral Ecology**, 35: 423-434, 2010.
- WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 6: 207-215, 2004.

### Introdução

O principal argumento para explicar a relevância do estudo de espécies invasoras em seus sítios de origem e introdução (HIERRO et al., 2005) reside no fato de que populações introduzidas podem estar sujeitas a novas condições ambientais, o que pode levar a alterações na história de vida e na demografia (ECKERT et al. 1996). Neste sentido, Paynter et al. (2003) apontam que o estudo de ecologia populacional de invasoras é importante, pois permite entender as causas do sucesso da espécie, possibilitando utilizar o melhor método de controle.

Deste modo, para a realização do presente trabalho, foram escolhidas duas áreas sob o domínio de Floresta Ombrófila Densa Atlântica, onde *S. parahyba* é espécie nativa, e três fragmentos de mata sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua, localizadas em propriedades particulares da região de São Carlos (SP), domínio sob o qual a espécie é considerada exótica.

### Floresta Ombrófila Densa Atlântica

Primack e Corlett (2005) consideram que, de forma bastante simplificada, as florestas pluviais encontram-se ao redor da linha do equador, estendendo-se de 5° a 10° a partir desta, para o Norte e para o Sul. Entretanto, os mesmos autores apontam que este “cinturão” formado ao redor da linha do equador apresenta falhas, isto é, locais onde a Floresta Tropical Pluvial não é encontrada, devido à interação entre fatores como direção do vento, topografia, temperatura da superfície do mar, entre outros.

Ainda Primack e Corlett (2005) explicam que, na América Latina, existem três grandes blocos de Floresta Tropical Pluvial, dois deles localizados no Brasil (Figura 1). O bloco mais ao Norte da América Latina estende-se do México ao Equador, sofrendo influência de correntes tanto do Oceano Atlântico como do Oceano Pacífico. O segundo bloco é o maior dos três, estando localizado nas bacias dos rios Amazonas e Orinoco, e sua maior parte encontra-se no Brasil, abrangendo a região Norte e parte da região Centro-Oeste do país. O terceiro bloco localiza-se exclusivamente no Brasil, na costa leste do país.



**Figura 1.** Extensão histórica estimada da Floresta Tropical Pluvial na América Latina. Extraído de Primack e Corlett (2005).

A Floresta Tropical Pluvial, ou Floresta Ombrófila Densa (*sensu* Veloso et al., 1991) recebe este nome devido à principal característica climática deste domínio morfoclimático, que é a ocorrência de chuvas bem distribuídas por todo o ano, nunca apresentando mais que 60 dias sem chuvas no mesmo período (VELOSO et al., 1991). De acordo com Conti e Furlan (2005), o alto índice pluviométrico da Floresta Ombrófila deve-se ao fato de ventos alísios de sudeste, carregados de umidade, encontrarem diversos acidentes orográficos na zona costeira, de forma que grandes

volumes de água precipitem-se nesta zona, sendo os maiores índices pluviométricos registrados na região Sudeste. Estas características permitem classificar o clima do domínio como sendo Af de Köppen, isto é, tropical úmido, com precipitação em todos os meses do ano, sem estação seca definida (Melo, 1994).

Sob o domínio da Floresta Ombrófila Densa, foram escolhidas duas áreas, uma na Ilha de Cananéia (25°01'34''S; 47°55'25''O) e outra no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (25°05'30''S; 47°55'43''O), tendo estas sido escolhidas pela presença de *S. parahyba*. Ambas localizam-se no extremo sul do Estado de São Paulo, no município de Cananéia, que se encontra sob o domínio do Complexo Estuarino Lagunar Cananéia Iguape. Este complexo tem cerca de 75 km de extensão, sendo composto por quatro canais de água salobra (Mar Pequeno, Mar de Cananéia, Mar de Cubatão e Baía de Trepandé) e duas enseadas (Enseadas de Cananéia e Icapara) (TESSLER e SOUZA, 1998; BARCELLOS et al., 2009), O complexo é separado do oceano pela Ilha Comprida, que é, portanto uma ilha barreira (Figura 2).

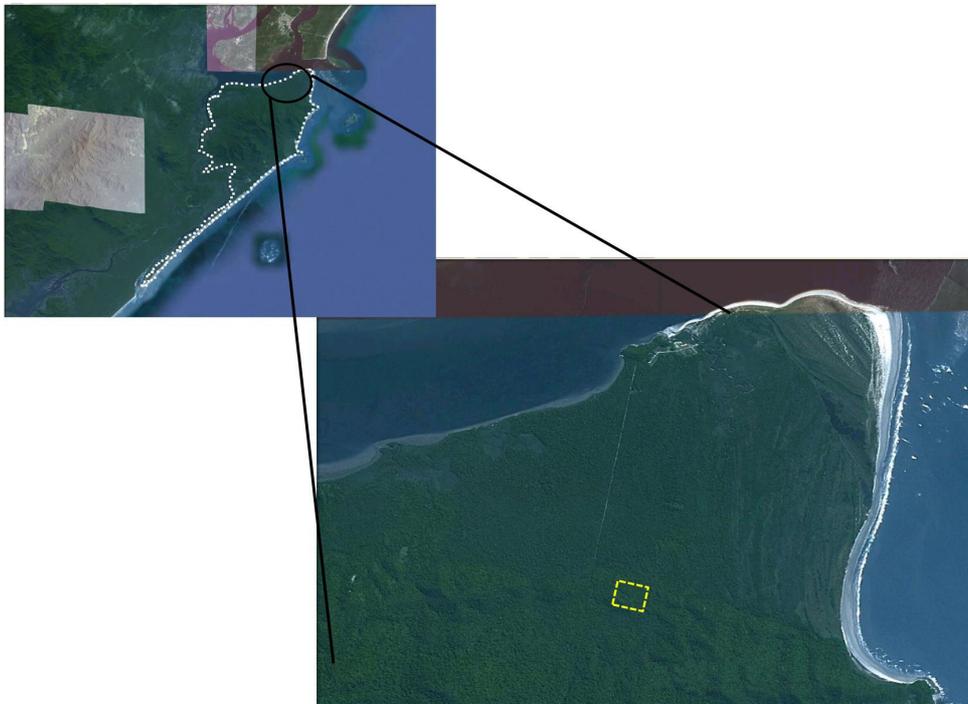


**Figura 2.** Imagem de satélite do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape. Modificada a partir do programa GoogleEarth, versão 5.

O sítio de amostragem no Parque Estadual da Ilha do Cardoso localiza-se na região Norte da ilha, no núcleo Perequê, próximo à Trilha do Poço das Antas, que é utilizada por turistas, e encontra-se às margens do Rio Perequê (Figura 3). Considerando-se a classificação de Veloso et al. (1991), a formação de floresta ombrófila densa presente no sítio de amostragem é a de terras baixas, pois localiza-se a 25° S (a faixa estabelecida pelos autores é de 24° S a 32° S) e não apresenta altitude maior que 30 m em relação ao nível do mar.

Entretanto, de acordo com um morador do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, há cerca de 60 anos, a área era utilizada para plantio de mandioca e outras espécies cultiváveis, como o arroz. Neste caso, com base nas observações de campo e

considerando-se a classificação proposta por de Gonzaga de Campos (1926, *apud* Veloso et al., 1991), o sítio de amostragem é uma mata do tipo capoeirão, que é uma fase antrópica da floresta secundária, não constituindo tipo vegetacional verdadeiro, mas que permite uma caracterização da área após o uso humano. Caracteriza-se por ter dossel relativamente alto, atingindo altura em torno de 30 m, com submata pouco desenvolvida, composta principalmente por indivíduos de espécies regenerantes. No período mais chuvoso do ano, o Rio Perequê transborda, podendo retirar plântulas de espécies que germinam nesta época (observação pessoal).



**Figura 3.** Imagem de satélite mostrando a localização do sítio de amostragem no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Na imagem menor, a linha pontilhada representa o limite aproximado da Ilha; no detalhe, a região norte da Ilha, estando a área de amostragem representada pela linha amarela. Modificada a partir do programa GoogleEarth, versão 5.

A área de amostragem aqui referida como localizada em Cananéia, situa-se no Morro de São João, na Ilha de Cananéia (Figura 4). O morro apresenta altitude máxima de 120 m, e constitui um testemunho da ligação entre as Ilhas de Cananéia e Comprida,

a segunda localizada a leste da primeira (SPINELLI e GOMES, 1999). De acordo com a classificação proposta por Veloso et al. (1991), a formação vegetacional que recobre o Morro de São João é a Floresta Ombrófila Densa Submontana, pois situa-se entre 24° S e 32° S, e não ultrapassa 120 m de altitude. Como o Morro de São João localiza-se em área urbana, foi possível encontrar vestígios de exploração ilegal de espécies vegetais, principalmente palmito juçara (*Euterpe edulis*), vestígios da ação de caçadores, além da existência de trilhas na área.



**Figura 4.** Imagem de satélite mostrando a localização do sítio de amostragem na Ilha de Cananéia. Na imagem menor, a linha pontilhada representa o limite aproximado da Ilha de Cananéia; no detalhe, o Morro de São João, com a área das parcelas representada em amarelo. Modificada a partir do programa GoogleEarth, versão 5.

### **Floresta Estacional Semidecídua**

Embora a floresta estacional semidecídua seja um tipo de formação florestal ameaçado (OLIVEIRA FILHO et al., 1994), poucos estudos foram realizados em

fragmentos deste tipo, em comparação às florestas tropicais úmidas ou temperadas (HASSELQUIST et al., 2010).

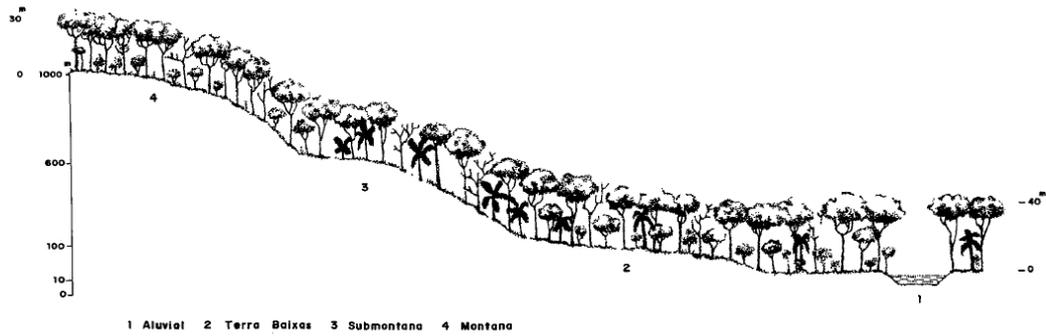
Na classificação utilizada por Mooney et al. (1995), a Floresta Estacional Semidecídua é um tipo de floresta sazonalmente seca, que ocorre na região tropical, mas que apresenta meses de seca severa ou absoluta. É encontrada nas mesmas condições climáticas das savanas; entretanto, as savanas ocorrem onde o solo é mais pobre e onde há um regime de distúrbio ambiental mais alto, por exemplo, com maior incidência de fogo.

Ab'Saber (1977) considera a Floresta Estacional Semidecídua como um anexo da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, um subdomínio dos chapadões florestados, localizados no oeste do estado de São Paulo e norte do estado do Paraná. Para Veloso *et al.* (1991), a Floresta Estacional Semidecídua ou Floresta Tropical Semicaducifolia é um tipo específico de formação vegetacional, recebendo este nome por ser caracterizada pela estacionalidade climática, e pelo fato de 20 a 50% das espécies de plantas perderem suas folhas no período mais seco do ano.

Segundo Richards (1996), a causa última para a associação entre a queda de folhas com estações tropicais secas pode ser o dano causado pelo estresse hídrico que pode ocorrer no final destes períodos. O mesmo autor afirma que, por outro lado, sabe-se que o pico de queda de folhas ocorre logo no início da estação seca, antes que o solo perca sua umidade consideravelmente, de forma que o fotoperíodo, o tempo de “exposição à noite”, e mudanças sutis na temperatura tenham sido apontados como possíveis causadores da queda sazonal de folhas nas florestas estacionais semidecíduas dos trópicos. De acordo com Wright e Cornejo (1990), pode-se concluir, com base nos estudos realizados até então, que a abscisão foliar em resposta ao estresse hídrico pode

variar entre as espécies da floresta estacional semidecídua. Não somente entre as espécies, a abscisão foliar pode variar entre as florestas sazonalmente secas, visto que existem florestas deste tipo – que têm uma marcada sazonalidade pluviométrica – mas que não apresentam abscisão foliar no período mais seco do ano (MOONEY et al., 1995)

Mooney et al. (1995) afirmam que as florestas sazonalmente secas variam muito de acordo com a região em que ocorrem, sendo a sazonalidade pluviométrica o único fator que permite reuni-las em um mesmo grupo. De fato, só para o Brasil, existem quatro subdomínios de Floresta Estacional Semidecídua, classificados de acordo com a faixa de altitude em que ocorrem (Figura 5) (VELOSO et al., 1991), sendo eles de ocorrência *aluvial*, localizada na depressão pantaneira do Mato Grosso do Sul, às margens dos rios da bacia do rio Paraguai; de *terras baixas*, que recobre os tabuleiros do grupo Barreiras, do sul da cidade de Natal até o norte do estado do Rio de Janeiro; *submontana*, que ocorre nas encostas voltadas para o continente das serras da Mantiqueira e dos Órgãos, do sul da Bahia até o sudoeste do Paraná, passando por Rio de Janeiro, São Paulo e sul do Mato Grosso do Sul; e *montana*, tipo mais raro, que recobre as faces interioranas das serras do Rio de Janeiro (dos Órgãos e Itatiaia), Minas Gerais (Itatiaia), São Paulo (Mantiqueira) e Espírito Santo (Caparaó), sempre acima de 500m de altitude. Este mosaico formado pelos diversos tipos de Floresta Estacional constitui a um *continuum* que se estende do Nordeste ao Sul do Brasil (Figura 6).



