



DEMOGRAFIA DE DUAS ESPÉCIES DE *COUSSAREA* SIMPÁTRICAS NA MATA ATLÂNTICA DO LITORAL DE SÃO PAULO: HÁ PADRÕES CONSISTENTES COM A HIPÓTESE DE COEXISTÊNCIA POR DIFERENÇA DE NICHOS ECOLÓGICO?

Rafael Carvalho da Costa

Flavio Antonio Maës dos Santos

Programa de pós - graduação em Biologia Vegetal, UNICAMP. carvalhorafael@yahoo.com
Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, UNICAMP. fsantos@unicamp.br

INTRODUÇÃO

A questão de coexistência entre espécies é um dos tópicos mais importantes e discutidos em ecologia e torna-se especialmente importante quando se busca entender os níveis de diversidade vegetal em florestas tropicais. Muitos estudos indicam que a diferenciação de nicho é um mecanismo importante para a coexistência entre espécies de plantas em florestas tropicais. Grande parte dessa evidência vem de estudos mostrando divergências na associação espacial de espécies a diferentes habitats, condições e níveis de recursos (Yamada *et al.*, 000, Debski *et al.*, 002, Hall *et al.*, 004, Schulman *et al.*, 004, Tuomisto 2006). Apesar de importante, esse tipo de dado fornece apenas evidência inicial para diferenciação de nicho, pois não tem controle sobre efeitos filogenéticos e não testa diferenças de performance entre espécies.

OBJETIVOS

Considerando as questões levantadas acima, o objetivo deste estudo foi testar diferenças de performance entre espécies congêneras em uma floresta tropical úmida no sudeste brasileiro. Especificamente, buscamos responder às seguintes questões: 1) Os locais de mortalidade, ingresso e crescimento diferem entre espécies em escala local? 2) Há diferenças de performance entre espécies em diferentes locais da floresta? 3) Essas variações são consistentes com variações de abundância?

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido em três parcelas permanentes de 0,5 ha (B - 23°20'14"S, 44°50'06"W; D - 23°20'08"S, 44°50'00"W e E - 23°20'04"S, 44°49'57"W) instaladas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e localizadas no sertão da Casa da Farinha, Ubatuba, SP. Foram

estudadas duas espécies da família Rubiaceae: *Coussarea accedens* Müll.Arg. e *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll.Arg. As espécies foram escolhidas por serem congêneras, simpátricas, ocorrerem em abundância alta e por ser possível o seu reconhecimento e distinção mesmo em estado vegetativo e tamanhos pequenos.

Foram realizadas duas amostragens das populações, a primeira foi de novembro de 2007 a fevereiro de 2008 e a segunda de outubro de 2008 a janeiro de 2009, correspondendo a um intervalo de 11 meses entre amostragens. Nestas amostragens foram incluídas, mapeadas e marcadas todas as plantas que não apresentavam cotilédones. Para plantas com comprimento do caule menor ou igual a 1,5 m foram medidos o diâmetro na altura do solo (DAS) e o comprimento do caule. Nas demais, foram medidos o perímetro na altura do solo (PAS) e do peito (PAP) (1,3m do solo). Na segunda amostragem foram registrados também o ingresso e mortalidade de indivíduos. Foram considerados mortos tanto indivíduos cuja etiqueta foi encontrada quanto os desaparecidos.

Para testar a segregação espacial de mortalidade, ingresso e crescimento entre as espécies de *Coussarea* no interior de cada parcela, utilizamos a função L bivariada, uma modificação da função K bivariada, que permite confrontar o número de plantas de uma espécie observadas a uma determinada distância (d) de um indivíduo qualquer da outra espécie com a expectativa aleatória da função, que é zero. Os valores de L(d) foram calculados para várias distâncias permitindo uma análise gráfica dos padrões espaciais em várias escalas (d). Desvios significativos da aleatoriedade foram detectados através da construção de envelopes de 95% confiança através de aleatorizações. Para as análises deste estudo utilizamos 500 repetições. Desvios superiores, além do envelope de aleatoriedade, indicam segregação num determinada escala, desvios inferiores indicam agregação. Utilizamos o programa PASSAGE (Rosenberg 2001) para análise de padrões espaciais. Nas análises que envolveram crescimento, separamos duas classes: crescimento negativo

e positivo.

