

Influência da cobertura e do solo na composição florística do sub-bosque em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil¹

João Augusto Alves Meira-Neto^{2,5}, Fernando Roberto Martins^{3,5} e Agostinho Lopes de Souza⁴

Recebido em 05/12/2003. Aceito em 25/11/2004

RESUMO – (Influência da cobertura e do solo na composição florística do sub-bosque em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil). A relação ecológica planta-luz tem sido estudada desde o início do século XX. As análises da relação da luminosidade ao nível das comunidades florestais têm se valido de medições indiretas por meio de índices de cobertura, mas sem a aplicação da fotogrametria para estimar essa cobertura. Este trabalho foi idealizado para utilizar fotogrametria do dossel, tornando-a aplicável ao estudo da luminosidade no sub-bosque herbáceo-arbustivo. Teve como objetivos estabelecer a relação existente entre espécies do estrato herbáceo-arbustivo e a cobertura do dossel e averiguar a existência de correlações entre espécies, luminosidade e variáveis pedológicas. Para tanto, foram tiradas fotografias em preto e branco nos períodos seco e chuvoso, em 100 (1 m×1 m) parcelas aplicadas para a amostragem da vegetação herbácea. Foram colhidas amostras de solo em cada parcela. A partir dos valores médios das medidas de cobertura estimada pelas fotografias dos períodos seco e chuvoso calculou-se o valor médio de cobertura para cada espécie amostrada. Por meio do teste “t” *student* e da Análise de Correspondência Canônica foram determinadas as relações entre as espécies, a luminosidade e as variáveis pedológicas no estrato herbáceo-arbustivo. A cobertura não foi significativamente diferente nas épocas seca e na chuvosa. Apenas três espécies, *Heisteria silviani*, *Calathea brasiliensis* e *Psychotria conjugens*, tiveram médias de cobertura significativamente maiores que a média amostral e outras três, *Olyra micrantha*, *Lacistema pubescens* e *Pteris denticulata*, tiveram médias menores. As distribuições de parcelas pelos valores de cobertura, de tamanho de clareiras e pelo número de clareiras mostraram-se similares às distribuições encontradas na literatura para outras florestas tropicais e, portanto, o método da fotogrametria revelou-se adequado para a avaliação da cobertura. Verificou-se que os teores de cálcio, magnésio e potássio estavam correlacionados positivamente entre si e negativamente aos teores de alumínio. A cobertura revelou-se correlacionada negativamente aos teores de alumínio. Foram detectados cinco grupos de espécies segundo as preferências que apresentaram aos teores de cálcio, magnésio, potássio, alumínio e a valores de cobertura. Os teores de alumínio revelaram-se os maiores determinantes da variação encontrada na vegetação de sub-bosque. As variáveis pedológicas mostraram-se mais importantes que a variação de cobertura encontrada no sub-bosque para determinar alterações estruturais no estrato herbáceo-arbustivo.

Palavras-chave: Análise de Correspondência Canônica, clareiras, luminosidade, Mata Atlântica, fitossociologia

ABSTRACT – (Cover and soil influence at understory of a Seasonal Tropical Forest, Minas Gerais State, Brazil). Plant-light ecological relations have been studied since the early 20th century. Light within forests has been studied since then. At community level, light environment analysis has been carried out by indirect cover measurement, but without any photogrammetric methods. This work aims to apply the canopy photogrammetric method in light environment studies of understory. Correlations among edaphic, cover and species variations were investigated to understand the understory environment. These studies were carried out in a sampled area for understory phytosociological analysis. The black and white canopy photographs were taken for cover estimation. Photographs were taken in dry and rainy seasons at 100 sample quadrats. Soil samples were taken at these quadrats. The cover average for sampled species was calculated and “t” student test was applied for testing the significance of difference between specific and populational means. Correspondence Canonical Analysis was applied to determine correlations among species, edaphic factors and cover. Cover was not significantly different in dry and rainy seasons. Only three species *Heisteria silviani*, *Calathea brasiliensis* and *Psychotria conjugens*, had mean cover greater than the populational mean. Other three species, *Olyra micrantha*, *Lacistema pubescens* and *Pteris denticulata*, had mean cover smaller than the populational mean. The sample quadrats frequency distribution and the gap size frequency distribution were similar to those found in other tropical forests. Thus, the canopy photogrammetric method was appropriate for the indirect evaluation of light environment of tropical seasonal and rain forests. The Correspondence Canonical Analysis showed that calcium, magnesium and potassium grades were positively correlated among themselves and negatively correlated to aluminium grades. Cover was negatively correlated to aluminium grades. Five species groups were detected by preferences to calcium, magnesium, potassium and aluminium grades and cover percentage. The aluminium grades are the main variable related to the herb-shrub vegetation changes. The edaphic factor variations were more important than the cover percentage variations in determining structural alterations of forest herb-shrub layer.