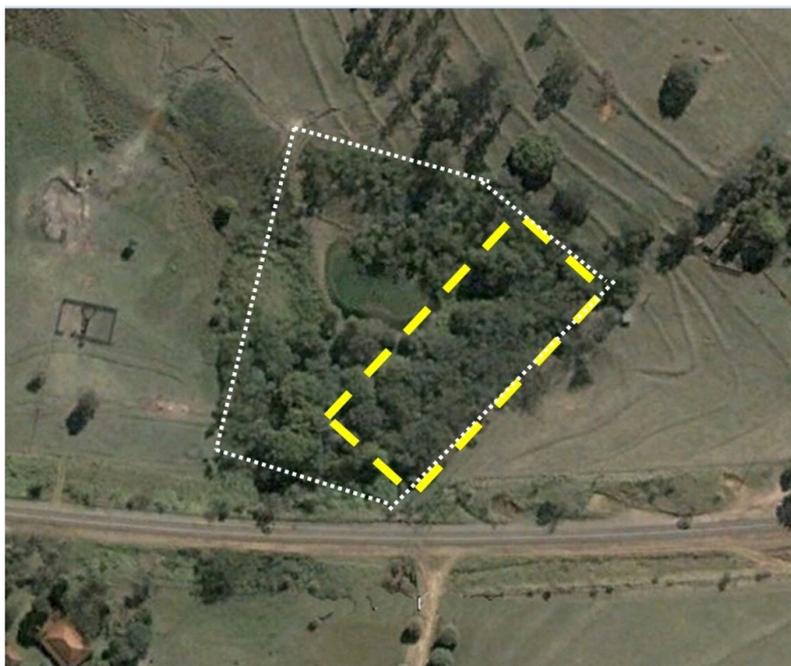
**Figura 5.** Perfil esquemático da Floresta Estacional Semidecídua. Extraído de Veloso et al. (1991).

Como as cidades de São Carlos, Ribeirão Bonito e Dourado apresentam altitudes variando entre 800 e 1000 m, além de encontrarem-se na região das *cuestas* basálticas (LIBAULT, 1971), as áreas de amostragem do presente trabalho estão incluídas sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua submontana, considerando-se a classificação proposta por Veloso et al. (1991).



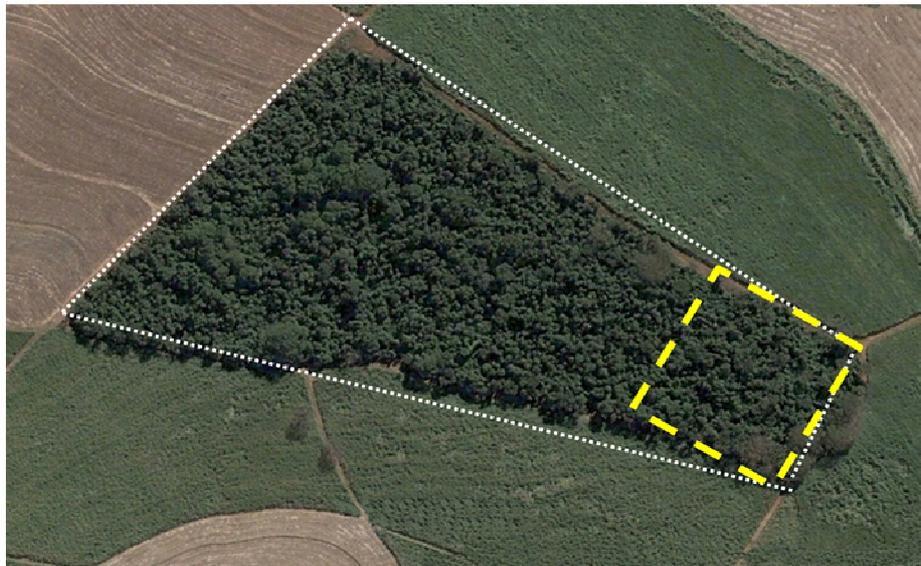
**Figura 6.** Divisão fitogeográfica da flora brasileira (ou domínios morfoclimáticos). Floras: A: Amazônica; B: dos Cocais; C: Zona das Caatingas; D: Matas Costeiras, onde se distribuem as florestas estacionais semidecíduas; E: Pinhais; F: Campos; G: Marítima, onde se localiza a Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Extraído de Veloso et al. (1991).

Para a busca de fragmentos contendo indivíduos de guapuruvu, foi percorrida a rodovia SP-215, entre as cidades de Porto Ferreira e Dourado. Dentre todos os fragmentos com guapuruvu encontrados, foram escolhidos três deles, nos quais a densidade de indivíduos era visualmente maior. O primeiro localiza-se no município de Dourado-SP (22°06'40''S; 48°17'44''O), tem cerca de 1 ha de área, e o uso do solo no entorno é voltado à criação de gado (Figura 7). Neste fragmento, com cerca 1,0ha foi feito um plantio de enriquecimento há aproximadamente 10 anos que continha inicialmente cerca de 3000 mudas. Uma das espécies utilizadas no plantio foi o guapuruvu, sendo então esta a forma de chegada dos primeiros indivíduos no local. De acordo com informações do proprietário, as essências florestais foram plantadas aleatoriamente na área, a face sudeste é a que visualmente apresenta a maior densidade de indivíduos. Além disso, o fragmento localiza-se próximo a uma nascente (Tabela 1), de forma que há pontos de alagamento, inclusive, na área de amostragem.



**Figura 7.** Imagem de satélite mostrando a localização do sítio de amostragem na cidade de Dourado-SP. A linha branca representa os limites do fragmento, e a linha amarela, a área das parcelas. Modificada a partir do programa GoogleEarth, versão 5.

O segundo fragmento, de aproximadamente 5 ha, localiza-se na cidade de Ribeirão Bonito- SP ( $22^{\circ}05'22''S$ ;  $48^{\circ}12'41''O$ ), em que o uso do solo no entorno é voltado apenas à produção de cana-de-açúcar (Figura 8). A origem dos indivíduos de guapuruvu presentes no fragmento é desconhecida na propriedade, adquirida pelo proprietário atual há cerca de 15 anos. Entretanto, o proprietário acredita que a espécie tenha sido introduzida na propriedade, fato este que seria comprovado pela sua “agressividade”: Sementes são capazes de germinar e se estabelecerem no canavial, em que os indivíduos não chegam à fase adulta porque são cortados durante o corte da cana. Neste fragmento, a face com maior densidade de indivíduos é a sudoeste, sendo possível visualizar os indivíduos pela imagem de satélite. Além disso, não há corpos d’água próximos do fragmento (Tabela 1).



**Figura 8.** Imagem de satélite mostrando a localização do sítio de amostragem na cidade de Ribeirão Bonito-SP. A linha branca representa os limites do fragmento, e a linha amarela, a área das parcelas. Modificada a partir do programa GoogleEarth, versão 5.

O terceiro fragmento localiza-se no município de São Carlos ( $22^{\circ}03'25''S$ ;  $47^{\circ}57'34''O$ ), com cerca de oito hectares, e o uso do solo no entorno é voltado à criação de gado (face oeste) e produção de cana-de-açúcar (face leste) (Figura 9). O estado de

conservação deste fragmento é pior em comparação com os fragmentos de Ribeirão Bonito e Dourado, o que é evidenciado pela alta abundância de gramíneas invasoras. Pode-se considerar desconhecida a origem dos primeiros indivíduos de guapuruvu no fragmento, visto que os funcionários da propriedade afirmaram, em conversas informais, que os indivíduos sempre existiram neste local. Neste fragmento, a face com maior densidade de indivíduos é, assim como o de Ribeirão Bonito, a sudoeste. Além disso, o fragmento corresponde à área de preservação permanente da propriedade, sendo esta correspondente às margens do rio que a permeia (Tabela 1).



**Figura 9.** Imagem de satélite mostrando a localização do sítio de amostragem na cidade de São Carlos-SP. A linha branca representa os limites do fragmento, e a linha amarela, a área das parcelas. Modificada a partir do programa GoogleEarth, versão 5.

**Tabela 1.** Resumo das informações sobre os sítios de amostragem.

Localidade	Matriz	Origem	Face invadida	Coordenadas	Disponibilidade de água
<i>Cananéia</i>	urbana	natural	-	25°01'34''S; 47°55'25''W	Alta
<i>Ilha do Cardoso</i>	florestal	natural	-	25°05'30''S; 47°55'43''W	Alta
<i>Dourado</i>	pastagem	plantio de mudas	sudeste	22°06'40''S; 48°17'44''O	Alta
<i>Ribeirão Bonito</i>	cultivo de cana	desconhecida	sudoeste	22°05'22''S; 48°12'41''O	Baixa
<i>São Carlos</i>	pastagem e cultivo de cana	desconhecida	sudoeste	22°03'25''S; 47°57'34''O	Alta



**Figura 10.** Localização das áreas de estudo no Estado de São Paulo.

## Referências bibliográficas

AB'SABER, A.N. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. **Geomorfologia**, 52: 1-22, 1977.

BARCELLOS, R.L.; CAMARGO, P.B.; GALVÃO, A.; WEBER, R.R. Sedimentary organic matter in cores of the Cananéia Iguape lagoonal-estuarine system, São Paulo State, Brazil. **Journal of Coastal Research**, 56: 1335-1339, 2009.

CONTI, J.B.; FURLAN, S.A. Geologia: o clima, os solos, e a biota. In: **Geografia do Brasil**, 5ª edição. Ross, J.L.S (Ed.). São Paulo: Edusp, 2005, 540p.

HASSELQUIST, N.J.; ALLEN, M.F.; SANTIAGO, L.S. Water relations of evergreen and drought deciduous trees along a seasonally dry tropical Forest chronosequence. **Oecologia**, 164: 881- 890, 2010.

LIBAULT, A. **Atlas do Estado de São Paulo**. São Paulo: IGEOG-USP, 1971. Disponível em <http://confins.revues.org/docannexe/image/6168/img-6.jpg>. Acessado em Novembro de 2010.

MELO, M.R.F. Composição florística e estrutura fitossociológica da mata atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP. Brasil). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Federal de São Paulo, 1993.

MOONEY, H.A.; BULLOCK, S.H.; MEDINA, E. Introduction. In: **Seasonally Dry Tropical Forests**, S.H. Bullock, H.A. Mooney e E. Medina (Eds). Cambridge: Cambridge University Press, 1995, 455p.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; MELLO, J.M.; SCOLFORO, J.R.S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil, over a five-year period (1987-1992). **Plant Ecology**, 131: 45-66, 1997.

PAYNTER, Q.; DOWNEY, P.O.; SHEPPARD, A.W. Age structure and growth of the woody legume weed *Cytisus scoparius* in native and exotic habitats: implications for control. **Journal of Applied Ecology**, 40: 470 – 480, 2003.

PRIMACK, R.B.; CORLETT, R.T. **Tropical Rain Forests –An Ecological and Biogeographical Comparison**. New York: Blackwell Publishing, 2005, 342p.

RICHARDS, P.W. **The tropical rain forests – Second Edition**. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 575p.

SPINELLI, F.P.; GOMES, C.B. A ocorrência alcalina de Cananéia, litoral sul do estado de São Paulo: química mineral. **Revista do Instituto de Geociências**, 9: 1-13, 2009.

TESSLER, M.G.; SOUZA, L.A.P. Dinâmica sedimentar e feições sedimentares identificadas na superfície de fundo do sistema Cananéia-Iguape, SP. **Revista Brasileira de Oceanografia**, 46: 69-83, 1998.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação vegetal brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991, 123p.

WRIGHT, S.J.; CORNEJO, F.H. Seasonal drought and leaf fall in a Tropical Forest.  
**Ecology**, 71: 1165-1175, 1990.

**Capítulo 1: Arquitetura de copa e relações alométricas de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake em Floresta Ombrófila Densa Atlântica e fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua no Estado de São Paulo.**

**Resumo**

A plasticidade e/ou tolerância para caracteres ecologicamente importantes podem promover a invasividade, aumentando a habilidade de suportar condições ambientais adversas ou de responder positivamente a condições favoráveis. Com base nesta premissa, a hipótese do presente estudo foi a de que *S. parahyba* apresenta plasticidade e/ou tolerância, o que possibilitaria o seu estabelecimento em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. O teste da hipótese baseou-se na comparação 1) da arquitetura de copa de indivíduos adultos e subadultos entre Floresta Ombrófila e Floresta Estacional; e 2) das relações alométricas entre estádios ontogenéticos e entre Floresta Ombrófila e Floresta Estacional. Deste modo, o objetivo deste capítulo foi explicar as formas de crescimento de *S. parahyba*, esperando-se encontrar diferentes padrões entre os domínios fitogeográficos. Em uma área de 10 ha em cada um dos sítios de amostragem (exceto em São Carlos, cuja área amostrada foi de 5,6 ha), todos os indivíduos de *S. parahyba* foram medidos quanto à altura total e o diâmetro à altura do solo, e também foram classificados em estádios ontogenéticos, que foram posteriormente comparados aplicando-se teste de Mann-Whitney para cada área. Para análise das relações alométricas, aplicou-se a regressão do tipo SMA para os valores logaritimizados de DAS e altura total, sendo estas regressões posteriormente comparadas em relação aos modelos de crescimento alométrico, sendo realizada também a comparação entre domínios fitogeográficos. Para a determinação do modelo arquitetural, foram avaliadas as características morfológicas de indivíduos adultos e subadultos de *S. parahyba* em ambos os domínios fitogeográficos, utilizando-se a chave dicotômica organizada por Hallé et al. (1978). Foram identificados quatro estádios ontogenéticos: 1) plântula; 2) juvenil; subadulto; 3) adulto. O teste de Mann-Whitney mostrou semelhança significativa apenas entre “plântula” e “juvenil” nas populações “Ilha do Cardoso” e “Dourado. Quanto às relações alométricas na Floresta Ombrófila, os dados totais ajustaram-se ao modelo de similaridade geométrica; plântulas e juvenis não se ajustaram a nenhum modelo; adultos ajustaram-se tanto ao modelo de similaridade elástica como de similaridade de estresse. Foi também encontrada diferença significativa entre a alometria de plântulas, juvenis e adultos. Para a Floresta Estacional, os dados totais não se ajustaram a nenhum dos modelos; plântulas e subadultos ajustaram-se ao modelo de similaridade geométrica, e adultos ajustaram-se ao modelo de similaridade de estresse. Foi também encontrada diferença significativa entre os estádios na Floresta Estacional. Na comparação entre fitofisionomias, tanto para plântulas como para os dados reunidos a alometria foi diferente, mas não foi encontrada diferença significativa entre a alometria dos adultos. Quanto ao modelo arquitetural, a espécie foi alocada no modelo de Leeuwenberg em ambos os domínios fitogeográficos. A análise da alometria de *S. parahyba* mostrou que esta modifica sua forma de crescimento ao longo do desenvolvimento ontogenético em ambos os ambientes, mostrando que a espécie é adaptada ao estabelecimento e sobrevivência na Floresta Estacional. A ausência de diferença na arquitetura de copa pode representar a tolerância de *S. parahyba* à heterogeneidade ambiental. Finalmente, os resultados

indicam que a espécie pode se desenvolver em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua.