Com os dados obtidos nas duas amostragens calculamos as taxas de incremento (r), ingresso (i) e mortalidade (m) para cada espécie em cada parcela utilizando as equações:

$$r = \ln (N2 / N1) / t, i = \ln ((N1+I) / N1) / t, m = - \ln ((N1 - M) / N1) / t,$$

onde N1 e N2 são os tamanhos populacionais na primeira e segunda amostragens, M o números de mortos e I o número de ingressantes no período. Essas taxas foram calculadas inicialmente para um período de 11 meses e depois convertidas para valores anuais. As taxas calculadas foram tabeladas e confrontadas para evidenciar tendências de diferença entre espécies nas parcelas estudadas. O crescimento para cada indivíduo consistiu na diferença entre as medidas de comprimento ou PAP das duas amostragens. Foram calculados os percentuais de crescimento negativo, nulo e positivo para cada espécie por parcela. Dada a quebra de normalidade observada no conjunto de dados de crescimento, testamos diferenças entre as medianas das espécies em cada parcela através do teste U de Mann - Whitney.

RESULTADOS

1. Padrão espacial de ingresso, mortalidade e crescimento.

O padrão espacial de ingresso das duas espécies de *Coussarea* variou de segregado a aleatório dependendo da escala. Em geral houve segregação em escalas maiores que sete metros em todas parcelas e, em escalas por volta de quatro metros, ocorreu segregação nas parcelas D e E.

A segregação entre espécies nos locais de ingresso pode ter relação com dois tipos de fatores, (1) relativos à dispersão de sementes e (2) relativos aos locais seguros para germinação e estabelecimento de plântulas (Hutchings 1997). Em ambos os casos, esses fatores deveriam ser espacialmente estruturados e espécie - específicos para serem responsáveis pelos padrões de ingresso aqui encontrados. Não temos informações até o momento sobre características ambientais dos locais de ingresso, o que torna difíceis considerações a esse respeito. No entanto, se considerarmos a distribuição dos indivíduos maiores como uma aproximação para os locais de dispersão e o fato deles terem sido segregados ou aleatórios entre espécies (dados não publicados), podemos sugerir que a segregação dos locais de ingresso é causada, pelo menos em parte, pela distribuição das plantas dispersoras.

A mortalidade foi totalmente aleatória no espaço nas parcelas B e E, mas houve coincidência nos locais de morte das espécies de *Coussarea* na parcela D desde a menor escala considerada.

Os padrões agregados de indivíduos mortos em uma das parcelas indica que os fatores de mortalidade são semelhantes entre espécies. Aparentemente, as quebras relacionadas à queda de detritos do dossel são um fator de mortalidade importante para as espécies estudadas (observação pessoal), assim como em outras florestas tropicais (Clark & Clark 1989). A mortalidade por queda de detritos pode ter um padrão espacial agregado (Mack 1998), porém a aleatoriedade da mortalidade das duas espécies de *Coussarea* em duas parcelas pode ter relação com uma possível falta de estruturação espacial desse fator.

Em todas as parcelas, os indivíduos das duas espécies, tanto com crescimento negativo quanto positivo, em comprimento ou PAP, agregaram - se no espaço. Em geral, a agregação ocorreu numa grande amplitude de escalas, mas houve casos de escalas de aleatoriedade e, mais raramente, de segregação entre espécies (parcela E).

O padrão geral de agregação do crescimento positivo e negativo indica que as espécies parecem não divergir nos locais favoráveis ou desfavoráveis para crescimento. Assim, fatores como a disponibilidade de luz e variações nos teores de nutrientes do solo parecem afetar igualmente o crescimento das espécies em escala local (interior de parcelas de 0,5 ha). 2. Diferenças de performance e abundância entre espécies em locais diferentes da floresta.

Foram amostradas 2249 plantas, sendo *C. meridionalis* mais abundante em duas parcelas (B: 586 x 228, D: 621 x 270), e mais rara na terceira (E: 175 x 369). As populações de *Coussarea* estudadas apresentaram tendência de aumento numérico em todos os casos, com taxas de incremento variando de quatro a 18%, dependendo da parcela. *C. meridionalis* nas parcelas B e D teve crescimentos no mínimo três vezes maior ($r = 0,13$ e $0,2$) do que *C. accedens* ($r = 0,04$ e $0,05$), enquanto na E os crescimentos das duas espécies foram semelhantes ($r = 0,17$ x $0,18$). O ingresso de indivíduos teve tendência semelhante, *C. meridionalis* teve taxas anuais maiores nas três parcelas, mas na B ($i = 0,21$ x $0,11$) e D ($i = 0,26$ x $0,18$) a diferença foi maior do que na E ($i = 0,21$ x $0,18$). O padrão de mortalidade entre as parcelas seguiu tendências diferentes, e apenas na D, *C. meridionalis* teve menor taxa de mortalidade ($m = 0,07$ x $0,16$). Do total de plantas cujo crescimento foi registrado (1871), 5% não cresceram, 24% tiveram crescimento negativo e 71% positivo. Tanto para crescimento em comprimento (B-U = 29701,0 p = 0,946; D-U = 32375,0 p = 0,502; E - U = 12226,0 p = 0,114) quanto em PAP (B-U = 2088,0 p = 0,192; D-U = 2614,5 p = 0,292; E - U = 1575,0 p = 0,214) não houve diferenças significativas entre as medianas do crescimento entre espécies por parcela.

