



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

MARIANA FERNANDES HERTEL

**ARQUITETURA DE ESPÉCIES DE SUBOSQUE DE
MELIACEAE EM FLORESTA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL SUBMONTANA DO SUL DO BRASIL**

Londrina
2014

MARIANA FERNANDES HERTEL

**ARQUITETURA DE ESPÉCIES DE SUBOSQUE DE
MELIACEAE EM FLORESTA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL SUBMONTANA DO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Biodiversidade e Conservação de Habitats Fragmentados, da Universidade Estadual de Londrina (UEL) para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. José Antonio Pimenta

Londrina
2014

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da
Universidade Estadual de Londrina.**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

H573a Hertel, Mariana Fernandes.
Arquitetura de espécies de subosque de Meliaceae em Floresta Estacional Semidecidual Submontana do Sul do Brasil / Mariana Fernandes Hertel. – Londrina, 2014.
63 f. : il.

Orientador: José Antonio Pimenta.
Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2014.
Inclui bibliografia.

1. Plantas – Alometria – Teses. 2. Plantas – Efeito da luz – Teses. 3. Habitat (Ecologia) – Teses. 4. Biodiversidade – Teses. 5. Ecologia florestal – Teses.
I. Pimenta, José Antonio. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 581.5

MARIANA FERNANDES HERTEL

**ARQUITETURA DE ESPÉCIES DE SUBOSQUE DE MELIACEAE EM
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL SUBMONTANA DO SUL
DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Biodiversidade e Conservação de Habitats Fragmentados, da Universidade Estadual de Londrina (UEL) para obtenção do título de Mestre.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. José Antonio Pimenta
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Profa. Dra. Luciana Ferreira Alves.
Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP

Prof. Dr. Edmilson Bianchini.
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Londrina, 24 de julho de 2014.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. José Antonio Pimenta pela excelente orientação e por sua amizade.

Ao Prof. Dr. Edmilson Bianchini, por sua orientação e pelas sugestões feitas na qualificação.

Ao Prof. Dr. José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro pelas sugestões feitas na qualificação.

À Prof. Dra. Luciana Ferreira Alves por suas sugestões como membro da banca de defesa.

À Thaís Mazzafera Haddad por sua ajuda em campo, pelas discussões acerca dos resultados, pelos artigos compartilhados e pela amizade.

Ao Edson Mendes Francisco pela indispensável ajuda em campo.

À equipe do Parque Estadual Mata dos Godoy, pela receptividade e auxílio.

Aos motoristas da Universidade Estadual de Londrina, pela garantia de chegada e volta da Mata e pelo atendimento especial nos dias em que a chuva atrapalhou o trabalho.

Ao Instituto Ambiental do Paraná por permitir a realização do estudo no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Aos amigos que ajudaram em campo, Maria Cecília Fiordoliva Ferronato, Bruna Lunardelli, Yves Rafael Bovolenta, Diego Resende Rodrigues e Laura Lui de Andrade.

Aos amigos que compartilharam artigos, Lucas Milanez Benício, Lucas Eduardo Costa Canesin, Diego Resende Rodrigues, Lara Martinelli Zapata e Thiago Vidotto.

À minha família, pelo apoio e compreensão.

Ao Fábio Alcover Hastenreiter pela ajuda no desenvolvimento da parte escrita da dissertação, pelo apoio e compreensão.

À CAPES pela concessão da bolsa.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigada

HERTEL, Mariana Fernandes. **Arquitetura de espécies de subosque de Meliaceae em Floresta Estacional Semidecidual Submontana do Sul do Brasil**. 2014. 63f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2014.

RESUMO

O microambiente e o grau de restrição ecológica em que uma árvore cresce alteram sua morfologia. Devido a alterações mecânicas das árvores e no microambiente em que se encontram, as relações alométricas podem variar entre diferentes etapas do desenvolvimento de uma planta. Um dos fatores ambientais que mais se altera nos gradientes vertical e horizontal da floresta e que influencia a forma das plantas é a luz. Espécies de um mesmo estrato competem por luz e espécies filogeneticamente próximas podem competir devido a características semelhantes. Portanto, o estudo com espécies que compartilham o mesmo microambiente no perfil vertical da floresta, e são relacionadas filogeneticamente, auxilia na compreensão dos fatores que levam à coexistência. Com o objetivo de comparar a arquitetura, a interceptação de luz e as condições de luminosidade em que se encontram os indivíduos de seis espécies de subosque de uma mesma família, foi realizado um estudo no Parque Estadual Mata dos Godoy, um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual (FES) Submontana, localizado no município de Londrina, Paraná, Brasil. Foi levantada a seguinte hipótese: espécies da família Meliaceae que pertencem ao subosque de uma Floresta Estacional Semidecidual podem ocupar diferentes nichos devido a variações de arquitetura que redundam em diferenças na captação de luz. Foram estudados indivíduos de 3 a 6 m de altura de espécies pertencentes à família Meliaceae: *Guarea kunthiana* A.Juss., *Trichilia casaretti* C.DC., *Trichilia catigua* A.Juss., *Trichilia claussenii* C.DC., *Trichilia elegans* A.Juss. e *Trichilia pallida* Sw. Para comparar a arquitetura foram realizadas relações alométricas envolvendo parâmetros do caule (diâmetros a altura do solo e do peito e esbeltez do caule) e da copa (profundidade, áreas horizontal e vertical da copa) relacionados com a altura e com o diâmetro. A interceptação da luz e as condições de luminosidade em que se encontravam os indivíduos das diferentes espécies foram comparadas. As condições de luminosidade em que os indivíduos das espécies de subosque de Meliaceae se encontram e a luz interceptada por eles diferiram. Também foram encontradas diferenças em sua arquitetura, tanto em relação à estrutura de sustentação (caule) como em relação à forma da copa. A relação entre a interceptação de luz e a forma variou entre as espécies. Estes resultados demonstram que estas espécies possuem diferentes estratégias de ocupação de nichos através de arquiteturas distintas e da distribuição ao longo do gradiente de luminosidade desta FES.

Palavras-chave: Alometria. *Guarea*. Índice de iluminação da copa. Interceptação luminosa. Nicho. *Trichilia*.

HERTEL, Mariana Fernandes. **Arquitetura de espécies de subosque de Meliaceae em Floresta Estacional Semidecidual Submontana do Sul do Brasil**. 2014. 63p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2014.

ABSTRACT

The microenvironment and the degree of ecological restriction in which a tree grows alters its morphology. Due to mechanical modifications of trees and in the microenvironment in which they are, allometric relations may vary among different development stages of a plant. One of the environmental factors that most alters in the vertical and horizontal gradient of the forest, and that influences shape is light. Species of the same stratum compete for light and phylogenetically close species may compete due to similar characteristics, therefore, the study with species that share the same microenvironment in the vertical profile of the forest and are phylogenetically related support the comprehension of the factors that leads to coexistence. With the aim to compare the architecture, light interception and the light conditions in which the individuals of six understory species from the same family are, a study was realized at Mata dos Godoy state park, a lowland seasonal semideciduous forest fragment located in Londrina, Parana, Brazil. The following hypothesis was raised: species from Meliaceae Family belonging to the understorey of a seasonal semideciduous forest may occupy different niches because of architectural variation that generates differences in light interception. Individuals from 3 to 6 m height of species belonging to Meliaceae were studied, *Guarea kunthiana* A.Juss., *Trichilia casaretti* C.DC., *Trichilia catigua* A.Juss., *Trichilia clausenii* C.DC., *Trichilia elegans* A.Juss. and *Trichilia pallida* Sw. To compare the architecture, allometric relationships involving stem parameters (diameters at ground and breast height and slenderness of stem) and crown (crown depth, horizontal and vertical areas) were realized against height and diameter. Light interception and light conditions in which the individuals of the different species were found were compared. The light conditions in which the individuals of understory species from Meliaceae family are found and light intercepted by them differed. Differences were also found in its architecture, both with respect to support structure (stem) and crown shape. The relation between light interception and shape varied among species. These results evidence that these species have different strategies of niche occupation through distinct architectures and distribution along the light gradient of this seasonal semideciduous forest.

Keywords: Allometry. Crown illumination index. *Guarea*. Light interception. Niche. *Trichilia*.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Área coberta por floresta madura destacada em amarelo). Fonte: Google Maps, 2012 17
- Figura 2 – Folha de *Guarea kunthiana*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total 19
- Figura 3 – Folha de *Trichilia casaretti*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total 20
- Figura 4 – Folha de *Trichilia catigua*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total 21
- Figura 5 – Folha de *Trichilia claussenii*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total 22
- Figura 6 – Folha de *Trichilia elegans*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total 23
- Figura 7 – Folha de *Trichilia pallida*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total 24

CAPÍTULO 1

- Figura 1 – Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil. Fonte: Adaptado de Sofia *et al.* (2004)..... 38
- Figura 2 – Descritores arquiteturais das seis espécies de subosque de Meliaceae, *Guarea kunthiana* (Gk; n = 51), *Trichilia casaretti* (Tc; n = 56), *Trichilia catigua* (Tca; n = 45), *Trichilia claussenii* (Tcl; n = 51), *Trichilia elegans* (Te; n = 52) e *Trichilia pallida* (Tp; n = 45). DAS = diâmetro à altura do solo; DAP = diâmetro à altura do peito; PC = profundidade da copa; AHC = área horizontal da copa; AVC = área vertical da copa; ECI = esbeltez do caule (H/DAS); ECII = esbeltez do caule (H/DAP). Letras diferentes acima das barras indicam diferença estatística (ANOVA e Tukey HSD; $p < 0,05$). Os traços na parte superior das barras indicam o erro-padrão 49

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1 – Índice de iluminação da copa adaptado de Clark e Clark (1992)..... 41
- Tabela 2 – Comparação interespecífica dos valores de Índice de interceptação de luz (I_i ; $I_i = AHC \cdot IC^2$, King *et al.* 2005) da estação úmida (I_{iu}), da estação seca (I_{is}) e do I_i anual (I_{ia}). Os valores correspondentes ao I_{is} e I_{ia} de *Trichilia pallida* não são apresentados por esta espécie ser semidecídua. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística (ANOVA e Tukey HSD; $p < 0,05$)..... 45
- Tabela 3 – Comparação interespecífica dos valores de Índice de Iluminação da Copa (IC; Clark & Clark 1992) da estação úmida (ICU), da estação seca (ICS) e do IC anual (ICA). Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$)..... 47
- Tabela 4 – Estimativa de parâmetros das regressões de SMA das variáveis de tamanho de indivíduos de 3 a 6m de altura de espécies de subosque de Meliaceae que ocorrem na Floresta Estacional Semidecidual Submontana do Parque Estadual Mata dos Godoy. *Guarea kunthiana* (Gk; $n = 51$), *Trichilia casaretti* (Tc; $n = 56$), *Trichilia catigua* (Tca; $n = 45$), *Trichilia clausenii* (Tcl; $n = 51$), *Trichilia elegans* (Te; $n = 52$), e *Trichilia pallida* (Tp; $n = 45$). H = altura; DAP = diâmetro à altura do peito; DAS = diâmetro à altura do solo; PC = profundidade da copa; AHC = área horizontal da copa; AVC = área vertical da copa; ECII = esbeltez do caule (H/DAP). Letras diferentes na mesma coluna indicam valores diferentes entre si (Teste de razão de probabilidade e teste de comparação múltipla com correção de Šidák, $p < 0,05$). a = intercepto no eixo y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; $ns = r^2$ não significativo..... 50
- Tabela 5 – Regressões lineares (SMA) entre o índice de interceptação de luz anual (I_{ia}) e as variáveis arquiteturais de seis espécies de subosque de Meliaceae. *Guarea kunthiana* (Gk; $n = 51$), *Trichilia casaretti* (Tc; $n = 56$), *Trichilia catigua* (Tca; $n = 45$), *Trichilia clausenii* (Tcl; $n = 51$) e *Trichilia elegans* (Te; $n = 52$). H = altura; DAS = diâmetro à altura do solo; DAP = diâmetro à altura do peito; PC = profundidade da copa; ECI = esbeltez do caule (H/DAS);

ECII (esbeltez do caule (H/DAP). Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística (Teste de razão de probabilidade e teste de comparação múltipla com correção de Šidák; $p < 0,05$). Valores do coeficiente de determinação (r^2) não significativos são identificados pelas iniciais *ns*. a = intercepto no eixo y, b = inclinação da reta. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$ 55

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
METODOLOGIA GERAL	16
Área de estudo	16
Caracterização das espécies.....	18
REFERÊNCIAS	24
CAPÍTULO 1 – Arquitetura de espécies de subosque de Meliaceae em Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil	33
Resumo	34
INTRODUÇÃO.....	35
METODOLOGIA.....	37
RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
REFERÊNCIAS	57

INTRODUÇÃO GERAL

O Bioma Mata Atlântica abrange 17 estados brasileiros e é um complexo e exuberante conjunto de ecossistemas muito importante, pois abriga grande parte da diversidade biológica do Brasil. Entretanto, devido a constante diminuição das áreas de suas várias fitofisionomias, é um dos biomas mais ameaçados do mundo (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 2009). Esta destruição de ambientes florestais resulta em alterações severas para os ecossistemas, devido a processos como a fragmentação dos habitats e perda da biodiversidade (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 2008, Metzger 2009). Segundo dados da Fundação SOS Mata Atlântica e INPE (2011), estima-se que a área atual deste bioma esteja reduzida a 6,98% de sua cobertura original, com a maior parte desta reduzida a fragmentos com menos de 50 ha (Ribeiro *et al.* 2009).