## Abstract

The plasticity and / or tolerance of ecologically important characters may promote the invasiveness, increasing ability to withstand environmental conditions or to respond positively to favorable conditions. Based on this premise, the hypothesis of this study was that *S. parahyba* presents plasticity and / or tolerance, which would allow its establishment in semideciduous forest fragments. The test of the hypothesis was based on the comparison of 1) the canopy architecture of adult and subadult between rain forest and semideciduous forest, and 2) the allometric relationships between ontogenetic and rain forest and semideciduous forest. Thus, the purpose of this chapter was to explain the growth forms of *S. parahyba*, seeking to find different patterns among biomes. In an area of 10 ha in each of the sampling sites (except in São Carlos, whose area sampled was 5.6 ha), all individuals of *S. parahyba* were measured for total height and diameter at ground level, and were also classified into ontogenetic stages, which were then compared by applying the Mann-Whitney test for each area. For the analysis of allometric relationships, we applied SMA regression to logarithmic values of DGL and total height, and then these regressions were compared with respect to allometric growth models, and also conducted comparisons between phytogeographic areas. To determine the architectural model, we evaluated the morphological characteristics of adult and subadult *S. parahyba* phytogeographic in both areas, using a dichotomous key organized by Hallé et al. (1978). We identified four ontogenetic stages: 1) seedling, 2) juvenile, 3) subadult, 4) adult. The Mann-Whitney test showed significant similarity only between "seedlings" and "juvenile" populations "Ilha do Cardoso" and "Dourado". For the allometric relationships in the Forest, the total data set to the geometric similarity model, seedlings and juveniles could not be fitted to any model, adults adjusted both to the elastic similarity and stress similarity models. We also found significant differences between the allometry of seedlings, juveniles and adults. For semideciduous forest, the total data did not fit to any of the models; seedlings and saplings adjusted to the geometric similarity model, and adults adjusted to the stress similarity model. It was also found a significant difference between stages in the semideciduous forest. In the comparison between vegetation types, both pool data and seedling, allometry was different, but there was no significant difference between the allometry of adults. For the architectural model, the species was allocated in Leeuwenberg's model in both areas. The analysis of *S. parahyba* allometry showed that the species modifies its growth form throughout ontogeny in both environments, showing that the species is adapted to the establishment and survival in the semideciduous forest. The absence of difference in canopy architecture may represent the tolerance of *S. parahyba* to environmental heterogeneity. Finally, the results indicate that the species can develop in semideciduous forest fragments.

## **Introdução**

Se por um lado as condições ambientais constituem a principal barreira ao estabelecimento das espécies em uma distribuição espacial ilimitada (ALEXANDER e EDWARDS, 2010), por outro lado, esta barreira pode ser transposta por espécies que apresentem plasticidade fenotípica ou tolerância a diferentes condições ambientais (BAKER, 1974; SULTAN, 2001). Neste contexto, plasticidade fenotípica é a propriedade de um determinado genótipo de se comportar, fisiológica ou morfológicamente, de forma diferenciada frente a diferentes condições ambientais (PIGLIUCCI, 2001), e tolerância corresponde aos limites mínimo e máximo ecológicos entre os quais uma espécie é capaz de se estabelecer (ODUM, 1988).

A plasticidade e a tolerância constituem mecanismos que permitem a adaptação de uma espécie invasora em um sítio de introdução (SAKAI et al., 2001; REN e ZHANG, 2009). Outros mecanismos podem ser 1) a eventual pré-adaptação ao sítio de introdução, e 2) a evolução da espécie por meio de especializações ecotípicas locais (REN e ZHANG, 2009). Os mesmos autores afirmam que até o presente momento, apenas plasticidade/tolerância e especialização ecotípica foram demonstradas empiricamente.

Quanto à plasticidade, entretanto, Miner et al. (2005) apontam que as respostas frente a variações ambientais podem incluir não apenas mudanças morfológicas e/ou fisiológicas, mas também podem se expressar em alterações comportamentais, no crescimento, na história de vida e na demografia, podendo ser detectados tanto individualmente como ao longo de gerações.

De forma geral, plantas podem ser consideradas como sendo organismos altamente plásticos (SULTAN, 2000), pois indivíduos de uma mesma espécie podem

variar em ordens de magnitude quanto ao tamanho, às taxas de crescimento, à alocação de recursos em diferentes órgãos, reprodução e constituição química (CALLAWAY et al., 2003). Tais respostas podem ser exibidas frente a uma gama de condições ecológicas, incluindo mudança das variáveis abióticas, ocorrência de distúrbios, herbivoria, parasitismo, e interações com indivíduos da mesma ou de outras espécies (CALLAWAY et al., 2003).

A plasticidade e/ou tolerância para caracteres ecologicamente importantes podem promover a invasividade, aumentando a habilidade de suportar condições ambientais adversas ou de responder positivamente a condições favoráveis (DROSTE et al., 2010). Deste modo, a avaliação de caracteres morfológicos pode ser uma ferramenta de avaliação do *status* de uma espécie exótica, visto que o grau de plasticidade fenotípica indica capacidade de adaptação da espécie a diferentes ambientes (TUCIC et al., 2006).

De acordo com Barthélémy e Caraglio (2007), o modelo de arquitetura de copa representa a estratégia básica de crescimento da planta. Entretanto, os mesmos autores afirmam que as características utilizadas para a identificação de cada modelo são bastante gerais para descrever completa e precisamente a arquitetura de uma planta. Por este motivo, é importante avaliar as variações que podem existir no modelo, dependendo da área de ocorrência da espécie, sendo um dado complementar no diagnóstico de invasão.

Além da avaliação do modelo arquitetural, a variação alométrica também pode ser um indicativo de plasticidade e/ou tolerância, visto que é uma maneira de verificar como a planta investe em seu crescimento, o que depende diretamente das condições ambientais às quais a espécie está submetida (WEINER, 2004). Para plantas, alometria

pode ser definida como o estudo do tamanho do corpo vegetal e suas conseqüências (NIKLAS, 2004).

O tamanho e a forma das árvores dependem de diversos fatores, incluindo a espécie e a qualidade do solo (MÄGI et al., 2011). Entretanto, duas regras são aplicáveis a todas as espécies arbóreas: uma árvore deve ser alta o suficiente para captar luz, mas também deve ser suficientemente grossa para evitar quebra ou dobra resultante da ação da gravidade ou do vento (MCMAHON, 1973; PELTOLA, 2006). Nesse sentido, estudos sobre a alometria em plantas têm como principal objetivo realizar a modelagem do crescimento vegetal (MCMAHON, 1973; MCMAHON e KRONAUER, 1976; DEAN e LONG, 1986), relacionando-a a fatores como distúrbios (ARCHIBALD e BOND, 2003; DODONOV et al., In press), ontogenia (STERCK e BONGERS, 1998; NIKLAS, 1995), fisionomias vegetais (SIQUEIRA, 2006), espécies (O'BRIEN et al., 1995), grupos funcionais (BOHLMAN e O'BRIEN, 2006; KING, 1990), entre outros.

Existem três padrões que podem descrever as relações alométricas entre altura e diâmetro, como visto em estudos em fisionomias florestais (SPOSITO e SANTOS, 2001; OSUNKOYA et al., 2007): similaridade de elasticidade, similaridade de estresse e similaridade geométrica (MCMAHON, 1973; MCMAHON e KRONAUER, 1976; DEAN e LONG, 1986), sendo todos eles descritos pela mesma equação:

$$H = b.D^a,$$

Em que H representa a altura total, D, o diâmetro, e *a* e *b* são constantes (MCMAHON e KRONAUER, 1976). Os três modelos diferem apenas quanto o valor da constante *a*, que é igual a 1 para similaridade geométrica, 0,66 para similaridade elástica, e 0,5 para similaridade de estresse. Na similaridade elástica, considera-se que o diâmetro é tal que previne a queda ou dobra resultante do peso do próprio indivíduo

(MCMAHON, 1973; MCMAHON e KRONAUER, 1976), e a similaridade de estresse considera que o estresse resultante da ação do vento e/ou do peso da planta (DEAN e LONG, 1986) é constante em todo o tronco, sendo importante enfatizar que se trata de estresse resultante da tensão física (MCMAHON e KRONAUER, 1976).

A alometria varia amplamente entre as espécies vegetais (O'BRIEN *et al.*, 1995; KING, 1990; DODONOV *et al.*, In press), mas também pode variar bastante em uma mesma espécie (NIKLAS, 1995; ARCHIBALD e BOND, 2003; SIQUEIRA, 2006). Por exemplo, a alometria pode mudar durante a ontogenia, com plantas menores ou mais jovens crescendo geometricamente, enquanto indivíduos maiores ou mais velhos apresentam crescimento sob os padrões de similaridade de elasticidade ou de estresse (NIKLAS, 1995). Outros estudos não conseguiram detectar mudanças significativas na alometria com o aumento do diâmetro, mas detectaram alterações no *design* mecânico da árvore (STERCK e BONGERS, 1998). A alometria pode também variar entre indivíduos de uma mesma espécie crescendo, por exemplo, em áreas florestais e de savanas (ARCHIBALD e BOND, 2003; SIQUEIRA, 2006).

Com esse conjunto de informações, a hipótese do presente estudo foi a de que *S. parahyba* apresenta plasticidade e/ou tolerância, o que possibilitaria o seu estabelecimento em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. Para testar esta hipótese, foram comparadas 1) a arquitetura de copa de indivíduos adultos e subadultos entre Floresta Ombrófila e Floresta Estacional; e 2) as relações alométricas entre estádios ontogenéticos e entre Floresta Ombrófila, e Floresta Estacional. Deste modo, o objetivo do presente capítulo foi explicar as formas de crescimento de *S. parahyba*, esperando-se encontrar diferentes padrões entre os domínios fitogeográficos.

## Material e Métodos

### *Descrição da Espécie*

*Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake (Leguminosae: Caesalpinoidae), é uma espécie semi-caducifólia, que pode atingir, na fase adulta, até 40 m de altura e 120 cm de diâmetro à altura do peito. Seu tronco é cilíndrico, marcado por cicatrizes da afiação de folhas, com fuste até 15m de altura. Sua ramificação é cimosa, e a copa é ampla e umbeliforme. A casca externa é quase lisa, cinzenta quando adulta e esverdeada quando jovem (CARVALHO, 2003).

*S. parahyba* é considerado espécie pioneira a secundária inicial, sendo pouco longevo. Além de ocorrer em florestas primárias, é encontrado também em florestas secundárias, principalmente nas capoeiras altas. Pode formar adensamentos em clareiras, sendo raro na floresta alta e densa (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008).

### *Desenho experimental e análise dos dados*

Foram alocadas 25 parcelas contíguas de 400 m<sup>2</sup> (20 m x 20 m) cada nos sítios de amostragem, exceto em São Carlos, onde foram alocadas 14 parcelas de 400 m<sup>2</sup>, área à qual o gado não tinha acesso. Todos os indivíduos de *S. parahyba* foram medidos quanto à sua altura total e diâmetro à altura do solo, sendo a amostragem realizada no final da estação chuvosa, entre Fevereiro e Abril de 2010.

Além da medida do tamanho, todos os indivíduos de *S. parahyba* foram classificados em estádios ontogenéticos, pois este tipo de classificação permite agrupar, nos mesmos estádios, indivíduos que são ecologicamente semelhantes, de forma que as análises sejam mais condizentes com a realidade do ambiente (GATSUK et al., 1980).

Neste caso, foram considerados fatores como presença/ausência de cotilédones, posição das folhas no corpo vegetal, presença/ausência de ramificações, e ocorrência de primeiro evento reprodutivo.

Foram calculados para cada estágio ontogenético nas áreas, as médias de altura total e de diâmetro à altura do solo, bem como o desvio padrão e o coeficiente de variação. Para verificar se existe diferença entre os valores de diâmetro à altura do solo e altura entre os estágios ontogenéticos, aplicou-se o teste de Mann-Whitney para cada área.

Para a comparação do modelo arquitetural, foram avaliadas as características morfológicas de indivíduos adultos e subadultos de *S. parahyba* em ambos os domínios fitogeográficos. Posteriormente, utilizou-se a chave dicotômica organizada por Hallé et al. (1978) para identificar o modelo arquitetural nos diferentes domínios fitogeográficos.

Para as análises de alometria, o primeiro procedimento foi reunir os dados em dois grupos, 1) Floresta Ombrófila e 2) Floresta Estacional. Para a Floresta Estacional, os dados de Dourado foram excluídos, por se tratar se uma plantação, na qual os indivíduos podem crescer de forma diferente em relação ao ambiente natural. Em seguida, foi realizada regressão do tipo SMA (*standardized major axis*) para os dados logaritmizados, sendo este tipo de regressão indicado para estudos de alometria (NIKLAS, 1994), quando o objetivo é comparar a regressão com um modelo teórico (WARTON et al., 2006). A SMA deve ser usada quando ambas as variáveis são sujeitas a erro de equação (resultante da variação natural dos dados, não de erro de medida) e/ou quando não há claramente uma variável dependente ou independente (WARTON et al., 2006; MCARDLE, 2003).

Todas as análises de alometria foram feitas no programa R, utilizando o pacote “smatr” (WARTON, 2005), exceto para os coeficientes de correlação, que foram calculados no programa Past 2.05 (HAMMER et al., 2001). Primeiramente, foram calculados os coeficientes de correlação de Pearson e as inclinações das regressões SMA entre os logaritmos da altura e do diâmetro para os dados totais, bem como para cada estágio ontogenético, para Floresta Ombrófila e Floresta Estacional. Em seguida, estas inclinações foram comparadas com os valores esperados para os modelos de similaridade geométrica, de estresse e de elasticidade, testando-se a correlação entre valores residuais e ajustados obtidos com a inclinação considerada para cada modelo (WARTON, 2006).

Finalmente, foram comparadas as inclinações das regressões entre florestas Ombrófila e Semidecídua para os dados totais, adultos, plântulas, e também para os estádios entre cada tipo vegetacional, usando o teste de razão de verossimilhança corrigida de Barlett para inclinação comum (WARTON, 2006). A alometria de juvenis e subadultos não foi comparada entre os tipos vegetacionais devido ao baixo número amostrado para estes estádios. O teste de razão de verossimilhança determina apenas se pelo menos um estágio difere de algum outro estágio. Assim, quando o teste de verossimilhança apontou diferenças significativas, foi verificado se havia sobreposição dos intervalos de confiança paramétricos para inclinação dos diferentes estágios, considerando-se aqueles estádios cujos intervalos não se sobrepunham como significativamente diferentes.

## **Resultados e Discussão**

### *Arquitetura de copa*

Com base nas observações de campo e orientação através de chave dicotômica (HALLÉ et al., 1978), *S. parahyba* foi alocado no modelo de Leeuwenberg tanto na Floresta Ombrófila como na Floresta Estacional (Figura 1). Este modelo consiste de módulos ortotrópicos equivalentes, sendo cada um determinado em seu crescimento pela produção de uma inflorescência terminal. A ramificação é tridimensional para produzir os muitos módulos equivalentes e a produção de novos módulos está relacionada à floração.