Key words: canonical correspondence analysis, canopy gap, light, seasonal semidecidual forest, Atlantic Forest, phytosociology

¹ Parte da Tese de Doutorado do primeiro Autor

² Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, CEP 36570-000, Viçosa, MG, Brasil

³ Universidade de Campinas, Departamento de Botânica

⁴ Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Engenharia Florestal, CEP 36570-000, Viçosa, MG, Brasil

⁵ Autor para correspondência: j.meira@ufv.br; fmartins@unicamp.br

Introdução

A procura de explicações a respeito da relação ecológica planta-luz se iniciou logo nas primeiras décadas do século XX. Wiesner (1907; 1910 *apud* Anderson 1964) efetuara as primeiras medidas de luminosidade em sub-bosque mais de uma década antes de Garner & Allard (1920; 1923 *apud* Galston 1974) descobrirem os princípios do fotoperiodismo. Desde então, os maiores avanços no entendimento fisiológico da relação planta-luz foram os conhecimentos de que as plantas não apenas se nutrem com a energia luminosa por meio da fosforilação fotossintética e fixação de gás carbônico, mas também, têm a natureza de seu desenvolvimento e a direção de seu crescimento determinados pela luz (Galston 1974).

Importante passo para o entendimento do ambiente luminoso abaixo do dossel foi dado por Atkins, Poole & Stanburry em 1937, quando demonstraram que a fração de luz difusa de um determinado comprimento de onda, transmitido através do dossel florestal, era aproximadamente constante para qualquer ponto dessa floresta. Entretanto, medições instantâneas dentro e fora do dossel necessitam de grande número de repetições para que se possa calcular a redução média da intensidade luminosa em cada comprimento de onda, sendo metodologia trabalhosa e cara (Anderson 1964).

Nas décadas de 1950 e 1960 foi introduzido na ecologia florestal, por um grupo de botânicos de Cambridge, o uso de fotografias obtidas por meio de lentes hemisféricas inventadas pelo bioquímico inglês Robin Hill em 1924, que, tiradas de baixo para cima, auxiliava na caracterização do ambiente luminoso do interior florestal (Anderson 1964; Mitchell & Whitmore 1993). Porém, somente a partir dos estudos de Anderson (1964) ficou bem-estabelecida uma metodologia para avaliação do ambiente luminoso no interior de florestas. No entanto, a análise manual dessas fotografias era vagarosa e entediante (Mitchell & Whitmore 1993). Com o advento de estudos de regeneração natural em clareiras durante a década de 1970 e com a possibilidade de analisar as fotografias como imagens digitalizadas em computadores, houve uma grande aplicação dessa metodologia nessa linha de pesquisa denominada “dinâmica de clareiras”, ainda em voga (Mitchell & Whitmore 1993).

Os estudos do ambiente luminoso florestal têm sido, em geral, pontuais, analisando apenas um determinado trecho da floresta. As dificuldades da realização desses estudos ao nível comunitário implicaram no desenvolvimento de modelos do ambiente

luminoso abaixo do dossel florestal por meio de métodos estatísticos aplicados por programas de computadores (Oikawa 1977; Oikawa & Saeki 1977; Kimes *et al.* 1980). Mais tarde apareceram os primeiros resultados de avaliações, realizadas no campo, do fator luz em comunidades. Surgiram na forma de estudos do ambiente luminoso para grupos de poucas espécies de florestas tropicais utilizando radiômetros (Chazdon *et al.* 1988) e fotografias hemisféricas (King 1991; Clark & Clark 1993).

King (1991) encontrou, a partir de fotografias hemisféricas, correlação positiva estatisticamente significativa entre a taxa de crescimento de plântulas de oito espécies florestais tropicais e a luminosidade direta no sub-bosque (*direct site factor*). Dessas oito espécies, sete apresentaram correlação também positiva e significativa entre a taxa de crescimento e a luminosidade indireta (*indirect site factor*). Esses resultados mostraram que é possível estabelecer relações entre as plantas do sub-bosque e o ambiente luminoso utilizando apenas dados sobre a luminosidade indireta obtidos a partir da fotogrametria do dossel florestal.

Lieberman *et al.* (1989) introduziram o índice de sombreamento de dossel, parâmetro baseado na trigonometria, que leva em conta a distância entre um ponto qualquer dentro da floresta, as árvores que existem num raio de 10 m, bem como os ângulos formados pelas diferenças de alturas existentes entre esse ponto e as árvores circunvizinhas. O índice de sombreamento de dossel permitiu que Lieberman *et al.* (1995) realizassem o primeiro estudo do ambiente luminoso, mesmo que indireto, no qual se determinava o comportamento de cada espécie arbórea em 12 ha de floresta tropical na Costa Rica e que levantassem a hipótese de as variáveis pedológicas influenciarem mais a vegetação do que a variação luminosa.