No Paraná, a Mata Atlântica apresenta três grandes fitofisionomias florestais: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1992). A Floresta Estacional Semidecidual é caracterizada por uma sazonalidade úmido-seca (Veloso *et al.* 1991) e a estação seca geralmente ocorre de abril a setembro, período que inclui o inverno, e no qual cerca de 20% a 50% das árvores perdem suas folhas (Veloso *et al.* 1991). A estação úmida vai de outubro a março, incluindo o verão, e é marcada por precipitação intensa e árvores repletas de folhas (Hernandes *et al.* 2004).

A cobertura vegetal do Paraná também sofreu redução de sua área, sendo que no final do século XIX esta foi reduzida a 83,5% da área original, como consequência da ocupação por imigrantes retirada (Soares & Medri 2002). No norte do estado, a partir de 1920, em função da fértil terra roxa, iniciou-se atividade agrícola, o que reduziu a antes

contínua floresta estacional semidecidual a pequenos e distantes fragmentos florestais (Anjos 1998). Em meados da década de 1960, cerca de 76% da floresta nativa do Paraná havia sido retirada (Soares & Medri 2002). Atualmente, estima-se que haja apenas cerca de 2% do total de florestas que havia no Paraná (Soares & Medri 2002).

O processo de substituição de grandes áreas de floresta nativa por outros ecossistemas, resultando em áreas isoladas e menores de floresta é denominado fragmentação florestal (Murcia 1995). Este processo é uma das principais ameaças à biodiversidade (Primack & Rodrigues 2001), e pode resultar na extinção de espécies, já que a área total de cobertura florestal é reduzida (Murcia 1995).

Estudos ecológicos em fragmentos florestais são importantes para subsidiar estratégias de manejo e recuperação de áreas fragmentadas, já que os fatores gerados pela fragmentação podem causar efeitos ecológicos e genéticos nas plantas (Aizer & Feinsinger 1994). As abordagens destes estudos podem ser em diferentes níveis, como o de comunidade (e.g. estudos florísticos, fitossociológicos) (e.g. Bianchini *et al.* 2003, Fonseca & Carvalho 2012, Leite & Rodrigues 2008, Urbanetz *et al.* 2010), o populacional (e.g. estudos sobre a estrutura e dinâmica das populações) (e.g. Bianchini *et al.* 2010, 2013, Jules 1998, Masaki 2004, Moreira *et al.* 2009) e o individual (e.g. arquitetura) (e.g. Aiba & Kohyama 1997, Batista *et al.* 2014, Nishimura & Suzuki 2001, Sposito & Santos 2001).

A arquitetura das plantas pode ser expressa quantitativamente através das relações alométricas entre diferentes variáveis de tamanho (Kohyama 1987), desse modo, a alometria pode ser definida como o estudo das relações entre o tamanho e a forma em plantas (Niklas 1994). A alometria das árvores influencia a estrutura e a função da floresta (King 1996) e, portanto, o estudo da alometria é importante no

entendimento da estrutura e da dinâmica das florestas (King 1996, Sposito & Santos 2001).

Modelos gerados a partir de estudos alométricos podem ser utilizados como ferramentas de previsão em ecologia (Bond *et al.* 1999), desse modo, tornando possível supor características das plantas em determinados ambientes (Bond *et al.* 1999). Bond *et al.* (1999) sugerem que, quando se identificam padrões gerais através de estudos de alometria, é possível, inclusive, indicar exceções que necessitam de uma análise mais detalhada (Bond *et al.* 1999).

A arquitetura de uma espécie arbórea é determinada por sua forma geral e pela posição espacial de seus componentes (Poorter *et al.* 2003) e é influenciada pelo microambiente e pelo grau de restrição ecológica em que se iniciou o crescimento de uma árvore, pois estes afetam caracteres morfológicos das plantas (King 1996, Kohyama 1987, Nishimura & Suzuki 2001). Além disso, a alometria tem base filogenética (Begon *et al.* 1996) e, portanto, a forma de uma planta também é definida por sua arquitetura específica (King 1996, Portela & Santos 2003).

À medida que crescem, as plantas devem acumular biomassa para sustentação, pois são submetidas a fatores como a gravidade e o vento (Waller 1986); além disso, devem investir em área fotossintética a fim de manter a assimilação de biomassa (O'Brien *et al.* 1995). Desse modo, os indivíduos passam por transformações mecânicas ao longo de seu crescimento e, portanto, as relações alométricas podem variar entre diferentes etapas do desenvolvimento de uma planta (Alves & Santos 2002, Niklas 1994). Assim, é importante que estudos comparativos da arquitetura das plantas sejam feitos com indivíduos de mesma altura ou pertencentes a uma mesma classe de altura

(Poorter *et al.* 2003), pois o tamanho de uma árvore determina seu padrão de desenvolvimento e os requerimentos biomecânicos para sustentação (Niklas 1995).

Em florestas tropicais, um dos fatores ambientais que mais influenciam a forma das plantas é a luz, pois esta afeta o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência (Poorter 2001). A aclimação de características fisiológicas e morfológicas em relação à luz melhora a performance das plantas (Poorter 2001).

Conforme a radiação incidente nos dosséis de florestas tropicais é progressivamente interceptada por diversas camadas de folhas das copas das árvores, há uma diminuição da luz de até 99% quando esta atinge o solo (Poorter *et al.* 2003, 2006). Portanto, a interceptação luminosa é de extrema importância para as árvores (Poorter *et al.* 2003) e o sucesso de uma planta em relação à interceptação depende de sua arquitetura (Percy & Valladares 1999).

Espécies de subosque geralmente investem em área da copa, a fim de aumentar a interceptação de luz, e no diâmetro do caule, aumentando a resistência de quebra por quedas de ramos e árvores (Aiba & Nakashizuka 2009, King 1990, 1991). Desse modo, a arquitetura destas espécies favorece a sobrevivência e a permanência neste estrato (Aiba & Nakashizuka 2009, King 1990, 1991).

Devido à competição, é provável que a arquitetura das espécies de subosque seja diferente, porém a maioria dos estudos com espécies deste estrato compara sua forma com a de espécies de outros estratos (e.g. King 1990, 1996, Kohyama *et al.* 2003, Osunkoya *et al.* 2007, entre outros). Portanto, estudos comparativos entre espécies de um mesmo estrato e com graus semelhantes de tolerância à sombra podem revelar diferenciados padrões arquiteturais que permitem o sucesso das plantas em determinado

ambiente, já que a variedade de estratégias de crescimento e alocação de recursos encontradas em florestas tropicais demonstram que os padrões arquiteturais não são explicados apenas pelos níveis de tolerância à sombra (Aiba & Kohyama 1997, Kohyama & Hotta 1990) ou pela estatura das árvores (Alves & Santos 2002, Sterck & Bongers 1998, Thomas 1996).

Em ambientes florestais, também há um gradiente horizontal de luz, resultante da presença de clareiras (Poorter *et al.* 2006) e da heterogeneidade do dossel (Lieberman *et al.* 1989, Lieberman *et al.* 1995). Em grandes clareiras, a intensidade de luz no chão da floresta pode chegar a 30% da luminosidade incidente (Poorter *et al.* 2006).

Segundo Poorter *et al.* (2006) a distribuição ao longo deste gradiente horizontal de luz é feita de forma diferenciada por espécies com diferentes graus de tolerância à sombra, sendo as clareiras ocupadas por espécies pioneiras e os ambientes pouco iluminados por espécies tolerantes à sombra (Poorter *et al.* 2006). Entretanto, o único grupo de árvores de florestas tropicais que possui claramente uma história de vida comum é o grupo das pioneiras (Clark & Clark 1992) e, dentre as características comuns destas espécies, há a dependência de grandes clareiras para germinação e estabelecimento (Swaine & Whitmore 1988).

A maioria das espécies de florestas tropicais não é pioneira (Clark & Clark 1992) e é provável que haja uma continuidade de padrões de história de vida entre as espécies arbóreas tropicais (Brokaw 1985, Denslow 1980, 1987). Desse modo, é possível supor que mesmo entre espécies classificadas como tolerantes à sombra talvez haja uma distribuição diferente ao longo do gradiente horizontal de luz.

A maioria dos estudos envolvendo relações alométricas considera espécies de diferentes grupos taxonômicos e as distinções entre estas espécies são feitas principalmente pelo estrato ocupado ou grau de tolerância à sombra (e.g. Alves & Santos 2002, Batista *et al.* 2014, Bohlman & O'Brien 2006, Iida *et al.* 2011, King 1990, 1996, Kohyama *et al.* 2003, Osunkoya *et al.* 2007, Poorter *et al.* 2003, 2006). Poucos estudos que consideram a forma das plantas envolvem espécies filogeneticamente próximas (e.g. Abe & Yamada 2008, Ackerly & Donoghue 1998, Burns *et al.* 2008, Sposito & Santos 2001, Yamada *et al.* 2000).

A realização de estudos com espécies filogeneticamente próximas permite uma maior compreensão das adaptações que levam à coexistência destas espécies, pois estas tendem a compartilhar características fisiológicas e ecológicas devido à ancestralidade comum (Rogstad 1989). Estas características comuns podem resultar na co-ocorrência destas espécies, entretanto, também por causa das semelhanças, a competição tende a diminuir a ocorrência de espécies próximas em um mesmo ambiente (Cavender-Bares *et al.* 2004). Desse modo, é possível supor que a diferenciação de nichos entre espécies relacionadas filogeneticamente promove a coexistência (Cavender-Bares *et al.* 2004). Segundo O'Brien *et al.* (1995), a dimensão das plantas e o padrão de localização de crescimento são importantes eixos de diferenciação de nicho.

A comparação de espécies de grupos proximamente relacionados ou até do mesmo grupo é a maneira mais simples de considerar os componentes filogenéticos que influenciam a arquitetura, permitindo observar de forma mais acurada a influência de fatores ambientais na forma das plantas (Kelly & Purvis 1993, c.f. Clutton-Brock & Harvey 1984, Harvey & Pagel 1991, Pagel & Harvey 1988). Dentro de um grupo taxonômico, é mais provável que as comparações estejam livres de limitações

filogenéticas (Yamada *et al.* 2000), pois ao comparar espécies que compartilham mais características em comum, por serem mais próximas, as diferenças que ocorrerem entre elas terão maior probabilidade de serem devido à influência de outros fatores que não aqueles relacionados a sua ancestralidade.

Diante do exposto, o presente estudo comparou a arquitetura, envolvendo relações da altura, diâmetro do caule e dimensões da copa, entre seis espécies de subosque da família Meliaceae pertencentes a uma mesma classe de altura. Além disso, foram avaliadas características referentes às condições de luminosidade em que se encontravam os indivíduos das diferentes espécies e suas respectivas intercepções de luz no subosque.

METODOLOGIA GERAL

Área de estudo

O Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG) (figura 1), criado pelo Decreto Estadual nº 5150 de 05 de junho de 1989, localiza-se no norte do Paraná, sob o Trópico de Capricórnio no município de Londrina. O centro de visitantes está sob as coordenadas 23° 27' S e 51° 15' W. O PEMG possui uma área de 680 hectares, dos quais cerca de 500 ha são de floresta madura, e sua vegetação é classificada como Floresta Estacional Semidecidual Submontana (Silveira 2006). Atualmente o parque está conectado a outros fragmentos, perfazendo cerca de 2.800 ha (Vicente 2006). Não há histórico de exploração e está cercado por pastagens e culturas anuais, áreas florestadas e reflorestadas (Silveira 1993, Bianchini *et al.* 2003, Silveira 2006, Vicente 2006).

A Floresta Estacional Semidecidual (FES) caracteriza-se por possuir de 20 a 50% de árvores caducifólias no conjunto florestal (Veloso *et al.* 1991). A FES Submontana ocorre entre 100 e 750 m de altitude, nas regiões Sul e Sudeste do Brasil, e também em solos de fertilidade intermediária no Brasil Central (Silveira 2006).