Este modelo é comparável ao modelo de Chamberlain, mas diferencia-se deste pela produção de mais de um eixo substituto sob a inflorescência, que limita o eixo da plântula. Deste modo, a planta ramifica-se, crescendo tridimensionalmente. Uma característica que é própria deste modelo é a redução do comprimento e da largura dos módulos sucessivos, ou seja, eles são qualitativamente, mas não quantitativamente iguais (HALLÉ et al., 1978).



**Figura 1.** Indivíduos adultos de *S. parahyba* na Floresta Ombrófila (esquerda) e na Floresta Semidecídua (direita), mostrando a arquitetura de copa. As linhas vermelhas indicam os módulos ortotrópicos. Ver texto para detalhes.

O modelo de Leeuwenberg é particularmente comum dentre as dicotiledôneas. A maioria das espécies tropicais que apresentam este modelo de arquitetura de copa são sempre-verdes, mas espécies decíduas podem também existir, sendo representadas no Brasil por *Schizolobium excelsum*. A espécie apresenta sincronização completa de eventos sucessivos, como perda de folhas, floração, crescimento de novas folhas, frutificação nas séries de módulos mais externas (HALLÉ et al., 1978). No caso de *S. parahyba*, a floração inicia-se ao final de agosto, com a planta quase que totalmente sem folhas, prolongando-se até o mês de outubro. Entre os meses de abril e julho, os frutos já estão completamente maduros, abrindo-se e liberando a semente (LORENZI, 2008).

Em plantas que apresentam este modelo de arquitetura de copa, inexistem um meristema central capaz de assumir o papel de “vértice de organização”, o que corresponderia ao meristema apical de plantas que não se ramificam. A ausência de um tronco diferenciado pode restringir o tamanho que a planta pode atingir, entretanto, algumas espécies podem chegar a alturas consideráveis, como é o caso de *S. excelsa*, cujo eixo epicotiledonar pode atingir até 15 m de altura antes do seu primeiro evento reprodutivo (HALLÉ et al., 1978). No presente trabalho, foram encontrados indivíduos subadultos com até 6m de altura em Dourado; 10m de altura, no fragmento de São Carlos; com 13m de altura, em Ribeirão Bonito (Tabela 2).

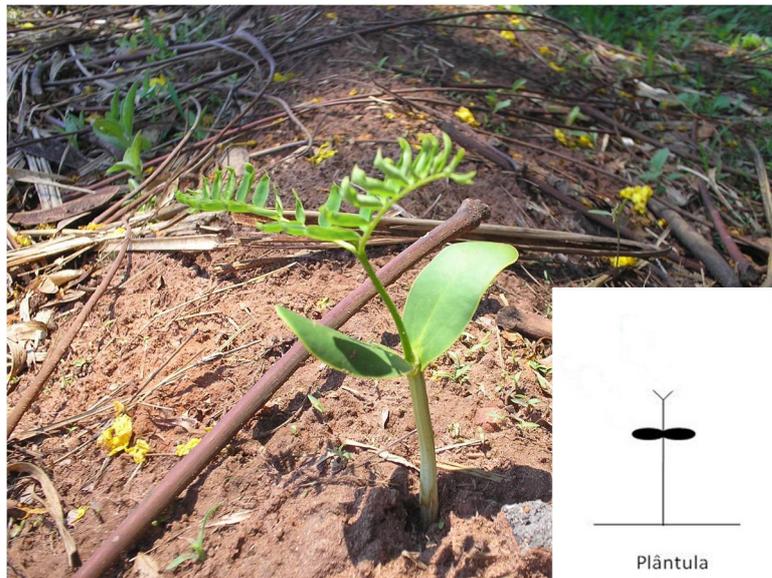
A avaliação do modelo arquitetural de *S. parahyba* mostrou não haver diferença na morfologia dos indivíduos entre as populações estudadas. De qualquer modo, o fato de a espécie apresentar o mesmo modelo arquitetural em ambos os domínios fitogeográficos não necessariamente indica ausência de plasticidade a respostas ambientais, pois esta pode ser exibida em outros caracteres morfológicos, ou até mesmo demográficos (CLOSSET-KOPP et al., 2007).

#### *Estádios ontogenéticos*

No total, foram amostrados 475 indivíduos, sendo 296 na Ilha do Cardoso, 32 em Cananéia, 54 em Ribeirão Bonito, 74 em Dourado e 19 em São Carlos. Dentre plântulas, foram amostrados 297 indivíduos, sendo 271 na Ilha do Cardoso, 12 em Cananéia, nenhuma em Ribeirão Bonito, quatro em Dourado e 10 em São Carlos.

Com a observação dos caracteres morfológicos dos indivíduos em todas as áreas, foram identificados quatro estádios ontogenéticos, que são:

Plântula – indivíduos em que foi constatada a presença de folhas cotiledonares. Nestes indivíduos, o caule (hipocótilo) ainda é completamente verde claro e tenro, e podem ser encontradas no máximo duas folhas, que são compostas e paripinadas, semelhantes às do adulto (Figura 2). Foram também incluídos neste grupo os indivíduos recém emergidos, que ainda apresentavam gancho plumular, folhas cotiledonares fechadas e a testa da semente ainda sobre as folhas cotiledonares.



**Figura 2.** Plântula de *S. parahyba*.

Juvenil – indivíduos em que as folhas cotiledonares estavam ausentes, com alturas até 2m (Figura 3). Nestes indivíduos, o caule já se apresenta com uma leve coloração marrom a partir da base até o ponto onde estavam inseridas as folhas cotiledonares. Não foram encontrados indivíduos desta classe com menos de quatro e mais de 16 folhas. A inserção das folhas é verticilada, mas não concentrada em uma região do corpo da planta.



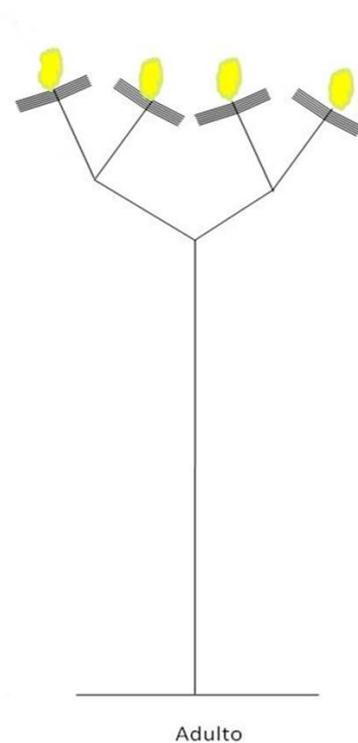
**Figura 3.** Indivíduo juvenil de *S. parahyba*.

Subadulto – indivíduos com altura semelhantes à dos menores adultos, porém com menor diâmetro à altura do solo e sem ramificações, o que indica ausência de primeiro evento reprodutivo (Figura 4). Apresenta, portanto, apenas um eixo ortotrópico monopodial, sendo a inserção das folhas verticilada e concentrada na extremidade superior da planta. O tronco ainda é esverdeado e não apresenta raízes tabulares.



**Figura 4.** Indivíduo subadulto de *S. parahyba*.

Adulto – indivíduos com pelo menos uma ramificação, e que, portanto, já apresentaram pelo menos um evento reprodutivo. O tronco é completamente marrom-acinzentado. Nos fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, os indivíduos adultos não apresentam raízes tabulares, sendo estas presentes tanto nos indivíduos adultos de Cananéia como nos da Ilha do Cardoso.



**Figura 5.** Indivíduo adulto de *S. parahyba*.

Os valores de DAS e altura mínima, média, máxima, além dos valores de desvio padrão e coeficiente de variação de cada estágio, para cada localidade, são apresentados nas Tabelas 1 e 2. No teste de Mann-Whitney realizado para verificar diferença entre os valores de diâmetro e altura do solo e altura total entre os estádios, foi encontrada semelhança significativa apenas entre “plântula” e “juvenil” nas populações “Ilha do Cardoso” ( $p=0,269$ ) e “Dourado” ( $p=0,179$ ), sendo todos os outros estádios significativamente diferentes entre si.

Estes resultados indicam que o tamanho corrobora com a divisão em estádios sugerida, pois não houve sobreposição de estádios na maior parte das populações, exceto para “plântula” e “juvenil” na Ilha do Cardoso e em Dourado, que foram também as populações com a maior abundância de indivíduos nestes estádios. No caso destas populações, pode-se argumentar que o estádio “plântula” é mais sensível a variações das condições microclimáticas nestas localidades, e por este motivo, encontramos indivíduos com tamanhos semelhantes, mas em estádios ontogenéticos diferentes, gerando então a sobreposição de dois estádios subseqüentes na população. Isto acontece porque a duração média de um estádio é determinada geneticamente; entretanto, como as condições ambientais podem ter uma amplitude grande de variação, indivíduos diferentes podem atingir estádios diferentes em épocas distintas (GATSUK et al., 1980).

**Tabela 1.** Estádios ontogenéticos de *S. parahyba* e os valores de diâmetro à altura do solo mínimo, máximo e médio, desvio padrão ( $\sigma$ ) e coeficiente de variação (cv) amostrados nas Florestas Ombrófila e Estacional.

Local	Estádio	Diâmetro à altura do solo (cm)					N
		Min	Max	med	$\sigma$	cv	
<i>I. do Cardoso</i>	Plântula	0,20	0,75	0,46	10,41	22,48	271
	Juvenil	0,37	0,63	0,46	0,06	0,14	20
	Subadulto	-	-	-	-	-	-
	Adulto	21,30	83,00	71,00	29,90	0,36	5
<i>Cananéia</i>	Plântula	0,30	0,78	0,49	0,13	0,26	12
	Juvenil	0,44	0,44	-	-	-	1
	Subadulto	7,64	9,87	-	-	-	2
	Adulto	27,71	140,13	81,98	33,67	0,41	17
<i>Dourado</i>	Plântula	0,38	0,52	0,44	0,06	0,14	4
	Juvenil	0,32	1,31	0,54	0,22	0,41	46
	Subadulto	8,99	21,02	12,10	4,91	0,40	5
	Adulto	21,34	51,27	35,60	7,83	0,22	19

<i>R. Bonito</i>	Plântula	-	-	-	-	-	-
	Juvenil	0,50	0,76	0,62	-	-	2
	Subadulto	3,24	42,83	18,47	18,39	0,43	14
	Adulto	19,43	100,32	62,10	23,50	0,37	38
<i>São Carlos</i>	Plântula	0,37	1,49	0,75	0,40	0,53	10
	Juvenil	-	-	-	-	-	-
	Subadulto	6,38	38,22	15,60	10,69	0,68	7
	Adulto	67,83	104,14	85,98	-	-	2

**Tabela 2.** Estádios ontogenéticos de *S. parahyba* e os valores de altura total mínima, máxima e média, desvio padrão ( $\sigma$ ) e coeficiente de variação (cv) amostrados nas Florestas Ombrófila e Estacional.

Local	Estádio	Altura (m)					N
		min	max	med	$\sigma$	cv	
<i>I. do Cardoso</i>	Plântula	0,02	0,45	0,25	3,30	13,20	271
	Juvenil	0,29	0,78	0,52	0,16	0,31	20
	Subadulto	-	-	-	-	-	-
	Adulto	18,00	30,00	25,00	4,49	0,18	5
<i>Cananéia</i>	Plântula	0,06	0,32	0,24	0,07	0,30	12
	Juvenil	0,44	0,44	0,44	-	-	1
	Subadulto	7,00	8,00	7,50	-	-	2
	Adulto	13,00	30,00	18,00	5,95	0,33	17
<i>Dourado</i>	Plântula	0,22	0,14	0,18	0,03	0,20	4
	Juvenil	0,10	0,69	0,28	0,12	0,44	46
	Subadulto	3,50	6,00	5,00	1,14	0,22	5
	Adulto	13,00	12,00	11,00	1,98	0,18	19
<i>R. Bonito</i>	Plântula	-	-	-	-	-	-
	Juvenil	0,32	0,57	0,45	-	-	2
	Subadulto	1,90	13,00	17	1,28	0,07	14
	Adulto	9,00	23,00	22	1,16	0,05	38
<i>São Carlos</i>	Plântula	0,21	0,92	0,34	0,21	0,63	10
	Juvenil	-	-	-	-	-	-

Subadulto	2,00	10,00	7	2,91	0,41	7
Adulto	13,00	15,00	14	-	-	2

### *Relações alométricas*

Para a análise das relações alométricas, consideramos um total de 283 plântulas, 21 juvenis, três subadultos e 21 adultos na Floresta Ombrófila, e 11 plântulas, três juvenis, 21 subadultos e 40 adultos nos fragmentos de Floresta Estacional (Tabela 3). Os indivíduos encontrados no fragmento de Dourado não foram considerados para esta análise, pois as relações alométricas podem variar quando uma espécie desenvolve-se em plantio.

**Tabela 3.** Tamanho da amostra (N), média do diâmetro à altura do solo (DAS)  $\pm$  desvio padrão (cm), altura média (H)  $\pm$  desvio padrão (m), coeficiente de correlação de Pearson ( $r^2$ ) e inclinação da regressão SMA entre logaritmos do DAS e da altura, e modelo alométrico aos quais as inclinações das regressões se ajustam, para os dados reunidos e para os estádios ontogenéticos dos dois domínios fitogeográficos. na significa que os dados foram insuficientes para a análise.

Local	Estádio	N	DAS (cm)	H (m)	$r^2$	P	Inclinação	Modelo
Floresta Ombrófila	Dados reunidos	328	5,81 $\pm$ 21,47	1,72 $\pm$ 5,48	0,71	<0,001	1,03	Geométrico
	Plântula	283	0,45 $\pm$ 0,09	0,25 $\pm$ 0,13	0,09	<0,001	-2,46	Nenhum
	Juvenil	21	0,48 $\pm$ 0,07	0,50 $\pm$ 0,16	0,12	0,13	2,61	Nenhum
	Subadulto	3	6,17 $\pm$ 4,62	5,33 $\pm$ 3,79	na	na	na	Na
	Adulto	21	79,77 $\pm$ 32,43	21,32 $\pm$ 5,78	0,58	<0,001	0,57	Estresse Elástico
Floresta Estacional	Dados reunidos	75	30,68 $\pm$ 28,43	11,57 $\pm$ 7,60	0,94	<0,001	0,71	Nenhum
	Plântula	11	0,43 $\pm$ 0,20	0,79 $\pm$ 0,37	0,29	<0,001	1,19	Geométrico
	Juvenil	3	0,75 $\pm$ 0,25	0,63 $\pm$ 0,34	na	na	na	Na
	Subadulto	21	12,07 $\pm$ 5,74	7,20 $\pm$ 3,48	0,86	<0,001	1,03	Geométrico
	Adulto	40	51,02 $\pm$ 24,06	17,65 $\pm$ 3,64	0,63	0,003	0,58	Estresse

Todas as correlações entre diâmetro à altura do solo e altura foram significativas, exceto para o estágio “juvenil” na Floresta Ombrófila (Tabela 3). Neste caso, a correlação passou a ser significativa quando um único *outlier* foi eliminado da análise ( $r^2$  mudou de 0,12 para 0,40 e  $p$  mudou de 0,13 para 0,003).