Estudos do ambiente luminoso em florestas tropicais, mesmo sendo indiretos, podem fornecer subsídios importantes para o entendimento das variações da luminosidade no sub-bosque e, como consequência, das comunidades florestais como um todo. Para tanto, esses estudos devem ser realizados em diferentes estratos componentes dessas comunidades florestais.

Este trabalho teve como objetivos estabelecer a relação existente entre as espécies do estrato herbáceo-arbustivo e a cobertura do dossel florestal; averiguar se existem correlações entre as espécies do estrato herbáceo-arbustivo e as variáveis pedológicas numa floresta tropical; investigar se ocorrem inter-

relações entre as diferentes variáveis pedológicas e entre essas e a variável cobertura do dossel florestal.

Material e métodos

Medições de cobertura – O presente estudo foi realizado em 100 parcelas (1 m×1 m) usadas para amostrar o estrato herbáceo-arbustivo, instaladas no interior de parcelas (10 m×10 m) da fitossociologia do componente arbóreo (Fig. 1) da Mata da Silvicultura, Viçosa, MG, coordenadas 20°46'S e 42°52'30''W (Meira-Neto & Martins 2000a; b).

As medições de cobertura foram efetuadas por fotogrametria do dossel com uma câmera fotográfica “monoreflex” Canon T50. Foi utilizada uma lente grande angular da marca Super Wide, 56 mm, a qual consegue captar imagens com abertura angular de 130° nas diagonais da fotografia. Todas as fotografias foram feitas com o sol encoberto por nuvens. O foco esteve sempre no infinito e a velocidade de exposição e abertura do diafragma foram controlados pelo programa automático da câmera, que possui fotômetro embutido. Cada fotografia foi tirada a uma altura de 2 m do chão por ser esse o limite inferior das clareiras segundo Brokaw (1982). A câmera, direcionada ao zênite, foi fixada sobre suporte posicionado verticalmente no centro geométrico de cada parcela. As fotografias, que têm formato retangular, foram orientadas com sua maior dimensão paralela à direção norte-sul magnética. O filme utilizado foi o Plus-X Kodak em branco e preto, 125 ASA. As revelações e os contatos em papel fotográfico foram feitos no Laboratório Fotográfico do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa.

De acordo com Anderson (1964), o hemisfério celeste, coberto por nuvens, livre de anteparos, pode ser dividido em áreas que contribuem, cada qual, com uma fração igual de luminosidade indireta, a partir de fotografias hemisféricas. No esquema apresentado por

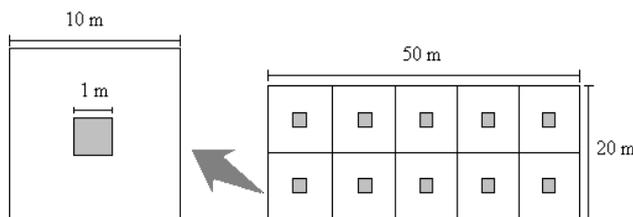


Figura 1. Esquema das unidades amostrais do componente herbáceo-arbustivo (1 m×1 m) alocadas no centro de cada unidade amostral do componente arbóreo (10 m×10 m), reunidas em conjuntos (20 m×50 m) (Meira-Neto & Martins 2000a; b).

Anderson (1964), essas áreas, que contribuem igualmente em luminosidade indireta, possuem tamanhos diferentes, sendo menores quando mais próximas do zênite e maiores quando mais próximas do horizonte. Sabendo-se que as fotografias tiradas em cada uma das parcelas do componente herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura possuem abertura angular de 78° nas suas alturas, 113,7° nas larguras e 130° nas diagonais, foi possível o cálculo da percentagem de luminosidade indireta do hemisfério celeste, sem nenhum anteparo, que cada imagem fotográfica representaria. Esse cálculo foi efetuado pela simples contagem do número de áreas de 0,1% de luminosidade que estariam dentro de um retângulo dessas dimensões angulares, com o zênite em seu centro geométrico, no esquema exposto por Anderson (1964). Assim, cada fotografia representaria 67,4% da luminosidade indireta do hemisfério celeste se não tivesse o dossel como anteparo.

Cada fotografia revelada e ampliada teve sua imagem convertida em arquivo de imagem em branco e preto por meio de um “scanner”. Por meio do programa Área versão 2.1 (Bravo 1992), foi calculada a área em preto de cada arquivo de imagem fotográfica que corresponde à cobertura. Por meio de uma imagem totalmente escurecida com as mesmas dimensões das fotografias, calculou-se a área em preto que representaria 100% de cobertura. Então, com os valores da área em preto dos arquivos de imagem fotográfica, foi possível calcular a percentagem de cobertura do dossel em cada parcela.