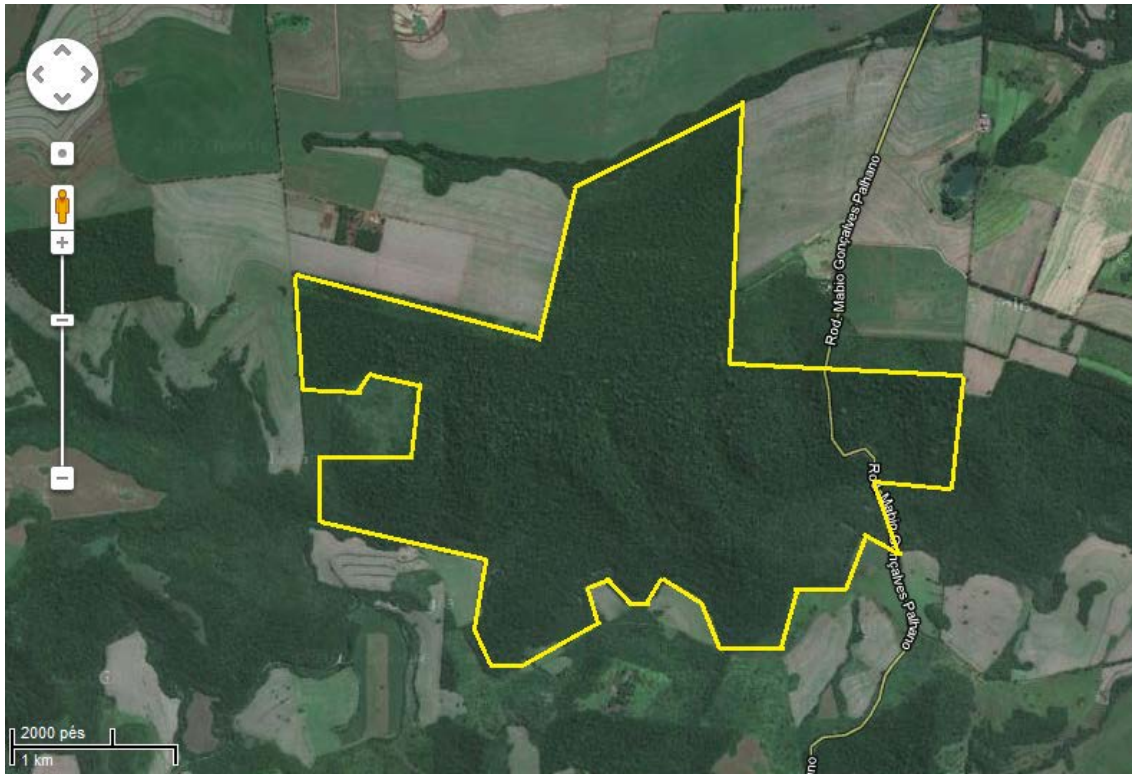


Figura 1. Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Área coberta por floresta madura destacada em amarelo). Fonte: Google Maps, 2012.

Na região de Londrina, o clima é sazonal com uma estação úmida e quente durante outubro a março e uma estação seca e fria de abril a setembro, com precipitação média anual de 1588 mm. Segundo dados obtidos da Estação Meteorológica do Instituto Agrônomo do Paraná – IAPAR (23°22' S e 51°10' W), dezembro, janeiro e fevereiro são os meses com maior precipitação, com médias mensais em torno de 200 mm. Julho e agosto são os meses mais secos, com total abaixo de 70 mm em média (Perina 2011).

O mês mais quente é janeiro, com temperatura média de 23,9°C e junho, o mês mais frio, com temperatura média de 16,9°C (Perina 2011). A Estação Meteorológica do IAPAR está situada a cerca de 15 km da área de estudo. Segundo a classificação de Köppen o clima da região caracteriza-se como Cfa, clima subtropical úmido.

No PEMG, a floresta do topo da encosta (platô, porção norte) caracteriza-se pela associação entre *Euterpe edulis* Mart. (palmitreiro) e *Aspidosperma polyneuron* Mull. Arg. (peroba-rosa) (Silveira 2006). Em um levantamento fitossociológico, que incluiu todas as árvores com DAP (diâmetro a altura do peito) superior ou igual a 5 cm encontradas em 1 ha, realizado na porção norte do parque por Soares-Silva e Barros (1992), Meliaceae está entre as famílias com maior número de espécies, além de Myrtaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae e Salicaceae que, quando somadas, representam 53% das espécies encontradas. Os gêneros que apresentam maior número de espécies (24%) no PEMG são *Lonchocarpus*, *Inga*, *Ocotea*, *Trichilia*, *Eugenia* e *Campomanesia*. No platô, as espécies mais comuns são *Trichilia clausenii* C. D C. (catigua) e *E. edulis* Mart. (Silveira 2006).

Caracterização das espécies

Este estudo foi desenvolvido com seis espécies de Meliaceae pertencentes ao subosque da Floresta Estacional Semidecidual Submontana do PEMG.

Guarea kunthiana A.Juss. (figura 2): Nomes vulgares: Peloteira, pau d'arco. Arvoreta de 4 a 10 m de altura no Sul do Brasil. Espécie esciófita, seletiva higrófila e perene (Perina 2011). No PEMG floresce de julho a dezembro, período em que se observam botões, a antese ocorre de setembro a dezembro; frutifica o ano todo, com frutos imaturos observados de dezembro a setembro e frutos em período de dispersão de agosto a dezembro (Perina 2011). No Sul do Brasil é característica e exclusiva da

Floresta Estacional Semidecidual da bacia do rio Paraná, onde apresenta expressiva e descontínua dispersão até o Parque Nacional do Iguaçu (Klein 1984).

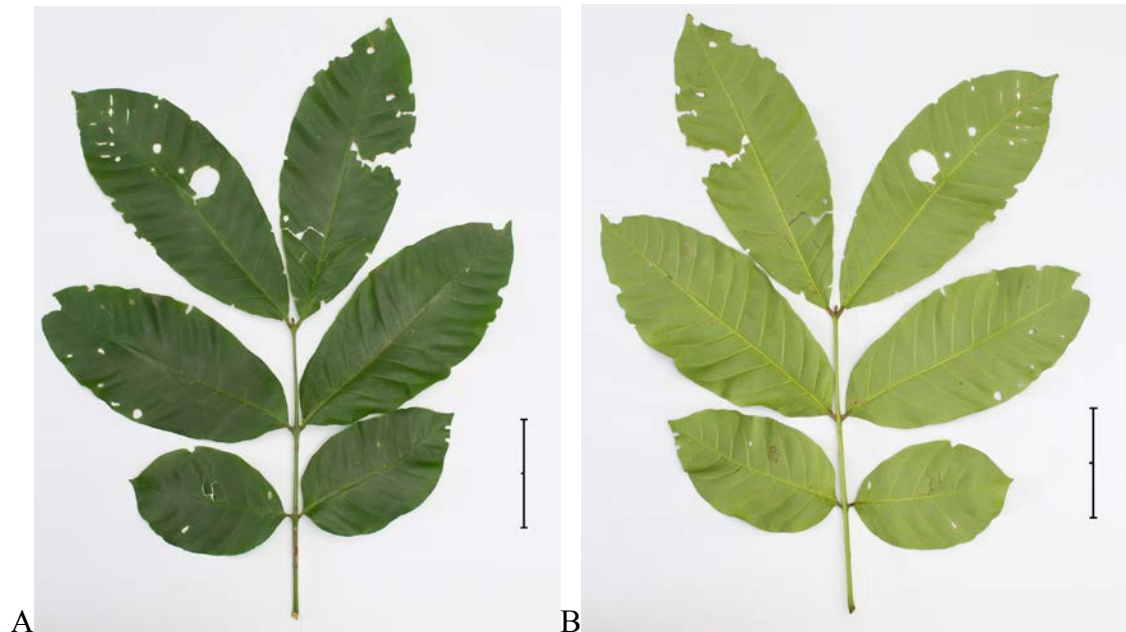


Figura 2. Folha de *Guarea kunthiana*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Fotos: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total.

Trichilia casaretti C.DC. (figura 3): Nomes vulgares: Murta-vermelha (SC), catiguá-branco (RS) e catiguá (PR, SC e RS) (Klein 1984). Árvores 5-8 m. Espécie esciófita, seletiva higrófila e perene (Perina 2011). No P EMG apresenta botões florais de setembro a dezembro e a antese ocorre de novembro a dezembro; frutos imaturos são observados de dezembro a julho e em fase de dispersão de abril a setembro (Perina 2011). No Brasil ocorre em São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Ocorre em Floresta Ombrófila Densa Submontana, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual, entre 50-300 m de altitude (Patrício & Cervi 2005). Muitas vezes registrada em margens de rios (Klein 1984).



Figura 3. Folha de *Trichilia casaretti*. A – Face ad axial; B – Face a baxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total.

Trichilia catigua A.Juss. (figura 4): Nomes vul gares: C atiguá (PR/SC/RS), c atiguá-vermelho e lagarteiro (PR) (Klein 1984). Árvore 3-7,5 m. Esciófita, seletiva higrófito e perene (Perina 2011). Floresce de janeiro a abril e de setembro a novembro, períodos nos qua is foram encontrados botões florais e a an tese o corre de janeiro a abril e em outubro, segundo dados levantados no PEMG (Perina 2011). Frutos imaturos foram observados de fevereiro a março e de outubro a novembro por Perina (2011) no PEMG. No Brasil ocorre em Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. No Paraná é encontrada na Floresta Estacional Semidecidual, ocorrendo também em Floresta Ombrófila Mista e Estepo Gramíneo-Lenhosa, e em altitudes compreendidas entre 150 -600 metros (Patrício & Cervi 2005). Ocorre preferencialmente em solos úmidos de planícies aluviais, inícios de encostas e pequenas depressões (Klein 1984).

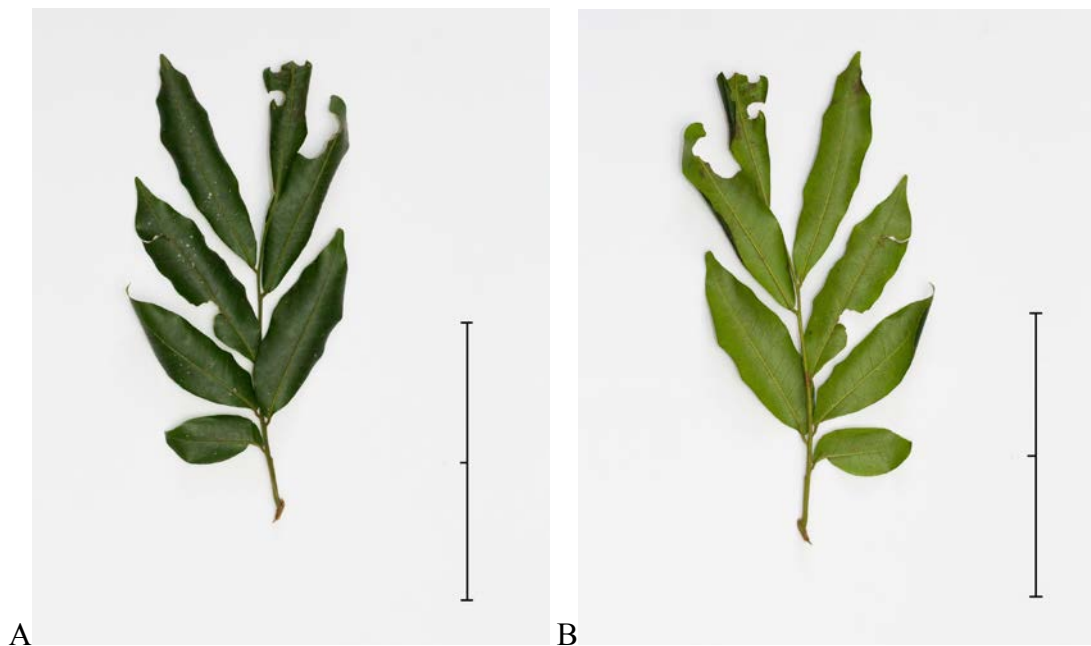


Figura 4. Folha de *Trichilia catigua*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total.

Trichilia clausenii C.DC. (figura 5): Nomes vulgares: Catiguá (PR/SC/RS), Catiguá-vermelho (RS), Quebra-machado (PR/SC). Árvores ou arvoretas de 4-9 m. Esciófita e seletiva higrófila; ocorre preferencialmente no interior de floresta madura situada em solos úmidos como planícies aluviais, inícios de encostas, bem como em solos rochosos do alto das encostas (Klein 1984). Espécie perene (Perina 2011). Apresenta, no PEMG, botões florais de julho a setembro e a antese ocorre de agosto a outubro; apresenta frutos imaturos de setembro a abril e a fase de dispersão ocorre de janeiro a maio (Perina 2011). Ocorre no Brasil em Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. No Estado do Paraná, ocorre em Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Semidecidual e Estepe Gramíneo- Lenhosa (Patrício & Cervi 2005).



Figura 5. Folha de *Trichilia clausenii*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total.

Trichilia elegans A.Juss. (figura 6): Nomes vulgares: Pau-de-ervilha (SC, RS), Catiguá (PR, SC, RS), Erva-de-cutia (SC) (Klein 1984). Arvoretas 2-4(-7) m. Esciófita e seletiva higrófito; ocorre no interior de florestas aluviais e início de encostas ou outros locais de solos úmidos (Klein 1984). Espécie perene (Perina 2011). Floresce em tre agosto e novembro, botões florais são encontrados de agosto a outubro, e a antese ocorre de outubro a novembro no P EMG (Perina 2011). A frutificação ocorre de novembro a agosto, com frutos imaturos de novembro a abril e em fase de dispersão de abril a agosto (Perina 2011). No Brasil ocorre no Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. No Paraná, ocorre em Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Semidecidual, Estepe Gramíneo-Lenhosa e Savana Arborizada (Patrício & Cervi 2005).