Na Floresta Ombrófila, os dados totais ajustaram-se ao modelo de similaridade geométrica (inclinação= 1,03,  $p_{\text{inclinação}=1}$ = 0,05). Plântulas e juvenis não se ajustaram a nenhum modelo (inclinação= -2,46 e 2,61 respectivamente, e 1,92 para juvenis sem o *outlier*), e os adultos ajustaram-se tanto ao modelo de similaridade elástica como de similaridade de estresse (inclinação= 0,65,  $p_{\text{inclinação}=0,66}$ = 0,92 e  $p_{\text{inclinação}=0,50}$ = 0,09). Foi também encontrada diferença significativa entre a alometria de plântulas, juvenis e adultos (teste de razão de verossimilhança = 34.8,  $p < 0,0001$ ), sem sobreposição dos intervalos de confiança obtidos para os diferentes estádios.

Para a Floresta Estacional, os dados totais apresentaram valor de inclinação tal que os alocaria entre os modelos de similaridade geométrica e de elasticidade (inclinação= 0.71,  $p_{\text{inclinação}=1,00}$ = 0,  $p_{\text{inclinação}=0,66}$ = 0,01); entretanto, tais dados não se ajustaram a nenhum desses modelos. Plântulas e subadultos ajustaram-se ao modelo de similaridade geométrica (inclinação= 1,12,  $p_{\text{inclinação}=1}$ = 0,59 e inclinação= 1,03,  $p_{\text{inclinação}=1}$ = 0,71 respectivamente), e adultos ajustaram-se ao modelo de similaridade de estresse (inclinação= 0,48,  $p_{\text{inclinação}=0,05}$ = 0,74).

Foi também encontrada diferença significativa entre os estádios na Floresta Estacional (teste de razão de verossimilhança= 21,7,  $p < 0,0001$ ), mas os intervalos de confiança de plântulas e subadultos se sobrepuseram, indicando que a alometria dos adultos é diferente destes dois estádios, e que plântulas e subadultos apresentam padrões alométricos semelhantes.

Tanto para plântulas como para os dados reunidos, a alometria foi diferente entre os dois tipos vegetacionais (teste de razão de verossimilhança dos dados reunidos= 60,1, teste de razão de verossimilhança das plântulas = 19,2;  $p < 0.0001$  em ambos os casos), mas não foi encontrada diferença significativa entre a alometria dos adultos nos dois tipos vegetacionais (teste de razão de verossimilhança= 2,24,  $p = 0,13$ ).

Inicialmente, esperava-se que plântulas seguissem o modelo geométrico, o que aconteceu apenas na Floresta Estacional. Por outro lado, os adultos exibiram o padrão que era esperado, sendo que se ajustaram ao modelo de similaridade de estresse na Floresta Estacional e aos modelos de similaridade elástica e de estresse na Floresta Ombrófila.

Estes resultados corroboram parcialmente com o que é freqüentemente observado em diferentes tipos florestais. Por exemplo, em um estudo realizado na Ilha de Barro Colorado sobre alometria de 65 espécies arbóreas, foram encontradas inclinações de 0,51 para espécies heliófitas e 0,62 para espécies tolerantes à sombra (BOHLMAN e O'BRIEN, 2006). Contudo, em outro estudo no mesmo local, cinco espécies arbóreas ajustaram-se ao modelo de similaridade de elasticidade, duas espécies foram alocadas entre os modelos de elasticidade e geométrico, e uma espécie teve inclinação entre os modelos de estresse e de elasticidade (O'BRIEN et al., 1995).

Bohlman e O'Brien (2006) também observaram que plântulas de espécies arbóreas heliófitas são mais altas que plântulas tolerantes à sombra. Embora nossos dados não permitam este tipo de comparação, o rápido crescimento em altura de *S. parahyba*, que é uma espécie heliófita pioneira (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008), durante os estádios ontogenéticos iniciais, é indicado pelo crescimento geométrico de suas plântulas e subadultos na Floresta Estacional e pelo que se pode chamar de

crescimento “mais que geométrico” (DODONOV et al., In press) para os juvenis da Floresta Ombrófila. Isto significa que a inclinação da regressão é maior que o predito para os modelos de similaridade geométrica. Padrões alométricos que seguem o crescimento geométrico em florestas devem ser considerados como uma estratégia para um aumento mais rápido da altura, o que permite uma maior incidência de luz sobre os indivíduos adultos (KING, 1990). O crescimento “mais que geométrico” provavelmente indica um crescimento em altura ainda maior no estágio “juvenil”.

Embora não tenham sido amostrados juvenis o suficiente para confirmar este padrão na Floresta Estacional, os resultados indicam que a alometria de *S. parahyba* modifica-se ao longo do desenvolvimento ontogenético, sendo que os juvenis e subadultos crescem em um padrão próximo ao crescimento geométrico, e os adultos estando próximos aos modelos de similaridade de elasticidade ou de estresse. Isto está relacionado às diferentes limitações ecológicas de plantas jovens e adultas; enquanto as fases juvenis são limitadas pela incidência luminosa, e devem crescer rápido o suficiente para captar a luminosidade necessária quando adultas, os adultos são mais limitados pela possibilidade de queda pelo vento, de forma que invistam mais no crescimento em diâmetro.

Um padrão encontrado, e que não era esperado, foi a relação negativa entre altura e diâmetro para plântulas na Floresta Ombrófila. Entretanto, isso pode ser explicado pelo fato de as plântulas de *S. parahyba* emergirem na estação chuvosa (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008). Neste sentido, acredita-se que as plântulas têm diâmetro grande devido à elevada quantidade de água acumulada por elas, de forma que seu diâmetro reduza-se quando ganham altura, devido à perda de água. Após certo período de tempo, o diâmetro começa a aumentar novamente, e passam a crescer seguindo o modelo geométrico ou mais que geométrico até a fase adulta. Esta relação

alométrica negativa não foi observada na Floresta Estacional, provavelmente devido ao menor total de pluviosidade e de sua sazonalidade, característica deste domínio fitogeográfico.

Embora a alometria tenha variado entre os domínios fitogeográficos quando plântulas e todos os indivíduos foram considerados, não foi observada diferença significativa para a alometria dos adultos. Isto indica que *S. parahyba* pode sobreviver em diferentes ambientes sem alterações significativas da morfologia. Isto é especialmente interessante quando se considera a espécie é nativa e exclusiva da Floresta Ombrófila, sendo exótica na Floresta Estacional. Outros estudos mostraram que há alterações na alometria de espécies iguais em diferentes fisionomias vegetais, como florestas e savanas (ARCHIBALD e BOND, 2003; SIQUEIRA, 2006). Deste modo, os resultados obtidos mostram que a alometria em plantas é determinada principalmente pela estrutura da vegetação ou fisionomia, e não tanto pela composição em espécies e regimes pluviométricos.

Contudo, mesmo que não tenham sido encontradas diferenças significativas entre a alometria de adultos nos dois domínios fitogeográficos, os adultos da Floresta Estacional ajustaram-se apenas ao modelo de similaridade de estresse, enquanto que os adultos da Floresta Ombrófila ajustaram-se tanto ao modelo de similaridade de estresse como o de elasticidade. A inclinação dos adultos da Floresta Ombrófila foi próxima de 0,66 (portanto, mais próxima do modelo de similaridade de elasticidade), que 0,5 (modelo de similaridade de estresse). A similaridade de estresse é mais relacionada com a queda pelo vento (DEAN e LONG, 1986), enquanto que a similaridade de elasticidade é mais relacionada com o encurvamento (MCMAHON, 1976). Os fragmentos de Floresta Estacional estudados são muito menores que as áreas de Floresta Ombrófila estudadas, além de serem circundados por pastagens e plantações de cana de açúcar.

Habitats fragmentados como estes fragmentos são mais sujeitos à ação do vento, e podem sofrer danos com tempestades (LAURANCE e CURRAN, 2008), o que resulta em um maior número de quedas de árvores devido à ação do vento, especialmente perto das bordas (HARPER et al., 2005; MASCARÚA-LÓPEZ et al., 2006). Árvores expostas ao vento podem se tornar mais estáveis pelo crescimento aumentado do sistema radicular (URBAN et al., 1994). Deste modo, é possível que os indivíduos de *S. parahyba* que crescem em habitats fragmentados, estando sujeitos a maior incidência de ventos, podem se tornar mais estáveis através de um maior investimento no crescimento em diâmetro, como evidenciado pelo seu ajuste ao modelo de similaridade de estresse nos fragmentos de Floresta Estacional.

## **Conclusão**

A arquitetura de copa não mostrou diferença entre os domínios fitogeográficos estudados. Tal fato pode representar a tolerância de *S. parahyba* à heterogeneidade ambiental, já que a espécie ocorre em ambos os domínios fitogeográficos sem apresentar alteração para este caráter.

Quanto à alometria, os indivíduos adultos de *S. parahyba* enquadraram-se no modelo de similaridade de estresse nos dois ambientes, mostrando que a espécie é adaptada a sobreviver em diferentes tipos florestais sem grandes alterações na forma de crescimento. Contudo, a redução do coeficiente alométrico nos fragmentos de Floresta Estacional também indica a habilidade da espécie em ajustar seu crescimento a condições de maior incidência de ventos, tipicamente encontradas em paisagens fragmentadas. Em suma, a alometria de *S. parahyba* modifica-se ao longo do desenvolvimento ontogenético, como é esperado para uma espécie heliófita, em ambos

os ambientes. Isto mostra que a espécie é adaptada ao estabelecimento e sobrevivência na Floresta Estacional, onde foi introduzida

Assim, considerando-se apenas os indivíduos adultos, tanto a avaliação do modelo arquitetural como as relações alométricas, verifica-se que *S. parahyba* não apresenta plasticidade nestes parâmetros. Entretanto, considerando-se os outros estádios, a espécie apresentou diferentes padrões de crescimento entre os domínios fitogeográficos. Estes fatos levam a duas implicações principais, que são: 1) a espécie, chegando à fase adulta em ambos os domínios fitogeográficos e apresentando a mesma morfologia de copa e a mesma forma de crescimento, evidencia sua tolerância a diferentes condições ambientais, sendo esta uma característica importante quando se trata de espécie considerada invasora; e 2) os estádios imaturos de *S. parahyba* conseguem responder de forma diferencial entre os domínios fitogeográficos, e com isso, permite que alguns indivíduos atinjam a fase adulta, demonstrando que há plasticidade na forma de crescimento frente às diferenças entre os domínios fitogeográficos.

Portanto, os resultados indicam que a espécie pode se desenvolver em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. Neste caso, é necessário cautela no seu uso tanto para plantios de restauração como para fins ornamentais fora de sua área de ocorrência natural. De maneira mais específica, aconselha-se a retirada de *S. parahyba* da lista de espécies recomendadas para plantios de restauração de áreas sob o domínio da Floresta Estacional Semidecídua.

## Referências Bibliográficas

ALEXANDER J.M., EDWARDS P.J. Limits to the niche and range margins of alien species. **Oikos** 119: 1177-1186, 2010.

ARCHIBALD S., BOND W.J. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. **Oikos** 102: 3- 14, 2003.

BAKER H.G. The evolution of weeds. **Annual Review of Ecology and Systematics** 5: 1-24, 1974.

BARTHELEMY D., CARAGLIO Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany** 99: 375– 407, 2007.

BOHLMAN S., O'BRIEN S. Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. **Journal of Tropical Ecology**, 22: 123-136, 2006.

CALLAWAY, R.M.; PENNING, S.C.; RICHARDS, C. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology**, 84: 115- 1128, 2003.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras – volume 1**. Brasília: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2003, 1038 p.

CLOSSET-KOPP, D.; CHABRERIE, O.; VALENTIN, B.; DELACHAPPELLE, H.; DECOCQ, G. When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in *r/K*-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests? **Forest Ecology and Management**, 247: 120- 130, 2007.

DEAN, T.J.; LONG, J.N. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Ann. Bot.*, vol. 58, no. 6, p. 833-840, 1986.

DODONOV, P.; LUCENA, I.C.; LEITE, M.B.; MATOS, D.M.S. 2011 in press. Allometry of some woody plant species in a Brazilian savanna after two years of a dry season fire. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 71.

DROSTE, T.; FLORY, S.L.; CLAY, K. Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass. **Plant Ecology**, 207: 297- 306, 2010.

GATSUK, L.E., SMIRNOVA, O.V., VORONTZOVA, I., ZAUGOLNOVA, L.B.; ZHUKOVA, L.A. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology**, 68: 675- 696, 1980.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R.A.A.; THOMLINSON, P.B. **Tropical trees and forests – an architectural analysis**. New York: Springer-Verlag, 1978, 440p.

HAMMER, Ø.; HARPER, D.A.T.; RYAN, P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis, 2001, *Palaeontologia Electronica*, 9pp.