Todas as parcelas do componente herbáceo-arbustivo tiveram fotografias feitas nos meses de agosto/1993 e janeiro/1994. As duas séries de fotografias tiveram o objetivo de caracterizar o dossel em períodos climaticamente diversos que particularizam as florestas estacionais semidecíduais, aos quais se atribuem diferenças na cobertura pela queda das folhas de parte das espécies no inverno. Calculou-se, assim, a cobertura média das parcelas em janeiro e em agosto. Foi aplicado o teste T para determinar se as diferenças encontradas entre as médias da cobertura no inverno e no verão eram significativas ($\alpha=0,05$). Foram traçadas as curvas da distribuição de freqüência de parcelas pelas classes de cobertura para as duas épocas. Aplicou-se o teste X^2 para determinar se as distribuições de freqüência de parcelas por classes de cobertura eram significativamente diferentes ($\alpha=0,05$) em janeiro e em agosto, por meio de tabela de contingência (Spiegel 1974). Calculou-se a cobertura média de cada parcela

a partir dos seus valores de agosto e janeiro. Traçou-se a curva de distribuição do número de parcelas por classe de cobertura média.

Para cada indivíduo arrolado no levantamento do estrato herbáceo-arbustivo, foi dado um valor de cobertura igual ao valor da cobertura média da parcela em que foi amostrado. Assim, somando-se os valores de cobertura de todos os indivíduos amostrados e dividindo a soma pelo número de indivíduos, calculou-se a cobertura média geral para cada indivíduo e o seu desvio padrão. Traçou-se a curva de distribuição do número de indivíduos por classe de cobertura média. Calculou-se o valor da cobertura média de cada espécie. Por meio do teste t, testou-se a significância da diferença entre a cobertura média geral e a cobertura média de cada espécie, conforme o procedimento de Lieberman *et al.* (1995).

Foi feita, também, a distribuição do número de clareiras pelas classes de tamanho dessas clareiras. O tamanho foi expresso em percentagem de área que as clareiras representam nas imagens fotográficas digitalizadas. A área de cada clareira foi estimada sendo sobreposta a uma imagem quadriculada com as mesmas dimensões das imagens fotográficas, em que, cada quadrículo representava 1% de área. Foram utilizadas apenas as imagens de agosto, pois, nelas, todas as parcelas estão representadas, enquanto que faltaram 10 imagens fotográficas do mês de janeiro.

Solos – Foram retiradas amostras compostas de solo, em cada parcela do componente herbáceo-arbustivo, na profundidade de 0 a 10 cm da superfície, mediante o uso de um trado de solo.

Os teores de fósforo (P) e potássio (K) foram determinados utilizando-se extrator de Mehlich 1. Alumínio (Al), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) tiveram seus teores determinados utilizando-se como extrator KCl 1 mol/L. Foram calculados os valores de pH, da soma de bases, da capacidade de troca de cátions, da saturação de bases e da porcentagem de carbono orgânico. As análises das amostras de solo foram feitas no Laboratório de Análises de Solos do Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa.

Análise de correspondência canônica – Com os dados fitossociológicos e dados ambientais, construíram-se matrizes para análises de estatística multivariada dos fatores ambientais caracterizados por variáveis independentes. A matriz de dados que utilizou as espécies como variáveis foi feita com o número de indivíduos por parcela das 28 espécies que constituíram mais de 75% do VI do estrato herbáceo-arbustivo

(J.A.A. Meira-Neto, dados não publicados). Na matriz que utilizou dados ambientais como variáveis, foram utilizados os teores das amostras de solo de cada parcela. Os valores médios das coberturas de janeiro e agosto, para cada parcela foram incluídos na matriz de dados ambientais. Todos os dados ambientais estavam em escala linear e sem valores excessivamente discrepantes, o que permitiu que as análises fossem feitas sem transformações. Essas matrizes foram feitas no formato condensado Cornell para servirem de arquivos de entrada de dados para as análises segundo procedimento proposto por Ter Braak (1988). O método de estatística multivariada escolhido foi a análise de correspondência canônica (CCA), efetuado pelo programa Canoco (Ter Braak 1986; 1987; 1988).

Foram calculados os coeficientes de correlação de Pearson (Sounis 1975; Gilbert 1976) entre os valores de cobertura, teores de P, K, Al, Ca, e Mg e entre esses e os eixos de ordenação gerados com as espécies como variáveis e com os fatores ambientais como variáveis. Foram calculadas as correlações entre os eixos de ordenação. Para cada correlação, entre as variáveis ambientais entre si, entre as variáveis ambientais e os eixos de ordenação e entre os eixos de ordenação entre si, testou-se, pelo teste t, a hipótese nula de que r (coeficiente de correlação populacional) fosse igual a zero e, então, não haveria significância nas correlações, pois essas seriam devidas ao acaso (Gilbert 1976).

Calcularam-se os autovalores e a variância explicada de cada eixo de ordenação. Foi efetuado o teste de permutação de Monte Carlo para a determinação do nível de significância do principal eixo de ordenação canônica (Ter Braak 1988).