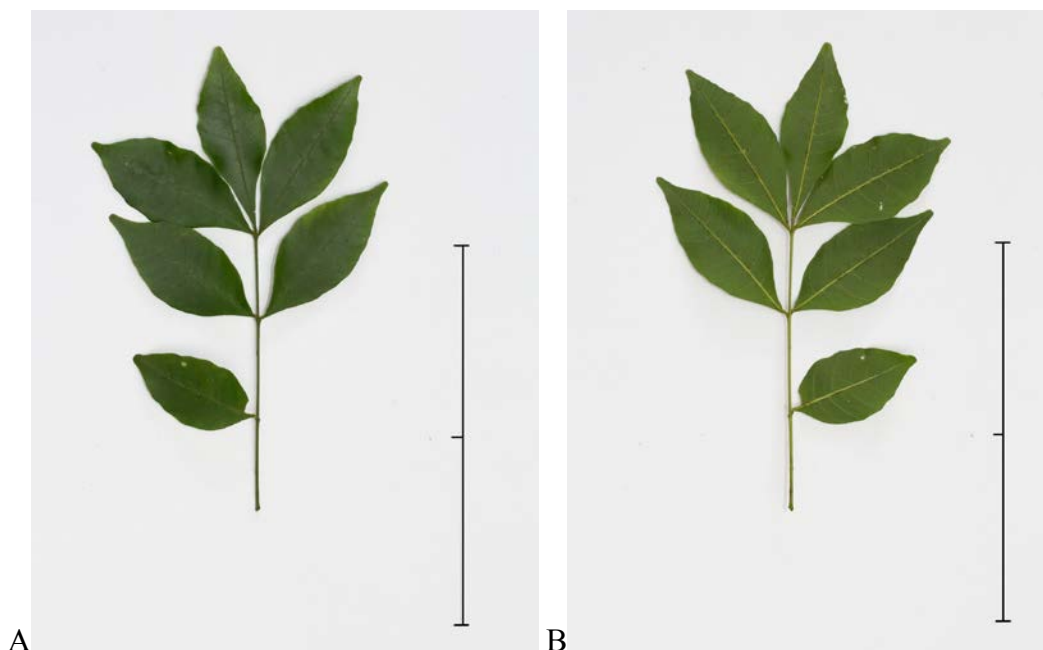


Figura 6. Folha de *Trichilia elegans*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel. A escala representa 10 cm no total.

Trichilia pallida Sw. (figura 7): Nomes vulgares: Catiguá (SC/PR/ SP) (Klein 1984), Catiguá-graudo (PR), Tauvá (PR). Árvores ou arvoretas de 3-8 m. Espécie esciófita (Chagas *et al.* 2004) e seletiva higrófila, tendo sido uma das espécies com maior índice de valor de importância em estudo fitossociológico de remanescente de floresta higrófila por Toniato *et al.* (1998). Espécie semidecídua (Perina 2011). No PEMG a floração ocorre de janeiro a maio, com botões florais de janeiro a abril e em antese de fevereiro a maio; frutos imaturos são observados de fevereiro a outubro e em fase de dispersão de julho a fevereiro (Perina 2011). No Brasil é amplamente distribuída, desde a Amazônia até ao Estado de Santa Catarina, não ocorrendo no nordeste brasileiro e no Rio Grande do Sul. No Paraná, ocorre em Floresta Estacional Semidecidual (Patrício & Cervi 2005).



Figura 7. Folha de *Trichilia pallida*. A – Face adaxial; B – Face abaxial. Foto: Mariana Fernandes Hertel.
A escala representa 10 cm no total.

REFERÊNCIAS

- ABE, N. & YAMADA, T. 2008. Variation in allometry and tree architecture among *Symplocos* species in a Japanese warm-temperate forest. *Journal of Plant Research* 121: 155-162.
- ACKERLY, D. D. & DONOGHUE, M. J. 1998. Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *The American Naturalist* 152: 767-791.
- AIBA, S. I. & KOHYAMA, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* 85: 611-624.

- AIBA, M. & NAKASHIZUKA, T. 2009. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology* 23: 265-273.
- AIZER, M.A. & FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- ALVES, L. F. & SANTOS, F. A. M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 245–260.
- ANJOS, L. . 1998. Conseqüências biológicas da fragmentação no norte do Paraná. *Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais* 12: 87-94.
- BATISTA, N. A. , BIANCHINI, E. , CARVALHO, E. S. & PIMENTA, J. A. 2014. Architecture of tree species of different strata developing in environments with the same light intensity in a semideciduous forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28: 34-45.
- BEGON, M. , HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1996. *Ecology – individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1068 pp.
- BIANCHINI, E., ARAÚJO, C. G., GREEN, M. & PIMENTA, J. A. 2013. Demography and structures population of *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) in flooded areas in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 56: 69-79.
- BIANCHINI, E., GARCIA, C. C., PIMENTA, J. A. & TOREZAN, J. M. 2010. Slope variation and population structure of tree species from different ecological groups in South Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 643-652.
- BIANCHINI, E., POPOLO, R. S., DIAS, M. C. & PIMENTA, J. A. 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17: 405-419.

- BOHLMAN, S. A. & O'BRIEN, S. T. 2006. Allometry, adult stature and regeneration requirements of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22: 123–136.
- BOND, W. J., HONIG, M. & MAZE, K. E. 1999. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* 120: 132-136.
- BURNS, J. H, MUNGUIA, P., NOMANN, B. E., BRAUN, S. J, TERHORST, C. P. & MILLER, T. E. 2008. Vegetative morphology and trait correlations in 54 species of Commelinaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158: 257-268.
- CAVENDER-BARES, J., ACKERLY, D. D., BAUM, D. A. & BAZZAZ, F. A. 2004. Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823-843.
- CHAGAS, R. K., DURIGAN, G., CONTIERI, W. A. & SAITO, M. 2004. Crescimento diametral de espécies arbóreas em Floresta Estacional Semidecidual ao longo de seis anos. Pp. 265-289 in Boas, O. V. & Durigan, G (eds.). *Pesquisas em Conservação e Recuperação Ambiental no Oeste Paulista* (resultado da Cooperação Brasil/Japão). 1. ed. Páginas e Letras, São Paulo.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & HARVEY, P. H. 1984. Comparative approaches to investigating adaptation. Pp. 7-29 in Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.). *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. 2. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DENSLOW, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain-forest trees. *Biotropica* 12 (Supplement): 47-55.

- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- FONSECA, C. R. & CARVALHO, F. A. 2012. Floristic and phytosociological aspects of the tree community in a urban Atlantic Forest fragment (Juiz de Fora, State of Minas Gerais, Brazil). *Bioscience Journal* 28: 820-832.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE. 2008. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: Período 2000-2005*. Fundação SOS Mata Atlântica/ Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São Paulo. 157 pp.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE. 2009. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: Período 2005-2008*. Fundação SOS Mata Atlântica/ Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São Paulo.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE. 2011. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: Período 2008-2010*. Fundação SOS Mata Atlântica/ Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São Paulo.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford. 239 pp.
- HERNANDES, J. L., PEDRO JUNIOR, M. J. & BARDIN, L. 2004. Variação estacional na radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. *Revista Árvore* 22: 167-172.
- IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1992. *Manual técnico da vegetação Brasileira*. IBGE, Rio de Janeiro.
- HIDA, Y., KOHYAMA, T. S., KUBO, T., KASSIM, A. R., POORTER, L., STERCK, F. & POTTS, M. D. 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 25: 1260-1268.

- JULES, E. S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: Trillium in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- KELLY, C. K. & PURVIS, A. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees. *Oecologia* 94: 356–360.
- KING, D. A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4: 27-32.
- KING, D. A. 1991. Tree allometry, leaf size and adult tree size in old-growth forests of western Oregon. *Tree Physiology* 9: 369-381.
- KING, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12: 25-44.
- KLEIN, R. M. 1984. *Flora Ilustrada Catarinense, I Parte, Fascículo, As Plantas Meli, Meliáceas*. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Itajaí. 140 pp.
- KOHYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404.
- KOHYAMA, T. & HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515- 521.
- KOHYAMA, T., SUZUKI, K., PARTOMIHARDJO, T., YAMADA, T. & KUBO, T. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91: 797–806.
- LEITE, E. C. & RODRIGUES, R. R. 2008. Phytosociology and successional characterization of a fragment of tropical seasonal forest in Southeastern Brazil. *Revista Árvore* 32: 583-595.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.

- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R. & HARTSHORN, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11: 161–178.
- MASAKI, T. 2004. Effect of the shape of forest fragments on tree population dynamics. *Plant Ecology* 172: 275-286.
- METZGER, J.P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 142: 1138-1140.
- MOREIRA, P. A., FERNANDES, G. W. & COLLEVATTI, R. G. 2009. Fragmentation and spatial genetic structure in *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) a seasonally dry Neotropical tree. *Forest Ecology and Management* 258: 2690-2695.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58-62.
- NIKLAS, K. J. 1994. Plant allometry: the scaling of form and process. The University of Chicago Press, Chicago. 412 pp.
- NIKLAS, K. J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. *Annals of Botany* 75: 217-227.
- NISHIMURA, T. B. & SUZUKI, E. 2001. Allometric differentiation among tropical tree seedlings in heath and peat-swamp forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 667-681.
- O'BRIEN, S. T., HUBBELL, S. P., SPIRO, P., RICHARD, C. & FOSTER, R. B. 1995. Diameter, height, crown and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926-1939.
- OSUNKOYA, O. O., OMAR-ALI, K., AMIT, N., DAYAN, J., DAUD, D. S. & SHENG, T. K. 2007. Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22

tree species of Kuala Belalong Rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* 94: 1951-1962.

PAGEL, M. D. & HARVEY, P. H. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *The Quarterly Review of Biology* 63: 413-440.

PATRÍCIO, P. C. & CERVI, A. C. 2005. O gênero *Trichilia* P. Browne (Meliaceae) no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Biológica Paranaense* 34: 27-71.

PEARCY, R. W. & VALLADARES, F. 1999. Resource acquisition by plants: the role of crown architecture. Pp. 45-66 in Scholes, J. D. & Barker, M. G. (eds.). *Physiological plant ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.

PERINA, B. B. 2011. *Fenologia de espécies arbóreas de uma floresta estacional semidecidual do sul do Brasil*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 63 pp.

POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113-123.

POORTER, L., BONGERS, L. & BONGERS, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87: 1289-1301.

POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F. J. & WÖLL, H. 2003. Architecture of 53 rainforest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84: 602–608.

PORTELA, R. C. & SANTOS, F. A. M. 2003. Alometria de plântulas e jovens de espécies arbóreas: copa x altura. *Biota Neotropica* 3: 1-5.

PRIMACK, R. & RODRIGUES, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Ed. P lanta, Londrina.

RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J. & HIROTA, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the

remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.

ROGSTAD, S. H. 1989. The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. I. Systematic treatment. *Journal of the Arnold Arboretum* 70: 153–246.

SILVEIRA, M. 1993. *Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 142 pp.

SILVEIRA, M. 2006. A vegetação do Parque Estadual Mata dos Godoy. Pp. 19 - 27 in Torezan, J. M. D. (org.) *Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy*. ITEDES, Londrina.

SOARES, F. S. & MEDRI, M. 2002. Alguns aspectos da colonização da bacia do rio Tibagi. Pp 69-79 in Medri, M., Bianchini, E., Shibata, O. & Pimenta, J. A. (Ed.). *A Bacia do Rio Tibagi*. UEL, Londrina.

SOARES-SILVA, L. H. & BARROSO, G. M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina-PR, Brasil. in *Anais do Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo* 8: 101-112. Sociedade Botânica de São Paulo, São Paulo.

SPOSITO, T. C. & SANTOS, F. A. M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88: 939-949.

STERCK, F. J. & BONGERS, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of Tropical Rain Forest trees. *American Journal of Botany* 85: 266-272.

SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio (Plant Ecology)* 75: 81-86.

- THOMAS, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83: 556-566.
- TONIATO, M. T. Z., LEITÃO-FILHO, H. F. & RODRIGUES, R. R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 197-210.
- URBANETZ, C., TAMASHIRO, J. Y. & KINOSHITA, L. S. 2010. Floristic composition and similarity analysis of an Atlantic rain forest fragment in Cananéia, São Paulo State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 33: 639-651.
- VELOSO, H. P., RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- VICENTE, R. F. 2006. O Parque Estadual Mata dos Godoy. Pp. 13-18 in Torezan, J. M. D. (ed.), *Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy*. ITEDES, Londrina.
- WALLER, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. Pp. 291-320 in Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- YAMADA, T., YAMAKURA, T. & LEE, H. S. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preference. *Functional Ecology* 14: 731-737.

CAPÍTULO 1

Arquitetura de espécies de subosque de Meliaceae em Floresta Estacional Semidecidual
Submontana do Sul do Brasil

Artigo a ser publicado no periódico Journal of Tropical Ecology

Resumo

As condições ambientais aliadas à filogenia das espécies moldam a forma das plantas, resultando em uma arquitetura que influencia a capacidade competitiva, pois interfere na interceptação da luz. Espécies com características ecológicas semelhantes podem competir entre si. Estudos com espécies filogeneticamente próximas minimizam as limitações existentes nas comparações de espécies distantes e são importantes para auxiliar no esclarecimento da coexistência entre elas. O objetivo do presente estudo foi comparar a arquitetura, a interceptação de luz e as condições de luminosidade em que as copas dos indivíduos de estaturas semelhantes de seis espécies de subosque de Meliaceae se encontravam em uma Floresta Estacional Semidecidual (FES) Submontana. Foram analisados indivíduos de 3 a 6 m de altura utilizando-se de relações alométricas envolvendo avaliações do caule e da copa. As copas dos indivíduos das diferentes espécies foram classificadas pelo índice de iluminação da copa (IC), que qualifica a copa quanto à luz incidente sobre esta. A interceptação da luz foi comparada pelo índice de interceptação de luz, que envolve a área horizontal da copa e o IC. Entre as espécies foram encontradas diferenças na arquitetura, na interceptação e nas condições de luminosidade em que os indivíduos se encontravam. Estas diferenças provavelmente permitem a coexistência destas espécies de subosque de Meliaceae nesta FES. O estudo da arquitetura e do ambiente, no que diz respeito à luz, se mostrou importante para o entendimento de características ecológicas específicas responsáveis por variações na ocupação de nicho destas espécies filogeneticamente próximas.