- HARPER, K.A.,S.E.; MACDONALD, P.J.; BURTON, J.Q.; CHEN, K.D.; BROSOFSKE, S.C.; SAUNDERS, E.S.; EUSKIRCHEN, D.; ROBERTS, M.S.; JAITEH P.A.; ESSEEN. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, 19: 768-782, 2005.
- KING, D.A. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. **Functional Ecology**, 4: 27-32, 1990.
- LAURANCE, W. F.; T. J. CURRAN. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. **Austral Ecology**, 33: 399-408, 2008.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras – Manual de identificação e cultivo de plantas**. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2008, 384p.
- MÄGI, M.; SEMCHEMCKO, M.; KALAMEES, R.; ZOBEL, K. Limited phenotypic plasticity in range-edge populations: a comparison of co-occurring populations of two *Agrimonia* species with different geographical distributions. **Plant Biology**, 13: 177-184, 2011.
- MASCARÚA LOPES, L.E.; HARPER, K.A.; DRAPEAU, P. Edge influence on forest structure in large forest remnants, cutblock separators, and riparian buffers in managed black spruce forests. **Écoscience**, 13: 8, 2006.
- MCARDLE, B.H. Lines, models, and errors: Regression in the field. **Limnology and Oceanography**, 48: 1363-1366, 2003.
- MCMAHON, T. Size and shape in biology. **Science**, 179: 1201-1204, 1973.
- MCMAHON, T.A.; KRONAUER, R.E. Tree structures: deducing the principles of mechanical design. **Journal of Theoretical Biology**, 59: 443-466, 1976.
- MINER, B.G.; SULTAN, S.E.; SORGAN, S.G.; PADILLA, D.K.; RELYEA, R.A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, 20: 685-692, 2005.
- NIKLAS, K.J. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. **Ann Bot.**, 75: 217-227, 1995.
- NIKLAS, K.J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? **Biological Reviews**, 79: 871-889, 2004.
- O'BRIEN, S.T.; HUBBEL, S.P.; SPIRO, P.; CONDIT, R.; FOSTER, R.B. Diameter, height, crown, and age relationship in eight neotropical tree species. **Ecology**, 76: 1926-1939, 1995.
- ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Editora Guanabara, 1988, 434p.
- PIGLIUCCI, M. **Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture (syntheses in ecology and evolution)**. Johns Hopkins University Press: Baltimore, 2001, 333p.
- REN, M.X.; ZHANG, Q.G. The relative generality of plant invasions mechanisms and predicting future invasive plants. **Weed Research**, 49: 449, 460, 2009.
- SAKAI, A.K.; ALLENDORF, F.W.; HOLT, J.S.; LODGE, D.M.; MOLOFSKY, J.; WITH, K.A.; BAUGHMANN, S.; CABIN, R.J.; COHEN, J.E.; ELLSTRAND, N.C.;

- MCCAULEY, D.E.; O'NEIL, P.; PARKER, I.M.; THOMPSON, J.N.; WELLER, S.G. The population biology of invasive species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 32: 305- 332, 2001.
- SIQUEIRA, A.S. Alometria de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em diferentes fisionomias do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas. GO. **Biota Neotropica**, 06: 01-06, 2006.
- SPOSITO, T.C.; SANTOS, F.A.M. Scaling of stem and crown in eight Cecropia (Cecropiaceae) species of Brazil. **American Journal of Botany**, 88: 939-949, 2001.
- STERCK, F.J.; BONGERS, F. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, 85: 266-272, 1998.
- SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, 5: 537- 542, 2000.
- SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. **Ecology**, 82: 328- 343, 2001.
- TUCIC, B.; DUCIC, J.; PEMAC, D. Phenotypic responses to early signals of neighbor proximity in *Picea omorika*, a pioneer conifer tree. **Basic and Applied Ecology**, 7: 443-454, 2006.
- URBAN, S.T.; LIEFFERS, V.J.; MACDONALD, S.E. Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. **Canadian Journal of Forest Research**, 24:1550–1556, 1994.
- WARTON, D.I.; WRIGHT, I.J.; FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**, 81: 251-291, 2006.
- WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 6: 207- 215, 2004.

**Capítulo 2: Estrutura populacional de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake em Floresta Ombrófila Densa Atlântica e fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua no Estado de São Paulo**

**Resumo**

O processo de invasão depende da ocorrência de intervenção antrópica, sendo o tipo de distúrbio crítico para o sucesso das espécies invasoras e impacto das espécies nativas. A estrutura de uma população é resultado da ação de fatores bióticos e abióticos sobre os indivíduos, e neste contexto, populações de espécies introduzidas podem estar sujeitas a novas condições ambientais. Por este motivo, os estudos comparativos da estrutura ontogenética de espécies exóticas em seus sítios de invasão e de introdução permitem observar como a espécie responde à variação ambiental. Neste contexto, o objetivo do presente capítulo foi avaliar a estrutura ontogenética e a estrutura espacial de *S. parahyba* em diferentes domínios fitogeográficos. Partindo do princípio que esta espécie pode estar invadindo fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, espera-se que estas populações possuam indivíduos nos diferentes estádios ontogenéticos, e que a estrutura espacial das populações seja semelhante entre os dois domínios fitogeográficos. Em uma área de 10 ha em cada um dos sítios de amostragem (exceto em São Carlos, cuja área amostrada foi de 5,6 ha), todos os indivíduos de *S. parahyba* foram medidos quanto à altura total e o diâmetro à altura do solo, e também foram classificados em estádios ontogenéticos. Para comparar as frequências de indivíduos em cada estádio entre as populações, foi utilizada a análise de variância multivariada permutacional no programa PaSt. A estrutura espacial foi avaliada através de diagrama de distribuição espacial, gerado pelo programa Surfer a partir da plotagem dos mapas de distribuição dos indivíduos das populações pelo programa SadieShell. Em termos de proporção de indivíduos em cada estádio ontogenético, as estruturas das populações diferiram entre os sítios de amostragem; entretanto, não houve diferença entre Florestas Ombrófila e Semidecídua. Não foi encontrado um padrão único de distribuição em estádios para as populações de *S. parahyba*. No entanto, a população da Ilha do Cardoso foi significativamente diferente de todas as demais áreas. Com estes resultados, podemos concluir que a diferença na estrutura das populações indica que a espécie é tolerante a diferentes condições ambientais. Os resultados das análises de estrutura espacial de *S. parahyba* mostraram que todas as populações estudadas distribuem-se de forma agregada em porções próximas, sem vazios entre elas, exceto a população de Dourado, que é agregada, mas não forma adensamentos. Os resultados obtidos indicam que *S. parahyba* apresenta plasticidade quanto às respostas que cada população pode ter frente a diferentes condições ambientais, visto que foram encontradas diferentes estruturas para as populações estudadas. Além disso, a existência de indivíduos em diferentes estádios ontogenéticos nas populações da Floresta Estacional indica que a espécie mantém populações estáveis nos fragmentos.

## Abstract

The invasion process depends on the occurrence of human intervention, and the disturbance type is critical to the success of invasive species and the impact of native species. The population structure is a result of the action of biotic and abiotic factors on individuals, and in this context, populations of introduced species may be subject to new environmental conditions. For this reason, comparative studies of ontogenetic structure of exotic species on their invasion sites allow to understand how the species responds to environmental variation. In this context, the aim of this chapter was to evaluate ontogenetic structure and spatial structure of *S. parahyba* in different biomes. Assuming that this species may be invading semideciduous forest fragments, it is expected that these populations have individuals in most of the ontogenetic stages, and that the spatial structure of populations is similar between the two biomes. In an area of 10 ha in each sampling site (except in São Carlos, whose area sampled was 5.6 ha), all individuals of *S. parahyba* were measured for total height and diameter at ground level, and were also classified into four ontogenetic stages. To compare the frequencies of individuals in each stage between populations, we used PERMANOVA. Spatial structure was evaluated using spatial distribution diagram, generated by the program Surfer using the output produced by the program SadieShell, in which we plotted the distribution maps of individuals. In terms of proportion of individuals in each ontogenetic stage, the structures of the populations differed between sampling sites, however, no difference between Rain Forest and Semideciduous was found. We found no single pattern of distribution in stages for the populations of *S. parahyba*. However, the Ilha do Cardoso's population was significantly different from all other areas. With these results we can conclude that the difference in population structure indicates that the species is tolerant to different environmental conditions. The results of spatial structure analysis of *S. parahyba* showed that all populations are distributed in an aggregated form in close patches, with no gaps between them, except the population of Dourado, which is aggregated, but does not form patches. The results indicate that *S. parahyba* shows plasticity to different environmental conditions, because different structures were found for the populations studied. Furthermore, the existence of individuals in different ontogenetic stages in populations of semideciduous forest indicates that the species can keep stable populations in these fragments.

## Introdução

A invasão por plantas exóticas está diretamente relacionada à ação antrópica, pois desde o surgimento da agricultura o homem carrega consigo espécies importantes para sua sobrevivência, bem como as plantas daninhas e ruderais (CRONK & FULLER, 1995). Além do transporte, o homem também influencia no estabelecimento de espécies exóticas em determinadas regiões, já que ambientes antropizados são considerados mais susceptíveis à invasão (HOBBS, 2001, WALTER *et al.*, 2002). Assim, pode-se afirmar

que o processo de invasão depende da ocorrência de intervenção humana (PYSEK e RICHARDSON, 2006), sendo o tipo de distúrbio antrópico crítico para o sucesso das espécies invasoras e impacto das espécies nativas (LAKE & LEISHMAN, 2003).

De acordo com Oliveira Filho et al. (1997) a Floresta Estacional Semidecídua sofreu uma perda de área proporcionalmente maior que o Cerrado e a Floresta Ombrófila Atlântica ao longo dos anos. Neste sentido, Oliveira Filho et al. (1994) apontaram que a Floresta Estacional Semidecídua foi fortemente suprimida durante os séculos XIX e XX, o que transformou a formação em fragmentos pequenos e esparsos, sujeitos à extração ilegal de madeira, pastagem por gado e incêndios.

A fragmentação pode tornar os fragmentos florestais mais susceptíveis a invasões (TANENTZAP et al., 2010), e embora seja uma ameaça a ecossistemas naturais, não foram encontrados trabalhos sobre invasões biológicas em florestas sazonais, em revisão bibliográfica recente realizada para escrita do presente estudo. Isto impossibilita inferir a dimensão do risco a que estes fragmentos estão expostos, considerando-se as interferências das espécies invasoras na comunidade.

A estrutura de uma população é resultado da ação de fatores bióticos e abióticos sobre os indivíduos e possivelmente, sobre seus ancestrais (HUCHINGS, 1993). Neste contexto, populações de espécies introduzidas podem estar sujeitas a novas condições ambientais, o que pode levar a alterações em sua história de vida e na demografia (ECKERT et al. 1996). Por este motivo, os estudos comparativos da estrutura ontogenética de espécies exóticas em seus sítios de invasão e de introdução permite observar como a espécie responde à variação ambiental (HIERRO et al., 2003), além de permitir inferir o *status* da espécie no sítio de introdução (COLAUTTI e MACISAAC, 2004).

A estatística espacial é outra ferramenta aplicável ao estudo de processos populacionais em plantas, pois permite caracterizar padrões de distribuição espacial dos indivíduos de uma população (WEBER et al., 2010) e inferir que processos condicionam o padrão espacial observado (PERRY *et al.* 2006). Isto é possível porque a distribuição espacial das populações é, assim como a estrutura de tamanho, o resultado da interação dos indivíduos com as variáveis bióticas e abióticas (HUCHINGS, 1993). Deste modo, o estudo da distribuição espacial dos indivíduos de uma população de espécie invasora pode ser útil na predição dos processos que favorecem sua ocorrência e, portanto, é uma ferramenta complementar na inferência do estágio de invasão (*sensu* Colautti e Mac Isaac, 2004) em que a população se encontra.

Com base nestas informações, sendo a estrutura de tamanho e a estrutura espacial sujeitas à ação do ambiente, pode-se considerar que estas podem, também, indicar os graus de plasticidade e tolerância da espécie frente às condições a que está submetida. Deste modo, para verificar se há plasticidade e tolerância, é necessário que se realizem estudos comparativos de populações em ambientes diferentes. No caso específico de espécies invasoras, a comparação deve ser feita para populações estabelecidas nos sítios de origem e introdução (HIERRO et al., 2005).

Neste contexto, o objetivo do presente capítulo foi avaliar a estrutura ontogenética e a estrutura espacial de *S. parahyba* em diferentes domínios fitogeográficos. Partindo do princípio que esta espécie pode estar invadindo fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, espera-se que estas populações possuam indivíduos nos diferentes estádios ontogenéticos, demonstrando capacidade de regeneração, e que a estrutura espacial das populações seja semelhante entre os dois domínios fitogeográficos. Além disso, espera-se encontrar indivíduos dispersos nos fragmentos.

Sendo esta hipótese confirmada, a espécie poderá ser considerada como potencial invasora em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua.

## **Material e Métodos:**

### *Descrição da espécie*

O gênero *Schizolobium* pertence à ordem Fabales, família Caesalpinoideae, que no Brasil está representado pelas espécies *Schizolobium amazonicum*, encontrada na Floresta Ombrófila Densa Amazônica, e *Schizolobium parahyba*, encontrada na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (CARVALHO, 2003). Outros autores consideram que exista apenas uma espécie, *Schizolobium parahyba*, sendo uma subespécie ocorrente na Amazônia (*S. parahyba* var. *amazonicum*), e outra, na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (*S. parahyba* var. *parahyba*) (BARNEBY, 1996; LORENZI, 2008).

*S. parahyba* é uma espécie semi-caducifólia, que pode atingir, na fase adulta, até 40 m de altura e 120 cm de diâmetro à altura do peito. Seu tronco é cilíndrico, marcado por cicatrizes da fixação de folhas, com fuste até 15m de altura. Sua ramificação é cimosa, e a copa é ampla e umbeliforme. A casca externa é quase lisa, cinzenta quando adulta e esverdeada quando jovem (CARVALHO, 2003).

*S. parahyba* é considerado espécie pioneira ou secundária inicial, sendo pouco longevo. É uma espécie de crescimento rápido, o que faz com que a madeira seja extremamente leve e mole (LORENZI, 2008), sendo inclusive utilizada para confecção de canoas (MIRANDA e HANAZAKI, 2008). Além de ocorrer em florestas primárias, é encontrado também em florestas secundárias, principalmente nas capoeiras altas. Pode

formar adensamentos em clareiras, sendo raro na floresta alta e densa (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008).

#### *Desenho experimental e análise dos dados*

Em quatro das cinco localidades, foram alocadas 25 parcelas contíguas de 400 m<sup>2</sup> (20 m x 20 m), totalizando 10.000m<sup>2</sup> de área amostrada; no fragmento de São Carlos, foram alocadas apenas 14 parcelas contíguas de 20m<sup>2</sup>, perfazendo um total de 5600m<sup>2</sup>, pois o fragmento não comportaria as 25 parcelas estabelecidas para o método. Foram feitas duas amostragens, sendo a primeira no final da estação chuvosa (abril de 2010) e outra no final da estação seca (novembro de 2010), em que apenas plântulas e jovens foram medidos novamente, para avaliar a sobrevivência e o recrutamento de novas plantas. Na primeira amostragem, todos os indivíduos encontrados foram medidos quanto à sua altura total e diâmetro à altura do solo; na segunda amostragem, pretendeu-se medir todas as plântulas e juvenis novamente.

Todos os indivíduos de *S. parahyba* encontrados foram medidos quanto às suas alturas totais e diâmetro à altura do solo. Estas medidas foram utilizadas na determinação da estrutura de populações de *S. parahyba* em cada localidade, para posterior comparação. Além disso, foi determinada a sua forma de crescimento de acordo com seu modelo arquitetural. Baseando-se em Gatsuk et al. (1980), os indivíduos das populações foram agrupados em quatro estádios ontogenéticos, que são:

Plântula – indivíduos em que foi constatada a presença de folhas cotiledonares. Nestes indivíduos, o caule (hipocótilo) ainda é completamente verde claro e tenro, e podem ser encontradas no máximo duas folhas, que são compostas e paripinadas, semelhantes às do adulto (Figura 2, Capítulo 1). Foram também incluídos neste grupo

os indivíduos recém emergidos, que ainda apresentavam gancho plumular, folhas cotiledonares fechadas e a testa da semente ainda sobre as folhas cotiledonares.