Resultados e discussão

Medições de cobertura – Foram criados arquivos de imagens a partir das fotografias feitas em janeiro e em agosto para cada uma das 100 parcelas. Com esses arquivos foi calculada a cobertura do dossel acima de cada parcela para os meses de janeiro e agosto, bem como a cobertura média entre esses meses. Para 10 parcelas só foram considerados os arquivos das imagens de agosto, pois as imagens de janeiro dessas parcelas tiveram influência da luz direta do sol. É o caso das parcelas 4, 5, 13, 23, 37, 42, 61, 81, 88 e 94 (J.A.A. Meira-Neto, dados não publicados).

Foram feitas curvas de distribuição de frequência do número de parcelas pelas classes de valores de

cobertura para os meses de janeiro e de agosto (Fig. 2). A curva obtida para janeiro assemelhou-se a uma curva normal, apresentou desvio para a esquerda (assimetria negativa) e teve a classe de cobertura de 80-85% com o maior número de parcelas. A curva obtida para agosto também se assemelhou, no formato, a uma curva normal, porém, teve leve desvio para a direita (assimetria positiva) e apresentou a classe de cobertura de 65-70% com o maior número de parcelas.

A cobertura média por parcela no mês de janeiro foi de 73,15%, e no mês de agosto foi de 71,14%. Foi realizado o teste t para testar se houve diferenças entre as médias de cobertura dos meses de janeiro e de agosto. Com um desvio padrão para as duas amostras igual a 10,84%, N de janeiro igual a 90 e N de agosto igual a 100, o valor de t calculado foi 1,27. Portanto, não houve diferença significativa entre os valores de cobertura para os meses de janeiro e de agosto em nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$).

As distribuições de frequência de parcelas pelas classes de cobertura em janeiro e em agosto não foram significativamente diferentes segundo o resultado do teste X^2 , com 10 graus de liberdade, pelo qual X^2 teve valor igual a 10,34, menor que o valor limite de 18,3 para $\alpha=0,05$.

Por não haver significância na diferença entre os valores das médias de cobertura entre os meses de janeiro e agosto, calculou-se a cobertura média entre os dois valores, de janeiro e de agosto, de cada parcela. Fez-se a distribuição do número de parcelas pelas classes dos valores médios de cobertura de agosto e de janeiro. A curva apresentada se assemelha à curva normal, embora seja bimodal e com leve desvio para a esquerda (Fig. 3).

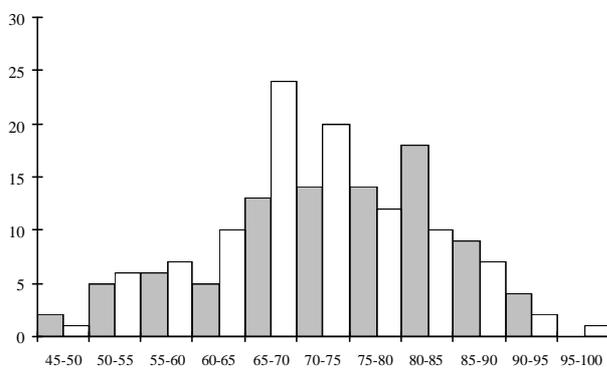


Figura 2. Distribuição do número de parcelas pelas classes de valor de cobertura para os meses de agosto/1993 e janeiro/1994, em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. No eixo y está o número de parcelas. No eixo x estão as classes de valor de cobertura, em percentagem. ■ = janeiro; □ = agosto.

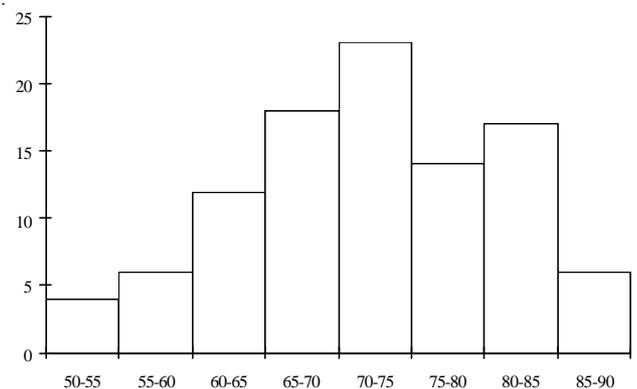


Figura 3. Distribuição do número de parcelas pelas classes de valor de cobertura média entre os meses de agosto/1993 e janeiro/1994, em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. No eixo y está o número de parcelas. No eixo x estão as classes de valor de cobertura média, em percentagem.

Como o valor médio de cobertura de janeiro e agosto de cada parcela foi atribuído a cada indivíduo nela amostrado, calculou-se a cobertura média dos indivíduos na amostra, que foi 72,12%, com um desvio padrão de 8,17%. A curva do número de indivíduos por classes de cobertura média foi muito parecida com aquela do número de parcelas por classes de cobertura média (Fig. 4).