Palavras-chave: alometria, *Guarea*, índice de iluminação da copa, interceptação luminosa, nicho, *Trichilia*.

Abstract

The environmental conditions allied to the phylogeny of species shapes the plants, resulting in an architecture which influences the competitive capacity, because it interferes in light interception. Species with similar ecological characteristics may compete. Studies with closely related species minimize the limitations that exist in the comparison of nonrelated species and are important to support the elucidation of their coexistence. The aim of the present study was to compare the architecture, the light interception and the light conditions in which the crowns of similar stature individuals of six species from the family Meliaceae were in a lowland semideciduous forest. Individuals from 3 to 6 m height were analyzed using allometric relations involving stem and crown evaluations. The crowns of the individuals of the different species were analyzed by crown illumination index, which qualifies the crown in relation to the light incident. The light interception was compared by the light interception index, which involves the horizontal crown area and the crown illumination index. Differences among species were found in architecture, interception and light conditions in which individuals were. These differences probably allow the coexistence of these understory species from Meliaceae family in this seasonal semideciduous forest. The study of the architecture and environment, in respect to light, proved important for the understanding of specific ecological characteristics responsible for niche occupation variations of these closely related species.

Key words: allometry, crown illumination index, *Guarea*, light interception, niche, *Trichilia*.

INTRODUÇÃO

A forma das plantas é determinada pelo ambiente e pela filogenia das espécies (Begon *et al.* 1996), e afeta a interceptação da luz, a defesa e a reprodução, sendo ecologicamente importante e determinante na história de vida das espécies arbóreas (Archibald & Bond 2003; Kohyama & Hotta 1990). O estudo da relação entre o tamanho e a forma é denominado alometria (Niklas 1994), e o estudo da alometria auxilia na compreensão de aspectos ecológicos e evolutivos em espécies de plantas (Bond *et al.* 1999).

Espécies adaptadas ao mesmo ambiente possuem características ecológicas semelhantes e competem entre si (Townsend *et al.* 2006). Indivíduos de alturas semelhantes provavelmente estão expostos a condições microambientais semelhantes, pois as florestas são estruturadas verticalmente (Aiba & Kohyama 1997), portanto, competem por luz. Além disso, espécies filogeneticamente próximas, devido à ancestralidade comum, podem compartilhar características fisiológicas e ecológicas, portanto, a competição entre elas deve ser intensa (Rogstad 1989).

Estudos realizados com plantas anuais demonstram que a competição pode alterar a forma das plantas (e.g. Weiner *et al.* 1990, Weiner & Thomas 1992) e o sucesso de uma planta em relação à interceptação luminosa depende de sua arquitetura (Percy & Valladares 1999). A arquitetura de uma espécie arbórea é determinada por sua forma geral e pela posição espacial de seus componentes (Poorter *et al.* 2003) e a posição que a copa ocupa no dossel florestal tem fundamental importância para a interceptação luminosa (Poorter *et al.*, 2003) e, portanto, afeta a capacidade competitiva das plantas.

Segundo O'Brien *et al.* (1995) uma possível explicação para a riqueza de espécies em florestas tropicais é a diferenciação de nichos através de variados padrões de crescimento e alocação de biomassa para caules e copas e como esses padrões de alocação determinam e respondem à competição por luz entre espécies.

Alguns estudos em florestas tropicais têm encontrado variados padrões de crescimento entre espécies de mesma estrutura (Lieberman & Lieberman 1987, Manokaran & Kochummen 1987, Thomas 1996). Esta variação pode ser resultante da distribuição destas espécies ao longo do gradiente horizontal de luz da floresta (Aiba & Kohyama 1997). A estrutura do dossel é heterogênea (Lieberman *et al.* 1989, Lieberman *et al.* 1995) e o ambiente de luz em que uma árvore se encontra depende da posição de sua copa em relação às copas das árvores vizinhas (Aiba & Kohyama 1997).

Ao comparar a arquitetura de plantas de espécies aparentadas existe maior probabilidade das diferenças observadas serem devido à influência de outros fatores que não aqueles relacionados à sua ancestralidade (Yamada *et al.* 2000), pois estudos ecológicos comparativos envolvendo um mesmo grupo taxonômico consideram a influência do parentesco nas características das espécies. Comparando-se espécies de diferentes grupos, os resultados observados podem ser consequência, entre outros, da distância filogenética, já que o número de condições que interferem nas diferenças entre espécies aumenta conforme estas se distanciam (Kelly & Purvis 1993). Ao se encontrar semelhanças entre espécies de um mesmo grupo taxonômico, pode-se inferir a respeito da importância do parentesco na determinação das características do grupo estudado.

Além disso, estudos com espécies de um mesmo grupo taxonômico permitem elucidar as razões que levam à coexistência, já que estas espécies provavelmente compartilham características ecológicas e fisiológicas devido à ancestralidade comum

(Rogstad 1989). Em florestas tropicais é comum a ocorrência de várias espécies de um mesmo gênero em um mesmo local (Fedorov 1966, Kochummen *et al.* 1990, Rogstad 1990), portanto, estudos que auxiliam a elucidar a coexistência destas espécies são importantes para compreender a manutenção da biodiversidade das florestas tropicais (Ashton 1988).

Considerando que indivíduos de espécies de uma mesma família que ocupam o mesmo estrato na floresta e apresentam alturas semelhantes competem por luz, e que o ambiente em que a planta se encontra e sua forma influenciam a interceptação luminosa, foi levantada a seguinte hipótese: espécies da família Meliaceae que pertencem ao subosque de uma Floresta Estacional Semidecidual podem ocupar diferentes nichos devido a variações de arquitetura que redundam em diferenças na captação de luz. Para testar esta hipótese foram propostas as seguintes questões: 1) Comparando-se se as espécies de subosque de Meliaceae de uma mesma classe de altura, a interceptação de luz difere entre os indivíduos? 2) Existem diferenças na intensidade de luz que chega às copas dos indivíduos das diferentes espécies? 3) Entre as espécies os indivíduos apresentam arquiteturas distintas? 4) A relação entre a interceptação de luz e a forma varia entre os indivíduos quando se comparam as diferentes espécies?

METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG) (figura 1), Paraná, Brasil, nas coordenadas 23°27 'S 51°15 'W (centro de visitantes). O parque possui 680 ha de área pertencente à Floresta Estacional Semidecidual Submontana

(Bianchini *et al.* 2001, Silveira 2006). A Floresta Estacional Semidecidual (FES) caracteriza-se por possuir de 20 a 50% de árvores caducifólias no conjunto florestal (Veloso *et al.* 1991). A FES Submontana ocorre entre 100 e 750 m de altitude, nas regiões Sul e Sudeste do Brasil, e também em solos de fertilidade intermediária no Brasil Central (Silveira 2006).

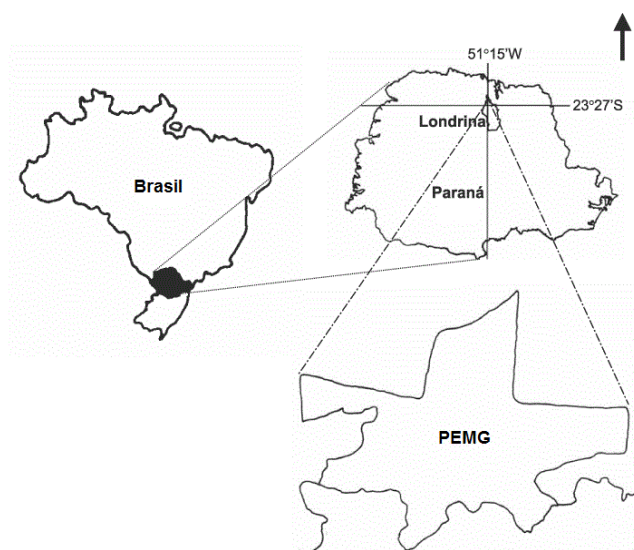


Figura 1. Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil. Fonte: Adaptado de Sofia *et al.* (2004).

O clima é sazonal com uma estação úmida e quente durante outubro a março e uma estação seca e fria de abril a setembro, com precipitação média anual de 1588 mm. Segundo a classificação de Köppen o clima da região caracteriza-se como Cfa, clima subtropical úmido.

Os dados dos indivíduos foram coletados na porção norte do parque, que possui solo argiloso, bem acentuadamente drenado, com teores de acidez que variam de médio a alto e média capacidade de troca catiônica, sendo classificado como Latossolo Vermelho Eutroférico (EMBRAPA 1999). As áreas nas quais os indivíduos foram

medidos e ramplanas ou com leve de clive variando entre 17,35° e 17,85°, conforme medidas feitas com clinômetro eletrônico Haglöf (Haglöf Suécia/INC).

Caracterização das espécies

A família Meliaceae possui de 49 a 51 gêneros com cerca de 565 espécies (Mabberley *et al.* 1995, Pennington & Styles 1975 *apud* Muellner *et al.* 2008). Estes últimos reconheceram quatro subfamílias e são elas Melioideae, com sete tribos e 34 a 36 gêneros, das quais fazem parte as tribos Guareeae – que inclui o gênero *Guarea* ('Guara') Allamand ex Linnaeus, e Trichilieae – a qual pertence o gênero *Trichilia* P. Browne; Swietenioideae, com três tribos e 13 gêneros; e duas com um único gênero monotípico, *Quivisianthoideae*, com *Quivisianthe* Baill e *Capuronianthoideae*, com *Capuronianthus* Leroy.

As espécies estudadas foram *Guarea kunthiana* A.Juss., *Trichilia casaretti* C.DC., *Trichilia catigua* A.Juss., *Trichilia clausenii* C.DC., *Trichilia elegans* A.Juss. e *Trichilia pallida* Sw. Todas são seletivas higrófitas, esciófitas e perenes, exceto *T. pallida*, que é semidecídua (Chagas *et al.* 2004, Klein 1984, Patrício & Cervi 2005, Perina 2011).

Coleta de dados

As espécies foram amostradas na porção norte do PEMG em três transectos de aproximadamente 15 m de largura e 2,5 km de extensão. Foram analisados indivíduos com altura de 3 a 6 m (a altura máxima já registrada para *T. elegans* é de 7 m, e esta é a menor dentre as espécies estudadas). As espécies foram classificadas como pertencentes ao subosque de acordo com o estabelecido por Soares-Silva e Barroso (1992) em estudo

realizado no P EMG. Indivíduos com danos aparentes na copa, no caule ou outros que poderiam alterar a arquitetura não foram amostrados.

Foram medidos a altura (H em m), o PAS (perímetro a altura do solo) que foi convertido em DAS (diâmetro a altura do solo, em cm) através da fórmula $D=C/\pi$ em que C é o valor do perímetro, o PAP que também foi convertido em DAP (cm), a altura do fuste (m) e os diâmetros transversais da copa (DC1 e DC2 em m). A altura, a altura do fuste e os diâmetros transversais da copa foram medidos com uma trena digital, o PAS e o PAP foram medidos com uma trena comum. DC1 foi medido pelo posicionamento de duas pessoas abaixo das últimas folhas encontradas para o maior diâmetro observado da copa, DC2 também foi medido pelo posicionamento de duas pessoas abaixo da copa e é perpendicular a DC1.

Foram calculadas a esbeltez do caule (H/D) em $m.cm^{-1}$, considerando o DAS e o DAP, sendo ECI (H/DAS) e ECII (H/DAP), respectivamente. A profundidade da copa (PC em m), a área horizontal da copa (AHC em m^2) e a área vertical da copa (AVC em m^2), foram calculadas através das fórmulas $PC = H$ - altura do fuste; $AHC = 0,25.\pi.DC1.DC2$ e $AVC = 0,25.\pi.(DC1+DC2/2).PC$, respectivamente, sendo que as áreas da copa foram estimadas como elipses (Bongers *et al.* 1988). Foram feitas relações alométricas das variáveis de tamanho dos indivíduos das diferentes espécies.

A copa de cada indivíduo foi classificada segundo o índice de iluminação da copa (IC) (tabela 1), de acordo com a luminosidade incidente na mesma, por dois observadores independentemente, e foi feita uma média das duas medidas (Clark & Clark 1992). Os IC's foram determinados em duas épocas distintas, na estação úmida (ICU; novembro de 2012 a abril de 2013) e na estação seca (ICS; agosto a outubro de 2013), sendo que nesta última há queda de folhas. Com a média dos IC's determinados

nas duas estações foi feita uma estimativa do IC anual (ICA). Os índices adotados neste estudo foram adaptados de Clark e Clark (1992).

Tabela 1. Índice de iluminação da copa. Adaptado de Clark e Clark (1992).