Juvenil – indivíduos em que as folhas cotiledonares estavam ausentes, com alturas até 2m (Figura 3, Capítulo 1). Nestes indivíduos, o caule já se apresenta com uma leve coloração marrom a partir da base até o ponto onde estavam inseridas as folhas cotiledonares. Não foram encontrados indivíduos desta classe com menos de quatro e mais de 16 folhas. A inserção das folhas é verticilada, mas não concentrada em uma região do corpo da planta.

Subadulto – indivíduos com altura semelhantes à dos menores adultos, porém com menor diâmetro à altura do solo e sem ramificações, o que indica ausência de primeiro evento reprodutivo (Figura 4, Capítulo 1). Apresenta, portanto, apenas um eixo ortotrópico monopodial, sendo a inserção das folhas verticilada e concentrada na extremidade superior da planta. O tronco ainda é esverdeado e não apresenta raízes tabulares.

Adulto – indivíduos com pelo menos uma ramificação, e que, portanto, já apresentaram pelo menos um evento reprodutivo. O tronco é completamente marrom-acinzentado. Nos fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, os indivíduos adultos não apresentam raízes tabulares, sendo estas presentes tanto nos indivíduos adultos de Cananéia como nos da Ilha do Cardoso.

Para comparar as frequências de indivíduos em cada estágio entre as populações, foi utilizada a análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) no programa PaSt (versão 2.04).

A estrutura espacial foi avaliada através de diagrama de distribuição espacial, gerado pelo programa Surfer (versão 8.01, Golden Software) a partir da plotagem dos

mapas de distribuição dos indivíduos das populações pelo programa SadieShell (versão 1.22, Rothamsted Research). Este último fornece, também, os resultados dos testes estatísticos para distribuição espacial, que são avaliados em conjunto com os diagramas de distribuição espacial. No SadieShell, os resultados estatísticos mais importantes a serem avaliados para o escopo do presente trabalho são 1) índice de agregação ( $I_a$ ), que indica se os indivíduos estão distribuídos de forma agregada (se  $I_a > 1$ ), aleatória (se  $I_a = 1$ ) ou regular (se  $I_a < 1$ ); 2) o valor *patchy* ( $v_i$ ), indica se os indivíduos, estando agregados, formam porções ou adensamentos; e 3) o valor *gappy* ( $v_j$ ), que, estando os indivíduos agregados em adensamentos, fornece o quão próximos estão estes adensamentos, e se estão separados por vazios. Quando o  $v_j < 1$  significa que os adensamentos estão separados por vazios. Quando o  $v_i > 1$ , significa que os indivíduos distribuem-se em adensamentos.

## **Resultados e Discussão**

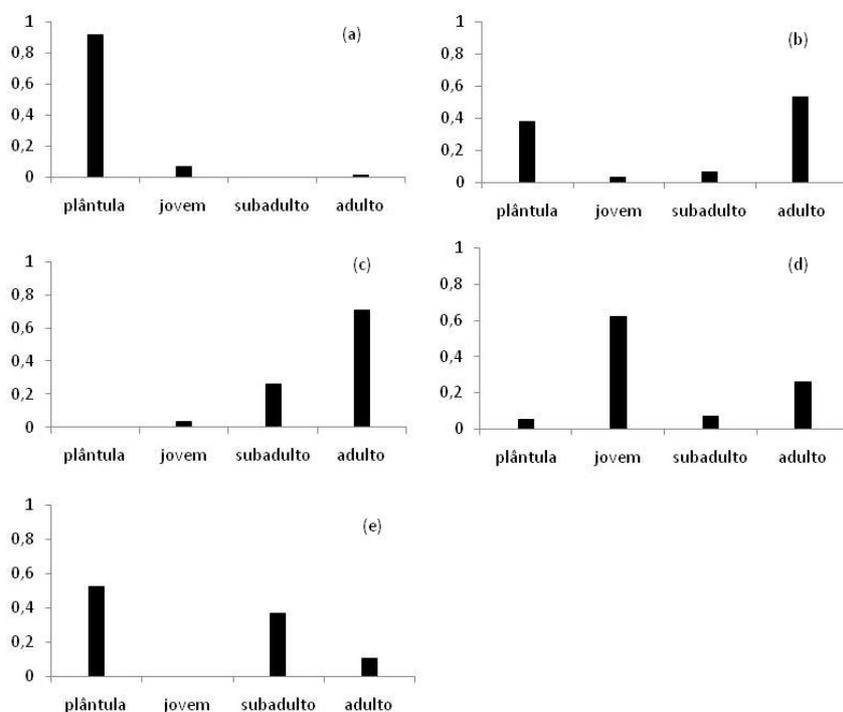
### *Estrutura ontogenética*

No total, foram amostrados 475 indivíduos, sendo 296 na Ilha do Cardoso, 32 em Cananéia, 54 em Ribeirão Bonito, 74 em Dourado e 19 em São Carlos. Dentre plântulas, foram amostrados 297 indivíduos, sendo 271 na Ilha do Cardoso, 12 em Cananéia, nenhuma em Ribeirão Bonito, quatro em Dourado e 10 em São Carlos.

Em termos de proporção de indivíduos em cada estágio ontogenético, as estruturas das populações diferiram entre os sítios de amostragem (Figura 1); entretanto, não houve diferença entre Florestas Ombrófila e Semidecídua (Tabela 1). A estrutura da população de Dourado apresentou indivíduos em todos os estágios ontogenéticos. A população da Ilha do Cardoso foi a que mais se aproximou do padrão em j-invertido,

por apresentar alta densidade de plântulas, embora não tenham sido encontrados subadultos. As populações de Cananéia e São Carlos apresentaram subadultos, adultos e plântulas, porém não foram encontradas plântulas em Ribeirão Bonito (Figura 1).

Não foi encontrado um padrão único de distribuição em estádios para as populações de *S. parahyba*. No entanto, a população da Ilha do Cardoso foi significativamente diferente de todas as demais áreas (Tabela 2), resultado da alta abundância de plântulas nesta população. Isto indica que a espécie pode apresentar diferença nas taxas de recrutamento entre as áreas, sendo esta proporcionalmente maior nos sítios localizados sob o domínio da Floresta Estacional. Em outras palavras, a taxa de germinação é menor na Floresta Estacional em relação à Floresta Ombrófila, mas uma maior porcentagem das plântulas muda para o estágio de juvenil na primeira em relação à segunda.



**Figura 1.** Distribuição dos indivíduos entre os estádios ontogenéticos de *S. parahyba* amostrados em. (a) Ilha do Cardoso; (b) Cananéia; (c) Ribeirão Bonito; (d) Dourado; (e) São Carlos. Ver texto para descrição dos estádios. No eixo y é representada a abundância relativa entre estádios.

Além disso, a ausência do padrão exponencial negativo, também chamado j-invertido, considerado típico para populações estáveis pode não ser o único indicativo de estabilidade (WESTPHAL et al., 2006). Por exemplo, a ausência de plântulas pode também ser resultado de um rápido crescimento destas para alcançar condições de luminosidade mais adequadas, esperado para espécies pioneiras (ODUM, 1988). O fato de estádios intermediários (“juvenil” e “subadulto”) terem sido encontrados nos fragmentos de Floresta Estacional evidencia que as populações têm conseguido se estabelecer e se manter estáveis nestas áreas. A manutenção de populações estáveis, associada à ausência de padrão para a estrutura ontogenética, mostra que a espécie é tolerante a diferentes condições ambientais, uma das características essenciais para que a espécie seja considerada invasora (SAKAI et al., 2001; HULME, 2008). A ausência de plântulas também pode ser resultado da sazonalidade climática na Floresta Estacional, visto que o processo de germinação para a espécie, cujo crescimento é rápido, é dependente da ocorrência de chuvas (LORENZI, 2008).

Por outro lado, as populações da Ilha do Cardoso e de São Carlos apresentaram distribuição dos indivíduos entre os estádios ontogenéticos próxima ao padrão j-invertido, sendo que na primeira foram encontradas plântulas, juvenis e adultos, e na segunda foram encontrados juvenis, subadultos e adultos. Para a população da Ilha do Cardoso, a presença de adultos pode ser consequência de ações antrópicas passadas, porém uma vez que as áreas se encontram em estágio avançado de regeneração, já não oferecem condições ambientais adequadas para o estabelecimento das plântulas. Podemos observar que as plântulas germinam mas não conseguem se estabelecer, provavelmente pelo baixo grau de luminosidade, condição necessária para o estabelecimento de espécies pioneiras. No caso da população de São Carlos, pode-se

considerar que está em fase inicial de colonização, e que aparentemente encontra condições favoráveis para seu estabelecimento.

**Tabela 1.** Comparação entre as abundâncias de indivíduos nos estádios das diferentes populações (PERMANOVA), amostrados em: Ilha do Cardoso (IC); Cananéia (Ca); Ribeirão Bonito (RB); Dourado (Do); São Carlos (SC).

<b>Estádios</b>	<b>Total</b>	<b>IC-Ca</b>	<b>IC-RB</b>	<b>IC-Do</b>	<b>IC-SC</b>	<b>Ca-RB</b>	<b>Ca-Do</b>	<b>Ca-SC</b>	<b>RB-Do</b>	<b>RB-SC</b>	<b>Do-SC</b>
	F=13,04;										
<i>Plântula</i>	p<0,0001	p<0,0001	p<0,0001	p<0,0001	p<0,0001	p=0,156	p=1	p=0,687	p=0,073	p=1	p=1
	F=6,027;										
<i>Juvenil</i>	p<0,0001	p=1	p=1	p=0,004	p=1	p=1	p=0,036	p=1	p=0,002	p=1	p=1
<i>Subadulto</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	F=6,131;										
<i>Adulto</i>	p,0,0001	p=0,163	p=0	p=0,05	p=1	p=0,162	p=1	p=1	p=0,167	p=0,026	p=0,426

\*o estágio “subadulto” não pôde ser comparado entre as classes por apresentar baixo número de observações.

Embora a densidade total de indivíduos amostrados tenha sido menor nas áreas de Floresta Estacional, este dado isolado não pode indicar a inexistência de processo invasivo. Hierro et al. (2005) argumentaram que invasoras raramente ocorrem em abundância maior nos sítios onde foram introduzidas, e os dados de literatura que estes autores encontraram até então eram apenas relatos. Os mesmos autores apontaram que, na verdade, pouco se sabe sobre as diferenças de abundância de espécies consideradas invasoras entre seus sítios de origem e introdução, pois poucos trabalhos realizam tal comparação.

Na segunda amostragem, após a estação seca, foi constatada uma mortalidade de 100% das plântulas, em todos os sítios de amostragem. Além disso, não foram encontradas novas plantas. Como citado na literatura, a germinação de *S. parahyba* é dependente da alta disponibilidade de água (CARVALHO, 2005; LORENZI, 2008), e os resultados obtidos indicam que isto realmente ocorre, visto que foram encontradas plântulas apenas ao final da estação chuvosa. Além disso, como é uma espécie de crescimento rápido (CARVALHO, 2003) e requer alta incidência luminosa para o desenvolvimento (SOUZA e VÁLIO, 2001), as plântulas que não tiverem recrutado (isto é, que não passaram do estágio de plântula para o de juvenil 1) podem não ser capazes de tolerar o período de maior estresse ambiental. Deste modo, é provável que a alta mortalidade de plântulas aqui observada seja resultado tanto do estresse hídrico, para a Floresta Estacional, quanto ao alto grau de sombreamento, para a Floresta Ombrófila.

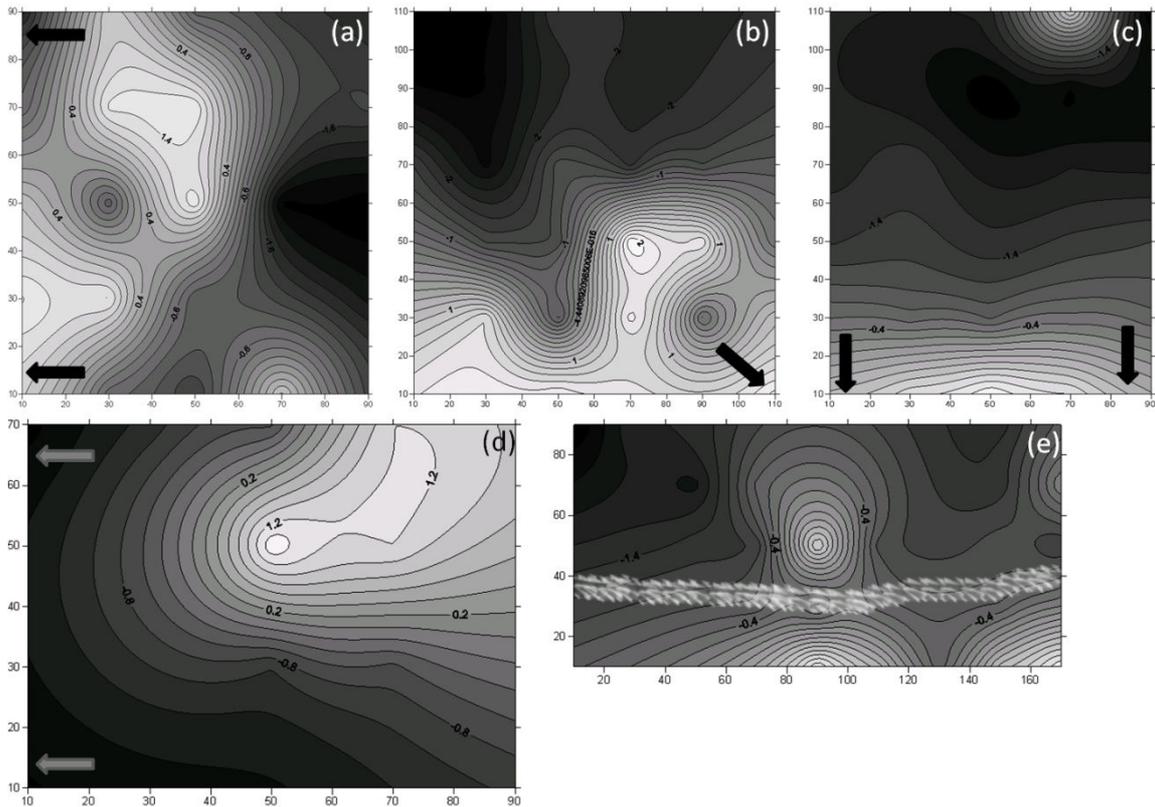
Por outro lado, a germinação da espécie ocorre sempre na estação chuvosa, portanto sempre há grande probabilidade de germinação de plântulas, uma vez que a espécie forma banco de sementes longo (LORENZI, 2008). Assim sendo, a maior barreira para o estabelecimento da espécie é a disponibilidade de luz suficiente para que

as plântulas consigam se desenvolver até estágio de juvenil. Portanto, desde que haja uma abertura no dossel, aumentando a disponibilidade de luz, o indivíduo é capaz de crescer rapidamente, conseguindo se estabelecer.