A distribuição do número de unidades amostrais (parcelas) pelas classes de cobertura mostraram curvas unimodais com pequenos desvios à direita (agosto) ou à esquerda (janeiro), quando comparadas à curva normal, e revelaram não haver diferença estatística entre suas médias ou entre suas distribuições no mês de janeiro e no mês de agosto, mesmo em se tratando de uma floresta estacional semidecidual. Publicover & Vogt (1991) demonstraram, por meio de

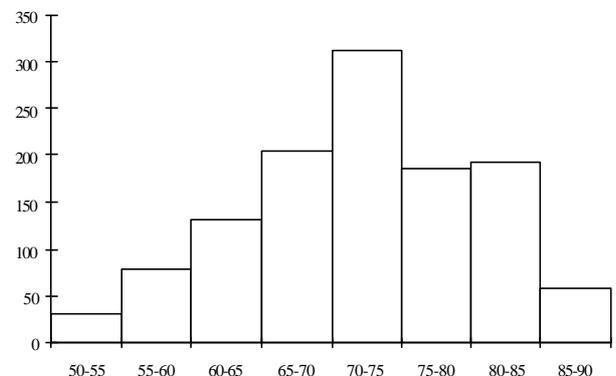


Figura 4. Distribuição do número de indivíduos pelas classes de valor de cobertura média entre os meses de agosto/1993 e janeiro/1994, em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. No eixo y está o número de indivíduos. No eixo x estão as classes de valor de cobertura média, em percentagem.

um modelo criado com dados fitossociológicos das florestas da Estação Biológica La Selva, na Costa Rica, que a distribuição do número de indivíduos por classes do índice de sombreamento do dossel (Lieberman *et al.* 1989) segue o modelo normal. Embora as distribuições de valores de cobertura observadas em Viçosa e em La Selva tenham como origem metodologias diferentes, mostram que a distribuição da cobertura num mesmo estrato florestal assemelha-se à uma curva normal. Os resultados da distribuição de frequência de parcelas pelos valores de cobertura encontrados para a Mata da Silvicultura derivam da ocorrência de numerosas clareiras (*sensu* Brokaw 1982), dos mais variados tamanhos que surgem entre as copas das árvores.

Brokaw (1982), nas florestas tropicais da Ilha de Barro Colorado, Panamá, fez a distribuição de frequência das clareiras por suas classes de tamanho em área, encontrando curva com forma de J invertido em que clareiras com grandes áreas eram pouco numerosas enquanto as clareiras com pequena área eram muito numerosas. Yavitt *et al.* (1995) chegaram a resultados semelhantes, também na Ilha de Barro Colorado. A distribuição das clareiras da Mata da Silvicultura pelo tamanho relativo que representavam da área da imagem fotográfica, também descreveu uma curva em forma de J invertido (Fig. 5) confirmando os resultados de Brokaw (1982) e de Yavitt *et al.* (1995).

Ao analisar os dados de distribuição do número de parcelas pelas classes de cobertura em conjunto com a distribuição do número de clareiras por suas classes de tamanho, torna-se evidente que a cobertura é função não apenas dos tamanhos das clareiras, mas do número com que ocorrem ao comporem o

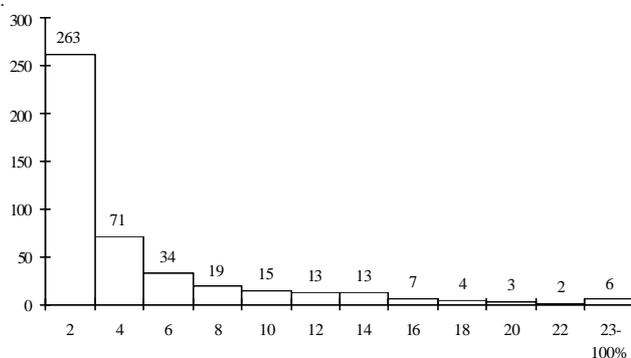


Figura 5. Distribuição do número de clareiras pelas classes de tamanho relativo no mês de agosto/1993, em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. No eixo y está o número de clareiras. No eixo x estão os centros das classes de tamanho relativo (%).

hemisfério luminoso em cada ponto da floresta. As curvas descritas por essas distribuições de frequências demonstradas por Brokaw (1982), Publicover & Vogt (1991) e Yavitt *et al.* (1995), confirmadas neste trabalho, sugerem um padrão de distribuição normal para os valores de cobertura no interior de florestas tropicais e, juntamente com a curva em forma de J invertido da distribuição de tamanho relativo das clareiras, podem ser consideradas modelos para a explicação do comportamento do dossel em florestas tropicais ombrófilas ou semidecíduas.