Comparando as taxas de crescimento, ingresso e mortalidade às variações de abundância das espécies de *Coussarea* entre parcelas, parece haver uma relação entre o aumento numérico, o ingresso de novos indivíduos e as abundâncias locais de cada espécie. Assim, a maior abundância de *C. meridionalis* nas parcelas B e D poderia ser decorrência do maior ingresso de indivíduos e, conseqüentemente, maior incremento populacional. Se esse maior ingresso está relacionado simplesmente à maior disponibilidade de plantas produtoras de sementes ou a diferenças ecológicas entre parcelas, é um ponto a ser explorado posteriormente.

CONCLUSÃO

As espécies de *Coussarea* não apresentaram diferenças de performance em escala local consistentes com a idéia de coexistência por diferenciação de nicho. Apenas o padrão espacial de ingresso de indivíduos divergiu entre espécies, mas é possível que a distribuição de plantas dispersoras tenha tanta ou mais relevância do que diferenças nos locais seguros para germinação e crescimento inicial para determinação dessa divergência. Numa escala mais ampla,

no entanto, as diferenças nos locais da floresta onde cada espécie alcança maior abundância e maiores taxas de ingresso e crescimento populacional sugerem uma divergência ecológica entre espécies. A partir desses resultados especulamos que a coexistência entre as duas espécies em escala fina possa estar relacionada a uma estruturação espacial dos locais adequados à cada espécie numa escala ampla. Existiriam locais da floresta favoráveis a cada espécie individualmente e a ocorrência de cada uma em locais menos favoráveis seria consequência da dispersão.

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo apoio recebido através do projeto temático Biota Gradiente Funcional (03/12595 - 7) e ao CNPq pelas bolsas concedidas a RCC (140965/2007 - 6) e a FAMS (304937/2007 - 0).

REFERÊNCIAS

- Clark, D.A., Clark, D.B. The Role of Physical Damage in the Seedling Mortality Regime of a Neotropical Rain Forest. *Oikos* 55(2): 225 - 230, 1989.
- Clark, D.A., Clark, D.B. Life - history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain - forest. *Ecological Monographs* 62 (3): 315 - 344, 1992.
- Dale, M.R.T. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 1999, 324 p.
- Debski, I., Burslem, D., Palmiotto, P.A., Lafrankie, J. V., Lee, H.S., Manokaran, N. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: Implications for abundance and coexistence. *Ecology* 83: 2005 - 2018, 2002.
- Hall, J. S., McKenna, J. J., Ashton, P. M. S., Gregoire, T. G. Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology* 85: 2171 - 2183, 2004.
- Hutchings, M.J. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (ed.). *Plant Ecology*. 2nd. Blackwell Science, Oxford, 1997, p. 325 - 358.
- Mack, A.L. The potential impact of small - scale physical disturbance on seedlings in a papuan rainforest. *Biotropica* 30(4): 547 - 552, 1998.
- Rosenberg, M.S. *PASSAGE - Pattern analysis, spatial statistics, and geographic exegesis*. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, 2001.
- Schulman, L., Koivunen, H., Ruokolainen, K. Spatio - ecological niche segregation of two sympatric species of *Clidemia* (Melastomataceae) in western Amazonian non - flooded rainforests. *Folia Geobotanica* 39: 143 - 160, 2004.
- Svenning, J. C. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain - forest palms (Arecaceae). *Botanical Review* 67: 1 - 53, 2001.
- Tuomisto, H. Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation. *Ecography* 29: 273 - 284, 2006.
- Yamada, T., Itoh, A., Kanzaki, M., Yamakura, T., Suzuki, E., Ashton, P. S. Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology* 148: 23 - 30, 2000.