Índice	Definição
5	Copa completamente exposta (luz vertical e lateral)
4	Luminosidade vertical total ($\geq 90\%$ da projeção vertical da copa exposta à luz vertical, luminosidade lateral bloqueada total ou parcialmente)
3,5	50% a 90% da copa iluminada vertical e lateralmente
3,25	50% a 90% da copa iluminada verticalmente 10% a 50% da copa iluminada lateralmente
3	10% a 50% da copa iluminada verticalmente 50% a 90% da copa iluminada lateralmente
2,75	10% a 50% da copa iluminada vertical e lateralmente Luminosidade lateral ($< 10\%$ da projeção vertical da copa exposta à luz vertical):
2,5	Alta luminosidade lateral
2,0	Média luminosidade lateral
1,5	Baixa luminosidade lateral
1	Sem luz direta (copa não iluminada vertical e lateralmente)

Para a determinação do IC de indivíduos que tinham suas copas iluminadas lateralmente foram feitas as seguintes observações, os indivíduos classificados como expostos à alta luminosidade lateral (índice 2,5; tabela 1) foram aqueles que estiveram sob pelo menos uma abertura grande do dossel ou a várias aberturas de tamanho médio; aqueles em condições de baixa luminosidade lateral (1,5; tabela 1) não estavam

expostos a aberturas grandes ou médias, e as copas em situações intermediárias foram consideradas como expostas à média luminosidade lateral (2,0; tabela 1) (Clark & Clark 1992).

O índice correspondente a o valor 3 de Clark e Clark (1992) originalmente correspondia a copas com 10% a 90% da projeção vertical da copa iluminada. Neste estudo considerou-se que esta nota era muito abrangente, dificultando a classificação quanto à iluminação das copas em campo, portanto, esta nota foi subdividida nos índices 2,75; 3; 3,25 e 3,5; permitindo uma descrição mais detalhada do ambiente de luz em que os indivíduos das espécies de subosque de Meliaceae desta FES se encontravam.

Utilizando-se o Índice de Iluminação da Copa foi determinada a interceptação da luminosidade incidente, representada pelo Índice de Interceptação de luz, que é dada pela fórmula $I_i = AHC \cdot IC^2$, em que I_i é o índice de interceptação, AHC é a área horizontal da copa e IC é o Índice de Iluminação da Copa (King *et al.* 2005).

Análise de dados

As relações alométricas dos indivíduos podem ser expressas por regressões lineares. A equação que expressa estas relações com as variáveis transformadas em log é: $\log y = a + b \cdot \log x$, em que a e b são parâmetros obtidos através de regressão linear (Kohyama & Hotta 1990, Sokal & Rohlf 1981). Nas comparações da forma dos indivíduos as diferenças podem ocorrer tanto em a (o intercepto de y) como em b (a inclinação da reta). Se o valor de b for diferente entre as espécies, o maior valor de b apresentará maior incremento de y por incremento de x . Se a inclinação não diferir, mas a constante a for diferente, aquelas com maiores valores de a apresentarão valores de y maiores para qualquer valor de x (Kohyama & Hotta 1990).

Foram realizadas regressões com as variáveis transformadas em log de base 10 utilizando o método de SMA (Standardised Major Axis), como o indicado para estudos de alometria (Warton *et al.* 2006). Na regressão SMA a variância do eixo x é igual a do eixo y (Ricker 1984, Warton & Weber 2002) e considera-se erro em ambos os eixos, o que é adequado quando os valores dos eixos são provenientes de variáveis mensuradas (King *et al.* 2005).

Foi testada a significância ($p < 0,01$) de cada regressão e, posteriormente, foi feito teste de razão de probabilidade para testar a diferença entre as retas das diferentes espécies ($p < 0,05$) (Flury 1984, Warton & Weber 2002) utilizando o pacote *smatr* (Warton *et al.* 2012) do programa R (versão 2.15.2, 2012). Foram feitas comparações múltiplas entre as retas com correção de Šidák ($p < 0,05$) também utilizando o pacote *smatr* (Warton *et al.* 2012) do programa R (versão 2.15.2, 2012).

Os índices de iluminação da copa, pelo fato de serem em escala ordinal, foram comparados entre as espécies pelo teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis seguido de teste *a posteriori* (“kruskalmc” do pacote *pgirmess*) através do programa R (versão 2.15.2, 2012) ($p < 0,05$).

O índice de interceptação de luz (I_i) e os descritores arquiteturais (altura, DAS, PC, etc.) foram comparados pela ANOVA seguida de teste *a posteriori* de Tukey HSD através do programa RStudio (versão 0.98, 2012) ($p < 0,05$). A relação entre o índice de interceptação de luz e a forma (H, DAS, DAP, etc.) foi expressa com regressões de SMA com as variáveis não transformadas. A significância de cada regressão, a diferença entre as retas e as comparações múltiplas entre as retas foram feitos como já descrito para as relações alométricas entre as variáveis de tamanho, utilizando o pacote *smatr* (Warton *et al.* 2012) do programa R (versão 2.15.2, 2012).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em comparação com as demais espécies, *Guarea kunthiana* apresentou os maiores Índices de Interceptação de luz, independente da estação (tabela 2). Entretanto, o Índice de Iluminação da Copa da estação seca (ICS) não diferiu entre as espécies estudadas (figura 2 B). A maior interceptação de luz apresentada por *G. kunthiana* na estação seca pode estar relacionada com a maior AHC apresentada por esta espécie (figura 2 D).

Guarea kunthiana apresentou maiores AHC (figura 2 D), AVC (figura 2 E), e maior investimento em PC e em AVC por incremento tanto em altura, quanto em DAS e DAP (tabela 4). Possivelmente, para *G. kunthiana*, estas características sejam importantes para explicar sua alta ocorrência no subosque da floresta (Silva & Soares-Silva 2000). Segundo Pearcy e Valladares (1999) existe uma forte relação entre a interceptação de luz, a arquitetura dos indivíduos e o sucesso das espécies em ambientes florestais.

Guarea kunthiana apresentou maiores DAS e DAP (figura 2 A e B, respectivamente), caules menos esbeltos tanto na base (altura do solo), quanto à altura do peito – menores ECI (figura 2 F) e ECII (figura 2 G) e maior DAS para qualquer altura (tabela 4) em relação às espécies de *Trichilia*. Estes resultados indicam maior investimento em diâmetro no decorrer do desenvolvimento dos indivíduos de *G. kunthiana*. Esta espécie apresentou menor investimento em H por aumento em Índice de interceptação de luz anual (I_{ia}), e está entre as espécies que apresentaram menores incrementos em DAS, DAP e PC por aumento em I_{ia} (tabela 5). Além disso, *G.*

kunthiana foi a espécie que menos diminuiu a esbeltez do caule com o aumento no I_{ia} (tabela 5), apesar de apresentar a maior interceptação luminosa (tabela 2).

Tabela 2. Comparação interespecífica dos valores de Índice de interceptação de luz (I_i ; $I_i = AHC \cdot IC^2$, King *et al.* 2005) da estação úmida (I_{iu}), da estação seca (I_{is}) e do I_i anual (I_{ia}). Os valores correspondentes ao I_{is} e I_{ia} de *Trichilia pallida* não são apresentados por esta espécie ser semidecídua. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística (ANOVA e Tukey HSD; $p < 0,05$).

Espécie	I_{iu}	I_{is}	I_{ia}
<i>G. kunthiana</i>	22,79 ^a	25,57 ^a	24,08 ^a
<i>T. casaretti</i>	17,14 ^{ab}	18,55 ^b	17,8 ^b
<i>T. catigua</i>	13,56 ^b	16,03 ^b	14,72 ^b
<i>T. clausenii</i>	14,33 ^b	16,48 ^b	15,34 ^b
<i>T. elegans</i>	12,36 ^b	15 ^b	13,58 ^b
<i>T. pallida</i>	17,94 ^{ab}	-	-

Estes resultados sugerem que *G. kunthiana* possivelmente atingiu o tamanho reprodutivo e, portanto, mesmo com maior disponibilidade de recursos, resultante do aumento na interceptação de luz, eles podem estar sendo preferencialmente destinados para estruturas reprodutivas. A alocação para reprodução provavelmente compromete o crescimento em altura e é possível que também diminua o crescimento de outras estruturas vegetativas (Turner 2001). Os indivíduos estudados possuem de 3 a 6 m de altura, faixa de tamanho que não inclui a variação registrada na literatura para adultos de *G. kunthiana* (4 a 10 m). No entanto, a média de altura observada para os indivíduos desta espécie foi de 4,78 m.

Comparando-se com as demais espécies, os indivíduos de *Trichilia pallida* apresentaram os maiores IC's tanto na estação úmida, quanto anual (tabela 3), seguidos pelos indivíduos de *T. casaretti* (tabela 3). Ou seja, os indivíduos destas espécies estão em ambientes mais iluminados que os demais ao longo do ano. Pode-se inferir, portanto, que os indivíduos de *T. pallida* e *T. casaretti* estão aptos a ocupar ambientes mais iluminados. Quanto ao IC da estação seca (ICS) todos os indivíduos das seis espécies apresentaram valores iguais (tabela 3). Na estação seca, parte das folhas caem, já que esta é uma floresta estacional semidecidual (Veloso *et al.* 1991), o que resulta em um subosque mais iluminado, e, entretanto, os resultados de IC demonstram que os indivíduos de *T. pallida* e de *T. casaretti* já estavam presentes em ambientes mais iluminados na estação em que não há queda de folhas.

Estes resultados indicam que, provavelmente, a diferenciação de nicho de *T. pallida* e *T. casaretti* em relação às demais espécies de subosque de Meliaceae desta FES se dá ao longo do gradiente horizontal de luz que ocorre na floresta, estabelecendo-se preferencialmente em microambientes mais iluminados. Segundo Pooter *et al.* (2006) a distribuição diferenciada ao longo do gradiente de luz horizontal se dá entre espécies pioneiras e tolerantes à sombra. Entretanto, os resultados encontrados sugerem que esta distribuição diferenciada pode ocorrer também entre espécies com graus semelhantes de tolerância à sombra, pois espécies arbóreas de florestas tropicais provavelmente apresentam uma continuidade entre os extremos representados por espécies dependentes de clareira e espécies tolerantes à sombra (Brokaw 1985, Denslow 1980, 1987). Esta distribuição diferenciada ao longo do gradiente de luminosidade, teoricamente, permite a coexistência de diferentes espécies (Denslow 1987, Leigh 1990 *apud* King 1994).

Tabela 3. Comparação interespecífica dos valores de Índice de Iluminação da Copa (IC; Clark & Clark 1992) da estação úmida (ICU), da estação seca (ICS) e do IC anual (ICA). Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$).

Espécie	Mediana ICU	Mín.-Máx. ICU	Mediana ICS	Mín.-Máx. ICS	Mediana ICA	Mín.-Máx. ICA
<i>G. kunthiana</i>	2,5 ^{abc}	1,5-2,75	2,5 ^a	2-3	2,5 ^{abc}	2-2,75
<i>T. casaretti</i>	2,5 ^{ab}	2-3	2,5 ^a	2,25-3	2,5 ^{ab}	2,25-3
<i>T. catigua</i>	2,5 ^{abc}	1,5-2,5	2,5 ^a	2,25-3	2,5 ^{bcd}	2-2,75
<i>T. clausenii</i>	2,5 ^b	1,5-3	2,5 ^a	2-3	2,375 ^{cd}	2-3
<i>T. elegans</i>	2 ^c	1,5-2,5	2,5 ^a	2-2,75	2,312 ^d	1,75-2,625
<i>T. pallida</i>	2,5 ^a	2-3,5	2,5 ^a	2,5-3,5	2,5 ^a	2,25-3,25

Quanto à interceptação de luz, *T. pallida* e *T. casaretti* apresentaram valores intermediários de I_{iu} (tabela 2). Os indivíduos de *T. pallida* e *T. casaretti* tiveram a AHC menor que os de *G. kunthiana* e igual a dos indivíduos das demais espécies de *Trichilia* (figura 2 D). O índice de interceptação de luz envolve tanto o ambiente de luz, pois considera o IC, quanto a área da copa (AHC). No caso dos indivíduos de *T. pallida* e *T. casaretti* observaram-se os maiores Índices de Iluminação da Copa (tabela 3). Quando comparados com os indivíduos das demais espécies de *Trichilia*, possivelmente, este ambiente mais iluminado resultou em maior interceptação de luz, como já descrito por King *et al.* (2005), que diferentes espécies podem apresentar maior interceptação de luz quando suas copas estão expostas a maior luminosidade.

Os indivíduos de *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. elegans* foram os que interceptaram menos luz na estação úmida (tabela 2) e, assim como as demais espécies de *Trichilia*, interceptaram menos luz do que os indivíduos de *G. kunthiana* na estação seca e ao longo do ano, tendo apresentado menores I_{is} e I_{ia} , respectivamente (tabela 2).

Além disso, *T. catigua* e *T. clausenii* apresentaram indivíduos com maiores profundidades de copa (figura 2 C). O índice de interceptação de luz (I_i) utilizado leva em consideração apenas a AHC ($AHC = 0,25 \cdot \pi \cdot DC1 \cdot DC2$; $I_i = AHC \cdot IC^2$), portanto, não considera a luz interceptada pela copa lateralmente. É possível supor que *T. catigua* e *T. clausenii* aproveitam melhor a luminosidade que incide lateralmente no subosque. Sterck *et al.* (2001) sugeriram que espécies com copas mais profundas aumentam a interceptação de luz lateral e diminuem o possível efeito do auto-sombreamento que ocorre de forma mais pronunciada quando há predominância de luminosidade vertical.