Com o valor de cobertura para cada indivíduo, calculou-se a cobertura média para cada espécie que tivesse pelo menos dois indivíduos. Sabendo-se que a cobertura média individual da amostra é 72,12% e que o desvio padrão é de 8,17%, foi feito o teste t para verificar a significância das diferenças entre as médias dos valores de cobertura de cada espécie e a média de valor de cobertura individual da amostra. Os resultados mostram que seis das 80 espécies analisadas tiveram médias significativamente diferentes daquela da amostra. *Heisteria silviani*, uma espécie arbórea, teve suas plântulas e indivíduos jovens com cobertura média de 81,68%, que é significativamente maior que a da amostra ao nível de 1%. *Calathea brasiliensis* e *Psychotria conjugens* também obtiveram médias superiores à da amostra, ao nível de significância de 5%, com valores de 82,79% e 74,73%, respectivamente. *Olyra micrantha*, *Lacistema pubescens* e *Pteris denticulata* apresentaram médias inferiores à da amostra ao nível de 5% de significância, com valores de 70,78%, 65,15% e 56,47%, respectivamente. As 74 espécies restantes não apresentaram médias significativamente diferentes da média da amostra ao nível de 5%. Entretanto, deve-se levar em consideração as espécies que obtiveram médias diferentes da amostral aos níveis de 10% e 20%, pois, se não se pode afirmar que possuem médias significativamente diferentes da média amostral, tampouco se pode afirmar que sejam indiferentes à percentagem de cobertura do dossel. As espécies que apresentaram coberturas médias maiores que a da amostra aos níveis de 10% e 20% foram *Prunus sellowii*, *Beloperone monticola*, *Maranta ruiziana*, *Jacaranda macrantha*, *Anadenanthera colubrina*, *Eugenia leptoclada*, *Mollinedia floribunda*, *Psychotria higrphiloides*, *Psychotria hastisepala* e *Piper lucaeum*. As espécies que apresentaram coberturas médias menores que a da amostra aos níveis de 10% e 20% foram *Palicourea guianensis*, Lauraceae sp. 1, *Piptadenia gonoacantha*, *Psychotria malaneoides*, *Digitaria*

sanguinale, *Machaerium brasiliense* e *Maytenus robusta* (Tab. 1).

Os resultados obtidos pela análise estatística da significância das diferenças entre as médias dos valores de cobertura das espécies e a média do valor de cobertura individual na amostra revelaram que a maior

parte das espécies não tem preferências significativas estatisticamente a um determinado regime de cobertura. Das 80 espécies analisadas, apenas três espécies (3,75%) tiveram preferências significativas para ambientes mais sombreados e outras três (3,75%) para ambientes menos sombreados do sub-bosque. Esses

Tabela 1. Teste t de significância das diferenças entre as médias dos valores de cobertura de cada espécie com mais de dois indivíduos e a média de cobertura individual da amostra fitossociológica do estrato herbáceo-arbustivo em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. Sign. = Nível de significância; N = número de indivíduos; M = média (%); T = índice do teste t *student*. Espécies arranjadas em ordem decrescente pelos índices do teste t.