Com estes resultados, podemos concluir que a diferença na estrutura das populações indica que a espécie é tolerante a diferentes condições ambientais, possibilitando a manutenção de populações estáveis nos fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, uma vez que foram encontrados estágios ontogenéticos intermediários em todos os fragmentos desta formação florestal. A tolerância a diferentes ambientes é uma característica importante que integra a configuração geral de uma espécie considerada invasora (BAKER, 1974).

#### *Distribuição Espacial*

Os resultados das análises de estrutura espacial de *S. parahyba* mostraram que todas as populações estudadas distribuem-se de forma agregada em porções próximas, sem vazios entre elas, exceto a população de Dourado, que é agregada, mas não forma adensamentos (Figura 2 e Tabela 2). Para todas as populações, exceto a de Ribeirão Bonito, os maiores adensamentos localizaram-se próximos a corpos d'água. Para a população da Ilha do Cardoso, há um rio próximo, mas não totalmente contido no sítio de amostragem. Para a população de Cananéia, existe uma nascente próxima ao sítio de amostragem, embora não esteja contida no *grid*. Em Dourado, há um lago artificial adjacente às parcelas, e muitas delas apresentam alagamento. Em São Carlos, o *grid* de parcelas é permeado por um pequeno rio. Em Ribeirão Bonito, o adensamento foi encontrado na borda do fragmento, podendo estar sob influência da irrigação da cana de açúcar, presente na matriz de entorno.



**Figura 2.** Diagramas da distribuição espacial dos indivíduos de *S. parahyba* nas populações amostradas em: (a) Ilha do Cardoso; (b) Cananéia; (c) Ribeirão Bonito; (d) Dourado; (e) São Carlos. As regiões mais claras representam as maiores densidades; a região pontilhada representa a localização dos recursos hídricos no sítio de amostragem. As setas indicam direção do recurso hídrico mais próximo do sítio de amostragem. Ver texto para informações detalhadas.

**Tabela 2.** Índices de agregação ( $I_a$ ), significância do valor do índice de agregação ( $p(I_a)$ ), *patchy* ( $v_i$ ) e *gappy* ( $v_j$ ) para as populações de *S. parahyba* nas diferentes localidades. Ver texto para definição destes parâmetros.

População	$I_a$	$p(I_a)$	$v_j$	$V_i$
<i>I. do Cardoso</i>	1,473	0,0051	-1,342	1,239
<i>Cananéia</i>	1,721	0,0256	-1,744	1,732
<i>R. Bonito</i>	1,307	0,0256	-1,485	1,087
<i>Dourado</i>	1,179	0,1282	-1,112	1
<i>São Carlos</i>	1,237	0,2051	-1,087	1,321

Entretanto, tanto as populações de São Carlos como de Dourado apresentaram  $p$  não significativo para o índice de agregação. Para a primeira, isto pode ser resultado do baixo número de indivíduos amostrados (menor que 30), o que impede a geração de resultados significativos para a análise. No caso de Dourado, o  $v_i$  foi igual a 1, possivelmente porque 1) os indivíduos foram plantados, provavelmente de forma aleatória ou regular, ou 2) tanto a luminosidade como a umidade do solo distribuem-se de maneira mais ou menos uniforme em toda a área amostrada, visto que uma grande parte da área é alagada e as parcelas ficam próximas a um lago artificial.

De fato, outros autores conseguiram mostrar que a espécie tem necessidade de grande quantidade de luz para germinação e desenvolvimento inicial. Neste sentido, Ferreira et al. (1978) encontraram que as sementes de *S. parahyba* apresentam menor porcentagem de germinação em ambientes mais sombreados. Quanto ao desenvolvimento inicial, Souza e Válio (2001) observaram que as plântulas desta espécie apresentam maior taxa de sobrevivência quando mantidas na borda em relação às mantidas no interior de um fragmento florestal. Quanto à umidade, Lorenzi (2008) aponta que a espécie é seletiva higrófila e tende a ocorrer nas planícies aluviais da Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Em adição, Carvalho (2005) afirmou que em plantios, *S. parahyba* se desenvolve melhor em solos úmidos. Estas informações levam a concluir que a espécie tem preferência maior por ambientes mais úmidos e com maior luminosidade.

O aumento da incidência de luz, uma das conseqüências do efeito de borda (PRIMACK, 2006), pode promover o processo de invasão de espécies heliófitas (LAURANCE et al., 2006), incluindo exóticas (BAKER, 1974). Considerando que *S. parahyba* possui alto risco de queda e de perda de galhos, ele contribui para o aumento de abertura de novas clareiras na floresta. A capacidade de formação de banco de

sementes (LORENZI, 2008), e a necessidade de luz para o desenvolvimento (FERREIRA et al., 1978; SOUZA e VÁLIO, 2001), fazem com que após a queda de um indivíduo de grande porte, novas plântulas de *S. parahyba* sejam prontamente recrutadas, de forma que a espécie mantenha a sua dominância, especialmente em locais úmidos. Portanto, fica estabelecido um *feedback* positivo, em que é garantida a auto-perpetuação de *S. parahyba*, bem como sua expansão para o interior do fragmento. Os resultados aqui apresentados mostram que há indivíduos ocorrendo no interior dos fragmentos, o que confirma a hipótese de que *S. parahyba* pode se tornar uma espécie invasora em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua.

Além disso, a ocorrência de *S. parahyba* nestes adensamentos aloca a espécie, nas populações estudadas, como estando no estágio VIb de invasão (*sensu* COLAUTTI e MACISAAC, 2004), no qual as populações encontram-se localizadas (nossos resultados) e dominantes (resultados obtidos por Santos e Durigan, 2008). Isto significa dizer que as populações encontram-se distribuídas de forma restrita no ambiente, aparentemente condicionada à existência de corpos d'água e à alta incidência de luminosidade, mas formando grupos com alta densidade de indivíduos.

De fato, grande parte dos adensamentos de *S. parahyba* foram encontrados principalmente nas bordas dos fragmentos, pois trata-se de espécie pioneira. Entretanto, observamos também indivíduos fora dos adensamentos e no interior dos fragmentos, o que demonstra que a espécie é capaz de se dispersar para além destes adensamentos. Além de ser pioneira, suas sementes se dispersam por gravidade e pelo vento, o que possibilita a ocupação de clareiras recentemente abertas, promovendo seu estabelecimento no interior destas áreas.

## Conclusão

Os resultados obtidos indicam que *S. parahyba* apresenta plasticidade quanto às respostas que cada população pode ter frente a diferentes condições ambientais, visto que foram encontradas diferentes estruturas para as populações estudadas. Além disso, a existência de indivíduos em diferentes estádios ontogenéticos nas populações de São Carlos, Ribeirão Bonito e Dourado indica que a espécie mantém populações estáveis nos fragmentos de Floresta Estacional estudados, o que evidencia sua tolerância a diferentes tipos de ambiente, sendo esta uma característica importante quando se trata de espécie considerada invasora.

É importante também ressaltar o alto risco de queda de indivíduos da espécie, o que altera a estrutura da comunidade diretamente, pela destruição de plantas próximas, e indiretamente, pela alta probabilidade de sucesso no seu estabelecimento, visto que é uma espécie pioneira e forma banco de sementes persistente. Isto possibilita a manutenção da espécie quando há oportunidade de germinação e estabelecimento, gerada pelo distúrbio causado por ela própria, ou por outros eventos. Deste modo, ocupa facilmente clareiras recém-formadas, se expandindo naturalmente pelo fragmento, podendo chegar ao interior deste. O fato de as populações distribuírem-se de forma agregada reforça esta hipótese.

Associando-se os resultados encontrados em nosso estudo com aqueles encontrados por Santos e Durigan (2008), que informaram a existência de indivíduos estabelecidos no interior de um fragmento de Floresta Estacional Semidecídua no oeste paulista, *S. parahyba* deve ser considerado como sendo uma espécie potencialmente invasora nos fragmentos de Floresta Estacional do estado de São Paulo.

## Referências Bibliográficas

- BAKER, H.G. The evolution of weeds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 5: 1-24, 1974.
- BARNEBY, R.C. Neotropical fabales at NY: asides and oversights. **Brittonia**, 48: 174-187, 1996.
- CARVALHO, C.J.R. Respostas de plantas de *Schizolobium amazonicum* e *Schizolobium parahyba* à deficiência hídrica. **Revista Árvore**, 29: 907-914, 2005.
- CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras – volume 1**. Brasília: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2003, 1038 p.
- COLAUTTI, R.I.; MAC-ISAAC, H.J. A neutral terminology to define “invasive” species. **Diversity and Distributions**, 10: 135-141, 2004.
- CRONK, Q.C.B.; FULLER, J.L. **Plant invaders**, Chapman & Hall, U.K., 1995.
- ECKERT, C.G.; MANIACCI, D.; BARRETT, S.C. Genetic drift and founder effect in native versus introduced populations of an invading plant, *Lithrum alicaria* (Lithraceae). **Evolution**, 50: 1512- 1519, 1996.
- FERREIRA, M.G.M.; CÂNDIDO, J.F.; CONDÉ, A.R.; BRANDI, R.M. Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Árvore**, 2: 61-67, 1978.
- GATSUK, L.E., SMIRNOVA, O.V., VORONTZOVA, I., ZAUGOLNOVA, L.B.; ZHUKOVA, L.A. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology**, 68: 675-696, 1980.
- HIERRO, J.L.; MARON, J.L.; CALLAWAY, R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. **Journal of Ecology**, 93: 5-15, 2005.
- HUCHINGS, M.J. The structure of plant populations. In: **Plant Ecology**, M.J. Crawley e M.J. Huchings (Eds). Oxford: Blackwell Publishing, 325-358p, 1993.
- HULME, P.E. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? **Functional Ecology**, 22: 3-7, 2008.
- LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.; RIBEIRO, J.E.L.S.; GIRALDO, J.P.; LOVEJOY, T.E.; CONDIT, R.; CHAVE, J.; HARMS, K.E.; D’ANGELO, S. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian Forest fragments. **Proceedings of National Academy of Sciences**, 103: 19010- 19014, 2006.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras – Manual de identificação e cultivo de plantas**. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2008, 384p.

MIRANDA, T.M.; HANAZAKI, N. Conhecimento e uso de recursos vegetais de restinga por comunidades das ilhas do Cardoso (SP) e de Santa Catarina (SC). **Acta Botanica Brasilica**, 22: 203-215, 2008.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; VILELA, E.A.; GAVILANES, M.L.; CARVALHO, D.A. Comparison of the woody flora and soils of six areas in of montane semideciduous forest in Southern Minas Gerais, Brazil. **Edimburg Journal of Botany**, 51: 355-389, 1994.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; MELLO, J.M.; SCOLFORO, J.R.S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil, over a five-year period (1987-1992). **Plant Ecology**, 131: 45-66, 1997.

PERRY, G.L.W.; MILLER, B.P.; ENRIGHT, N.J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. **Plant Ecology**, 187: 59- 82, 2006.

PRIMACK, R.B. **Essentials of Conservation Biology**. Sunderland: Sinauer Associates, 2006, 585p.

PYSEK, P.; RICHARDSON, D.M. The biogeography of naturalization in alien plants. **Journal of Biogeography**, 33: 2040- 2050, 2006.

SAKAI, A.K.; ALLENDORF, F.W.; HOLT, J.S.; LODGE, D.M.; MOLOFSKY, J.; WITH, K.A.; BAUGHMANN, S.; CABIN, R.J.; COHEN, J.E.; ELLSTRAND, N.C.; MCCAULEY, D.E.; O'NEIL, P.; PARKER, I.M.; THOMPSON, J.N.; WELLER, S.G. The population biology of invasive species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 32: 305-332, 2001.

SOUZA, R.P.; VÁLIO, I.F.M. Seed size, seed germination, and seed survival of Brazilian tropical trees species differing in successional status. **Biotropica**, 33: 447-457, 2001.

TANENTZAP, A.J.; BASELY, D.R.; LAFORTEZZA, R. Diversity – invisibility relationships across multiple scales in disturbed forest understoreys. **Biological Invasions**, 12: 2105- 2126, 2010.

WEBER, B.L.; NORTON, B.A.; WOODROW, I.E. Disturbance affects spatial pattern and stand structure of a tropical rainforest tree. **Austral Ecology**, 35: 423-434, 2010.

WESTPHAL, C.; TREMER, N.; OHEIMB, G.V.; HANSEN, J.; GADOW, K.V.; HARDTLE, W. Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in European virgin birch forests? **Forest Ecology and Management**, 223: 75-83, 2006.

HOBBS, R.J. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing and biotic invasions in Southern Australia. **Conservation Biology**, 15: 1522-1528, 2001.

## Considerações Finais

O estudo de populações de espécies exóticas em seus sítios de origem e introdução merece ser utilizado como ferramenta de investigação, quando se tratam de casos em que não há consenso sobre a espécie ser invasora ou não, como é o caso de *S. parahyba*. Isto é possível porque este tipo de comparação pode ser entendido como um experimento em ambiente natural, visto que os sítios em que a espécie é nativa servem de parâmetro para a comparação.

A hipótese de que *S. parahyba* apresentaria populações representadas por indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos e estrutura espacial semelhantes em seu ambiente original e no de introdução foi confirmada, e com isso, esta espécie poderia ser considerada invasora em potencial. Neste sentido, os resultados apresentados nesta dissertação mostraram que o guapuruvu é uma espécie que merece atenção especial quando o foco é o seu plantio fora de sua área de ocorrência natural, uma vez que se mostrou capaz de se desenvolver e formar populações estáveis em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua. Além disso, foi capaz de apresentar respostas que podem ser interpretadas como sendo tanto de plasticidade como de tolerância a diferentes tipos de ambientes, características estas importantes quando se trata de espécie invasora.

A partir dos resultados apresentados, pode-se considerar que *S. parahyba* é uma espécie que apresenta risco de se tornar invasora em fragmentos de Floresta Estacional. Assim, seu plantio em locais onde sua ocorrência não é natural deve ser desaconselhado. Além disso, esta espécie deve ser retirada da lista de espécies recomendadas para uso em plantios de restauração e recomposição florestal no estado de São Paulo, visto que pode se tornar um problema em áreas naturais da Floresta Estacional, especialmente em fragmentos que ofereçam condições – umidade e

luminosidade altas - para seu estabelecimento. Finalmente, baseado nestes resultados e considerando os impactos que *S. parahyba* pode causar na Floresta Estacional, recomendamos também que a espécie seja incluída na categoria “invasora” neste domínio fitogeográfico, na legislação paulista sobre espécies invasoras, ainda em preparação.