Além disso, *T. catigua* é uma das espécies que apresentam melhor aproveitamento da luz, pois possui os maiores investimentos em DAP e PC por aumento em I_{ia} (tabela 5), portanto deslocando biomassa para sustentação e para atingir melhores condições de luminosidade conforme há um aumento na captação de luz. Todas as espécies de *Trichilia*, exceto *T. pallida*, investem mais em altura por incremento em I_{ia} em comparação a *G. kunthiana* (tabela 5), e *T. catigua*, *T. clausenii* e *T. elegans* apresentam maior investimento em DAP por aumento em I_{ia} (tabela 5). Isto demonstra que, mesmo com uma menor interceptação de luz apresentada por estas espécies (tabela 2), o investimento em estruturas como o caule e a copa é maior para os indivíduos das espécies de *Trichilia* do que para os de *G. kunthiana*. Mesmo que os indivíduos destas espécies tenham atingido o tamanho reprodutivo, como discutido para *G. kunthiana* é possível que eles não tenham seu crescimento vegetativo comprometido na mesma magnitude.

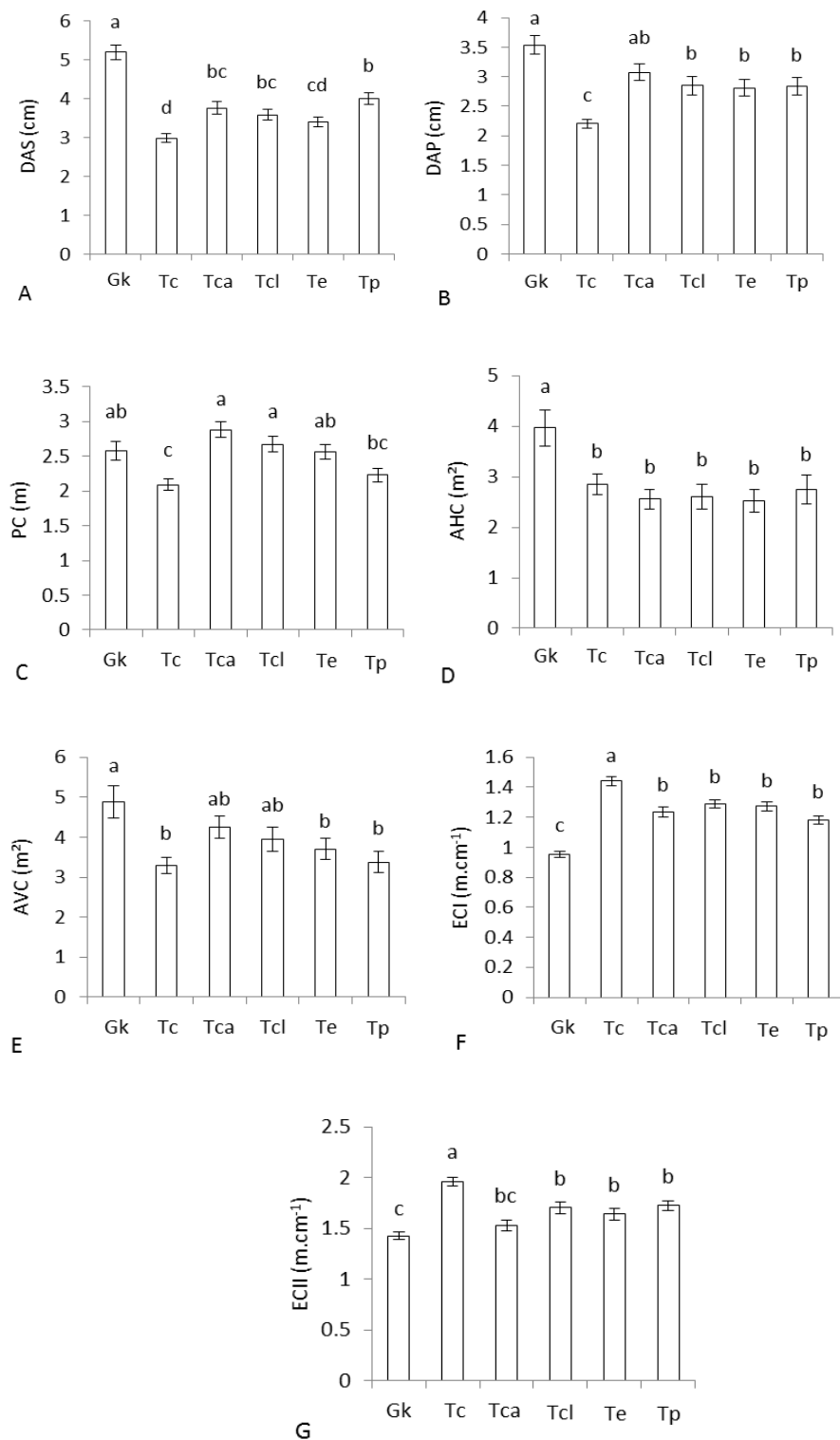


Figura 2. Descritores arquiteturas das seis espécies de subosque de Meliaceae, *Guarea kunthiana* (Gk; n = 51), *Trichilia casaretti* (Tc; n = 56), *Trichilia catigua* (Tca; n = 45), *Trichilia clausenii* (Tcl; n = 51), *Trichilia elegans* (Te; n = 52) e *Trichilia pallida* (Tp; n = 45). DAS = diâmetro à altura do solo; DAP =

diâmetro à altura do peito; PC = profundidade da copa; AHC = área horizontal da copa; AVC = área vertical da copa; ECI = esbeltez do caule (H/DAS); ECII = esbeltez do caule (H/DAP). Letras diferentes acima das barras indicam diferença estatística (ANOVA e Tukey HSD; $p < 0,05$). Os traços na parte superior das barras indicam o erro-padrão.

Tabela 4. Estimativa de parâmetros das regressões de SMA das variáveis de tamanho de indivíduos de 3 a 6m de altura de espécies de subosque de Meliaceae que ocorrem na Floresta Estacional Semidecidual Submontana do Parque Estadual Mata dos Godoy. *Guarea kunthiana* (Gk; $n = 51$), *Trichilia casaretti* (Tc; $n = 56$), *Trichilia catigua* (Tca; $n = 45$), *Trichilia clausenii* (Tcl; $n = 51$), *Trichilia elegans* (Te; $n = 52$), e *Trichilia pallida* (Tp; $n = 45$). H = altura; DAP = diâmetro à altura do peito; DAS = diâmetro à altura do solo; PC = profundidade da copa; AHC = área horizontal da copa; AVC = área vertical da copa; ECII = esbeltez do caule (H/DAP). Letras diferentes na mesma coluna indicam valores diferentes entre si (Teste de razão de probabilidade e teste de comparação múltipla com correção de Šidák, $p < 0,05$). a = intercepto no eixo y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; ns = regressão não significativa.

sp.	a	b	r^2	a	b	r^2	a	b	r^2
	logH x logDAP			logH x logDAS			logH x logPC		
Gk	-0,768	1,923 ^a	0,605***	-0,248 ^a	1,409 ^a	0,601***	-1,436	2,689 ^a	0,578***
Tc	-0,512	1,365 ^b	0,648***	-0,406 ^c	1,409 ^a	0,644***	-0,72	1,656 ^b	0,426***
Tca	-0,529	1,554 ^a	0,418***	-0,347 ^b	1,409 ^a	0,591***	-0,415	1,34 ^b	0,414***
Tcl	-0,727	1,798 ^a	0,36***	-0,366 ^{bc}	1,409 ^a	0,663***	-0,55	1,494 ^b	0,253***
Te	-0,855	2,063 ^a	0,385***	-0,352 ^b	1,409 ^a	0,559***	-0,67	1,715 ^b	0,438***
Tp	-0,694	1,708 ^a	0,753***	-0,337 ^b	1,409 ^a	0,727***	-0,663	1,51 ^b	0,382***
	logH x logAHC			logH x logAVC			logDAS x logPC		
Gk	-1,865 ^{ab}	3,531 ^a	0,575***	-2,244	4,226 ^a	0,679***	-0,793	1,667 ^a	0,474***
Tc	-1,778 ^a	3,531 ^a	0,367***	-1,135	2,606 ^b	0,536***	-0,278	1,25 ^{ab}	0,337***

Tabela 4. Continuação

sp.	a	b	r ²	a	b	r ²	a	b	r ²
	logH x logAHC			logH x logAVC			logDAS x logPC		
Tca	-1,917 ^b	3,531 ^a	0,42***	-0,866	2,265 ^b	0,534***	-0,06	0,907 ^b	0,321***
Tcl	-1,958 ^b	3,531 ^a	0,281***	-1,254	2,788 ^{ab}	0,365***	-0,164	1,065 ^{ab}	0,251***
Te	-1,878 ^{ab}	3,531 ^a	0,441***	-1,416	3,112 ^{ab}	0,591***	-0,247	1,227 ^{ab}	0,201**
Tp	-1,988 ^b	3,531 ^a	0,402***	-1,26	2,632 ^b	0,605***	-0,345	1,144 ^{ab}	0,253***
	logDAS x logAHC			logDAS x logAVC			logDAP x logPC		
Gk	-1,231	2,489 ^{ab}	0,53***	-1,233	2,62 ^a	0,618***	-0,362	1,399 ^a	0,546***
Tc	-0,615	2,189 ^{ab}	0,529***	-0,44	1,968 ^{ab}	0,576***	-0,099	1,213 ^{ab}	0,414***
Tca	-0,676	1,839 ^b	0,48***	-0,267	1,532 ^b	0,541***	0,041	0,863 ^b	0,272***
Tcl	-1,158	2,726 ^{ab}	0,5***	-0,534	1,987 ^{ab}	0,528***	0,054	0,831 ^b	0,378***
Te	-1,183	2,867 ^a	0,669***	-0,648	2,227 ^{ab}	0,585***	0,04	0,831 ^b	0,443***
Tp	-1,321	2,807 ^{ab}	0,612***	-0,705	1,995 ^{ab}	0,617***	-0,049	0,884 ^b	0,418***
	logDAP x logAHC			logDAP x logAVC			logPC x logAHC		
Gk	-0,57 ^b	2,054 ^a	0,611***	-0,556	2,198 ^a	0,697***	-0,048	1,493 ^b	0,402***
Tc	-0,278 ^a	2,054 ^a	0,539***	-0,158	1,91 ^{ab}	0,644***	-0,128	1,75 ^{ab}	0,269***
Tca	-0,612 ^b	2,054 ^a	0,287***	-0,095	1,458 ^b	0,409***	-0,553	2,028 ^{ab}	0,287***
Tcl	-0,569 ^b	2,054 ^a	0,506***	-0,127	1,551 ^{ab}	0,613***	-0,739	2,56 ^a	0,197**

Tabela 4. Continuação

sp.	logDAP x logAHC			logDAP x logAVC			logPC x logAHC					
	a	b	r ²	a	b	r ²	a	b	r ²			
Te	-0,559 ^b	2,054 ^a	0,373***	-0,126	1,508 ^b	0,583***	-0,605	2,337 ^{ab}	0,223***			
Tp	-0,547 ^b	2,054 ^a	0,495***	-0,19	1,541 ^b	0,693***	-	-	ns			
	sp.			r ²								
	logH x logECII											
	Gk			0,907 ^b			-1,129 ^a			0,144**		
	Tp			0,971 ^a			-1,129 ^a			0,244**		

Todos os indivíduos das espécies de *Trichilia* apresentaram menor investimento em PC por incremento em altura quando comparados com os de *G. kunthiana* (tabela 4). Em florestas tropicais, a estratificação vertical de luz é muito evidente, portanto, há um importante aumento na luminosidade à medida que se distancia do solo (Lieberman *et al.* 1995). Sendo assim, para estes indivíduos maiores que 3 m de altura, mesmo com copas menos profundas a interceptação da luz pode ser satisfatória. Entretanto, *T. catigua* e *T. claussenii* apresentaram copas mais profundas (figura 2 C), possivelmente devido ao maior investimento em PC por incremento em altura quando os indivíduos eram menores e estavam mais próximos do solo, conseqüentemente, em ambiente menos iluminado. Diferente de *T. catigua* e *T. claussenii*, os resultados indicam que *T.*

elegans e *T. casaretti* investem preferencialmente na interceptação de luz vertical, investindo em AHC (tabela 4).

Foram observados para os indivíduos de *T. elegans* os menores ICU e ICA (tabela 3). Estes resultados possibilitam supor que *T. elegans* explora ambientes mais característicos de subosque, o que sugere uma diferença na ocupação de nicho em relação às demais. Esta espécie também apresentou menor incremento em ECII por aumento em I_{ia} (tabela 5) e é uma das espécies que apresentaram menor incremento em ECI por aumento em I_{ia} (tabela 5), ou seja, quanto mais luz interceptada menos esbeltos se apresentaram os caules. Além disso, apresentou o maior investimento em AHC por incremento em DAS (tabela 4), demonstrando que, conforme a estrutura de sustentação fica mais resistente, mais a copa aumenta lateralmente, permitindo uma melhor captação de luz sem aumentar o risco de quebra. Este investimento em estrutura de sustentação e em área horizontal da copa provavelmente aumenta a capacidade de permanência e a sobrevivência no subosque tanto em relação à captação de luz, quanto à resistência de danos que podem ocorrer devido à queda de ramos e árvores neste estrato (Aiba & Nakashizuka 2009, King 1990; 1991, Osunkoya *et al.* 2007).

Os indivíduos de *T. casaretti* apresentaram os menores DAS, DAP e PC (figura 2 A, B e C, respectivamente), os maiores ECI e ECII (figura 2 F e G, respectivamente), os menores investimentos em DAP por incremento em altura (tabela 4), os menores valores de DAS para qualquer valor de altura (tabela 4) e, assim como *G. kunthiana*, menor investimento em DAP por incremento em I_{ia} (tabela 5), e está entre as espécies que apresentaram menor investimento em DAS por incremento em I_{ia} (tabela 5). Entretanto, apresentou maior AHC para qualquer valor de altura e de DAP (tabela 4).

Estes resultados demonstram que *T. casaretti* não investe no aumento e no diâmetro como estrutura de sustentação e também não favorece a interceptação da luz que incide lateralmente no subosque. Esta espécie apresenta uma arquitetura mais próxima da esperada para espécies adaptadas a condições de pouca luminosidade, já que sua copa pode ser considerada mais larga e mais rasa, permitindo a interceptação de luz que incide verticalmente e diminuindo o auto-sombreamento (Givnish 1988). Quanto à estrutura de sustentação, é possível que a madeira de *T. casaretti* tenha alta densidade, já que esta é uma das características de espécies esciófitas que aumentam a sobrevivência no subosque (King *et al.* 2006) e a madeira densa é relativamente rígida permitindo a formação de caules mais esbeltos (Niklas 1994) e ramos horizontais (Horn 1971 *apud* Poorter *et al.* 2006). As espécies de *Trichilia* geralmente apresentam madeiras densas, sendo que a média da densidade da madeira destas espécies, de acordo com dados da Global Wood Density Database, é $0,634 \text{ g.cm}^{-3}$.

A relação entre altura e ECI – não apresentada na tabela 4 – não foi significativa para nenhuma das seis espécies de subosque de Meliaceae; e a relação entre altura e ECII foi significativa apenas para *G. kunthiana* e *T. pallida* (tabela 4). Os indivíduos de *G. kunthiana* apresentaram menores ECII para qualquer valor de altura quando comparados com os indivíduos de *T. pallida*. Esta observação pode ser uma consequência do fato de *G. kunthiana* apresentar um DAP maior (figura 2 B) e um grande investimento em DAP por incremento em altura (tabela 4).

Tabela 5. Regressões lineares (SMA) entre o índice de interceptação de luz anual (I_{ia}) e as variáveis arquiteturais de seis espécies de subosque de Meliaceae: *Guarea kunthiana* (Gk; n = 51), *Trichilia casaretti* (Tc; n = 56), *Trichilia catigua* (Tca; n = 45), *Trichilia clausenii* (Tcl; n = 51) e *Trichilia elegans* (Te; n = 52). H = altura; DAS = diâmetro à altura do solo; DAP = diâmetro à altura do peito; PC = profundidade da copa; ECI = esbeltez do caule (H/DAS); ECII (esbeltez do caule (H/DAP). Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística (Teste de razão de probabilidade t este de comparação múltipla com correção de Šidák; $p < 0,05$). Valores do coeficiente de determinação (r^2) não significativos são identificados pelas iniciais ns. a = intercepto no eixo y, b = inclinação da reta. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$.

sp.	a	b	r^2	a	b	r^2	a	b	r^2
	$I_{ia} \times H$			$I_{ia} \times DAS$			$I_{ia} \times DAP$		
Gk	3,749	0,043 ^b	0,354***	3,263	0,08 ^b	0,547***	1,96	0,065 ^b	0,529***
Tc	2,732	0,083 ^a	0,391***	1,586	0,079 ^b	0,486***	1,162	0,058 ^b	0,512***
Tca	2,749	0,117 ^a	0,351***	1,629	0,145 ^a	0,4***	1,228	0,125 ^a	0,264***
Tcl	3,253	0,079 ^a	0,296***	2,187	0,091 ^b	0,556***	1,342	0,098 ^a	0,475***
Te	3,022	0,088 ^a	0,447***	2,097	0,096 ^b	0,674***	1,188	0,119 ^a	0,251***
	$I_{ia} \times PC$			$I_{ia} \times ECI$			$I_{ia} \times ECII$		
Gk	1,204	0,057 ^b	0,235***	1,166	-0,009 ^a	0,242***	1,813	-0,016 ^a	0,35***
Tc	0,998	0,061 ^{ab}	0,197***	1,821	-0,021 ^b	0,155**	2,49	-0,03 ^b	0,204***
Tca	1,437	0,098 ^a	0,288***	-	-	ns	-	-	ns
Tcl	1,615	0,069 ^{ab}	0,193**	1,575	-0,019 ^b	0,323***	2,29	-0,038 ^{bc}	0,249***
Te	1,368	0,088 ^{ab}	0,178**	1,596	-0,024 ^b	0,247***	2,327	-0,051 ^c	0,163**

Os valores de r^2 não significativos indicam que há muita variabilidade da forma no que diz respeito às relações da altura com a esbeltez do caule. As espécies do gênero *Trichilia* estudadas geralmente apresentam caules muito ramificados (observação de campo), o que pode ter influenciado na variabilidade da forma para estas relações.

As espécies do subgênero da família Meliaceae apresentaram diferenças na interceptação da luz e em suas respectivas localizações ao longo do subosque florestal, de acordo com as condições de luminosidade. Também foi evidenciado que a luminosidade captada pelos indivíduos interfere na arquitetura das espécies que, por sua vez, afeta as estratégias de interceptação de luz de cada espécie. Foram evidenciadas diferenças entre *Guarea kunthiana* e as espécies de *Trichilia*, indicando a possível influência da filogenia na forma, já que as espécies pertencem às diferentes tribos, Guareeae e Trichileae, respectivamente. Também foram encontradas diferenças entre as espécies de *Trichilia*, tanto em relação à ocupação do gradiente horizontal de luz, com algumas em locais menos (*T. elegans*) e outras mais iluminados (*T. casaretti* e *T. pallida*), quanto em relação à forma, como por exemplo, *T. catigua* e *T. clausenii*, que apresentaram copas mais profundas do que as demais. Estas diferenças sugerem que a competição, que pode ter ocorrido entre as espécies de *Trichilia* no passado, resultou na diferenciação de nichos por meio de variações da forma e da ocupação do mosaico de luminosidade da floresta. Possivelmente estas diferenças são importantes para a coexistência das espécies. O estudo da arquitetura e do ambiente, no que diz respeito à luz, se mostrou eficaz para o entendimento de características ecológicas responsáveis por estratégias de ocupação do espaço no subosque florestal apresentadas por espécies filogeneticamente próximas.

REFERÊNCIAS

- AIBA, S. & KOHYAMA, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* 85: 611-624.
- AIBA, M. & NAKASHIZUKA, T. 2009. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology* 23: 265-273.
- ARCHIBALD, S. & BOND, W. J. 2003. Growing tall vs. growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102: 3-14.
- ASHTON, P. S. 1988. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 347-370.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1996. *Ecology – individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1068 pp.
- BIANCHINI, E., PIMENTA, J. A. & SANTOS, F. A. M. 2001. Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44: 269-276.
- BOND, W. J., HONIG, M. & MAZE, K. E. 1999. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* 120: 132-136.
- BONGERS, F., POPMA, J., MEAVE del CASTILLO, J. & CARABIAS, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio (Plant Ecology)* 74: 55-80.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Pp. 53 – 69 in Pickett, S. T. A. & White, P. S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Nova Iorque.

- CHAGAS, R. K., DURIGAN, G., CONTIERI, W. A. & SAITO, M. 2004. Crescimento diametral de espécies arbóreas em Floresta Estacional Semidecidual ao longo de seis anos. Pp. 265-289 in Boas, O. V. & Durigan, G. (eds.) *Pesquisas em Conservação e Recuperação Ambiental no Oeste Paulista* (resultado da Cooperação Brasil/Japão). 1. ed. Páginas e Letras, São Paulo.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical Rain Forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- DENSLOW, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain-forest trees. *Biotropica* 12 (Supplement): 47-55.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGRÍCOLA E PECUÁRIA. 1999. *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. EMBRAPA Solos, Rio de Janeiro. 412 pp.
- FEDOROV, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology* 54: 1-11.
- FLURY, B. N. 1984. Common principal components in k groups. *Journal of the American Statistical Association* 79: 892-898.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade, a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- KELLY, C. K. & PURVIS, A. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees. *Oecologia* 94: 356-360.
- KING, D. A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4: 27-32.

- KING, D. A. 1991. Tree allometry, leaf size and adult tree size in old-growth forests of western Oregon. *Tree Physiology* 9: 369-381.
- KING, D. A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian Forest. *American Journal of Botany* 81: 948-957.
- KING, D. A., DAVIES, S. J., NUR SUPARDI, M. N. & TAN, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology* 19: 445-453.
- KING, D. A., DAVIES, S. J., TAN, S. & NOOR, N. S. MD. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670-680.
- KLEIN, R. M. 1984. *Flora Ilustrada Catarinense, I Parte, Fascículo, As Plantas Meli, Meliáceas*. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Itajaí. 140 pp.
- KOCHUMMEN, K. M., LAFRANKIE, J. V. & MANOKARAN, N. 1990. Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 3: 1-13.
- KOHYAMA, T. & HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515-521.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-82). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R. & HARTSHORN, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11: 161-178.

- MABBERLEY, D. J., PANNELL, C. M. & SING, A. M. 1995. Meliaceae. In: *Flora Malesiana, Series 1, Spermatophyta*. v 12. National Herbarium of the Netherlands, Leiden. 407pp.
- MANOKARAN, N. & KOCHUMMEN, K. M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.
- MUELLNER, A. N., SAMUEL, R. CHASE, M. W., COLEMAN, A. & STUESSY, T. F. 2008. An evaluation of tribes and generic relationships in Melioideae (Meliaceae) based on nuclear ITS ribosomal DNA. *Taxon* 57: 98-108.
- NIKLAS, K. J. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. The University of Chicago Press, Chicago. 412 pp.
- O'BRIEN, S. T., HUBBELL, S. P., SPIRO, P., CONDIT, R. & FOSTER, R. B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight Neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926-1939.
- OSUNKOYA, O. O., OMAR-ALI, K., AMIT, N., DAYAN, J., DAUD, D. S. & SHENG, T. K. 2007. Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong Rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* 94: 1951-1962.
- PATRÍCIO, P. C. & CERVI, A. C. 2005. O gênero *Trichilia* P. Browne (Meliaceae) no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Biológica Paranaense* 34: 27-71.
- PEARCY, R. W. & VALLADARES, F. 1999. Resource acquisition by plants: the role of crown architecture. Pp. 45-66. In Press: Scholes, J. D. & Barker, M. G. (eds.). *Physiological plant ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.

- PERINA, B. B. 2011. *Fenologia de espécies arbóreas de uma floresta estacional semidecidual do sul do Brasil*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 63 pp.
- POORTER, L., BONGERS, L. & BONGERS, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87: 1289-1301.
- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F. J. & WÖLL, H. 2003. Architecture of 53 rainforest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84: 602–608.
- RICKER, W. E. 1984. Computation and uses of central trend lines. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1897–1905.
- ROGSTAD, S. H. 1989. The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. I. Systematic treatment. *Journal of the Arnold Arboretum* 70: 153–246.
- ROGSTAD, H. S. 1990. The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. II. Comparative distributional ecology. *Journal of Tropical Ecology* 6: 387–408.
- SILVA, F. C. & SOARES-SILVA, L. H. 2000. Arboreal flora of the Godoy Forest State Park, Londrina, PR, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 107-120.
- SILVEIRA, M. 2006. A vegetação do Parque Estadual Mata dos Godoy. Pp. 19 – 27 in Torezan, J. M. D. *Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy*. ITEDES, Londrina.
- SOARES-SILVA, L. H. & BARROSO, G. M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina-PR, Brasil. In: *Anais do Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo* 8: 101 -112. Sociedade Botânica de São Paulo, São Paulo.

- SOFIA, S. H., SANTOS, A. M. & SILVA, C. R. M. 2004. Euglossine bees (Hymenoptera, Apidae) in a remnant of Atlantic Forest in Paraná State, Brazil. *Iheringia* (Sér. Zool.) 94: 217-222.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981. *Biometry*. 2. ed. Freeman, San Francisco. 859 pp.
- STERCK, F. J., BONGERS, F. & NEWBERY, D. M. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* 153: 279-292.
- THOMAS, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83: 556-566.
- TOWNSEND, C. R., BEGON, M. & HARPER, J. L. 2006. *Fundamentos em Ecologia*. Artmed, Porto Alegre. 592 pp.
- TURNER, I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge. 298 pp.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro. 124 pp.
- WARTON, D. I. & WEBER, N. C. 2002. Common slope tests for errors-in-variables models. *Biometrical Journal* 44: 161-174.
- WARTON, D. I., DUURSMA, R. A., FALSTER, D. S. & TASKINEN, S. 2012. smatr 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 257-259.
- WARTON, D. I., WRIGHT, I. J., FALSTER, D. S. & WESTOBY, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 259-291.
- WEINER, J., BERNTSON, G. M. & THOMAS, S. C. 1990. Competition and growth form in a woodland annual. *Journal of Ecology* 78: 459-469.

WEINER, J. & THOMAS, S. C. 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. *Ecology* 73: 648-656.

YAMADA, T., YAMAKURA, T. & LEE, H. S. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preference. *Functional Ecology* 14: 731-737.