| Espécies | Sign. | N | M | T |
|---|-------|-----|--------|--------|
| <i>Heisteria silviani</i> Schwacke | 0.01 | 12 | 81.683 | 4.053 |
| <i>Calathea brasiliensis</i> Koern. | 0.05 | 5 | 82.790 | 2.919 |
| <i>Psychotria conjugens</i> Muell. Arg. | 0.05 | 80 | 74.728 | 2.850 |
| <i>Prunus sellowii</i> Koehne | 0.10 | 4 | 84.646 | 3.066 |
| <i>Beloperone monticola</i> Nees | 0.10 | 6 | 79.447 | 2.195 |
| <i>Maranta ruiziana</i> Koern | 0.20 | 3 | 82.335 | 2.165 |
| <i>Jacaranda macrantha</i> Cham. | 0.20 | 5 | 79.007 | 1.884 |
| <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan | 0.20 | 7 | 77.936 | 1.882 |
| <i>Eugenia leptoclada</i> Berg | 0.20 | 7 | 77.898 | 1.870 |
| <i>Mollinedia floribunda</i> Tul. | 0.20 | 7 | 77.854 | 1.855 |
| <i>Psychotria hygrophiloides</i> Benth. | 0.20 | 18 | 75.408 | 1.705 |
| <i>Psychotria hastisepala</i> Muell. Arg. | 0.20 | 22 | 75.080 | 1.696 |
| <i>Piper lucaeum</i> Kunth | 0.20 | 271 | 72.906 | 1.575 |
| <i>Miconia</i> aff. <i>pseudonervosa</i> Cogn. | | 3 | 79.223 | 1.505 |
| <i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart. ex Benth. | | 5 | 77.613 | 1.502 |
| <i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer | | 5 | 76.954 | 1.322 |
| <i>Geissomeria longiflora</i> Lindl. | | 2 | 79.014 | 1.192 |
| <i>Tovomitopsis saldanhae</i> Engl. | | 3 | 76.858 | 1.003 |
| <i>Eugenia</i> cf. <i>gardneriana</i> Berg | | 4 | 76.180 | 0.993 |
| <i>Machaerium stipitatum</i> Vog. | | 2 | 77.013 | 0.846 |
| <i>Trichilia catigua</i> A. Juss. | | 5 | 75.020 | 0.792 |
| <i>Siparuna guianensis</i> Aubl. | | 38 | 73.169 | 0.787 |
| <i>Piper viçosanum</i> Yuncker | | 11 | 73.963 | 0.746 |
| <i>Guarea pendula</i> Ramalho Pinheiro & Pennington | | 5 | 74.669 | 0.696 |
| <i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E. St. John | | 2 | 76.123 | 0.692 |
| <i>Ocotea pubescens</i> Mez | | 4 | 74.724 | 0.636 |
| <i>Miconia latecrenata</i> Naud. | | 2 | 75.631 | 0.607 |
| <i>Albizzia polycephala</i> (H.B.K.) Killip | | 19 | 73.196 | 0.571 |
| <i>Rudgea lanceolata</i> Benth. | | 16 | 72.706 | 0.284 |
| <i>Brosimum sellowii</i> Koehne | | 2 | 73.652 | 0.264 |
| <i>Maranta bicolor</i> Ker-Gawl. | | 2 | 73.400 | 0.220 |
| <i>Maytenus aquifolium</i> Mart. | | 3 | 72.856 | 0.155 |
| <i>Allophyllus sericeus</i> (Camb.) Radlk. | | 7 | 72.488 | 0.117 |
| <i>Pseudoptadenia contorta</i> (DC.) Lewis & Lima | | 11 | 72.297 | 0.070 |
| Rubiaceae sp. | | 2 | 72.211 | 0.015 |
| <i>Rudgea leiocarpoides</i> Muell. Arg. | | 2 | 71.952 | -0.029 |
| <i>Ixora bahiensis</i> Benth. | | 19 | 72.029 | -0.051 |
| <i>Swartzia elegans</i> Schott | | 3 | 71.770 | -0.075 |
| <i>Casearia ulmifolia</i> Camb. | | 6 | 71.587 | -0.161 |
| <i>Trattinnickia ferruginea</i> Kuhlm. | | 2 | 70.584 | -0.266 |
| <i>Machaerium floridum</i> Ducke | | 2 | 70.439 | -0.291 |
| <i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) Burger | | 15 | 71.474 | -0.308 |
| <i>Ocotea dispersa</i> Mez | | 8 | 70.997 | -0.390 |
| <i>Allophyllus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk. ex Warm. | | 3 | 70.266 | -0.394 |
| <i>Faramea multiflora</i> A. Rich. | | 7 | 70.892 | -0.399 |
| Pteridophyta indeterminada | | 3 | 70.103 | -0.428 |

continua

Tabela 1 (continuação)

| Espécies | Sign. | N | M | T |
|---|-------|------|--------|--------|
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eckl.) Engl. | | 8 | 70.791 | -0.461 |
| <i>Inga affinis</i> DC. | | 4 | 70.169 | -0.478 |
| <i>Piper boucheanum</i> C.DC. | | 34 | 71.338 | -0.561 |
| <i>Psychotria sessilis</i> (Vell.) Muell. Arg. | | 60 | 71.508 | -0.585 |
| <i>Myrcia falax</i> DC. | | 17 | 70.960 | -0.588 |
| <i>Apuleia leiocarpa</i> Macbride | | 6 | 69.957 | -0.650 |
| <i>Bambusa tuldooides</i> Munro | | 10 | 70.397 | -0.668 |
| <i>Pteris decurrens</i> Pr. | | 2 | 68.000 | -0.714 |
| <i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Rosc. | | 2 | 67.783 | -0.751 |
| <i>Marlierea</i> sp. | | 2 | 67.633 | -0.777 |
| <i>Platypodium elegans</i> Vog. | | 3 | 68.367 | -0.786 |
| <i>Mabea fistulifera</i> Mart. | | 3 | 68.164 | -0.839 |
| <i>Aparisthium cordatum</i> Baill. | | 21 | 69.997 | -1.193 |
| <i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq. | | 19 | 69.862 | -1.207 |
| <i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth | | 5 | 67.547 | -1.253 |
| <i>Wedelia</i> cf. <i>paludosa</i> DC. | | 7 | 67.990 | -1.339 |
| <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. | | 6 | 68.833 | -1.361 |
| <i>Eugenia stictosepala</i> Mart. ex DC. | | 3 | 65.634 | -1.376 |
| <i>Carpotroche brasiliensis</i> Endl. | | 3 | 65.481 | -1.408 |
| <i>Vernonia diffusa</i> Less. | | 2 | 63.131 | -1.557 |
| <i>Miconia sellowiana</i> Naud. | | 4 | 65.664 | -1.582 |
| <i>Attalea dubia</i> Burret | | 3 | 64.280 | -1.663 |
| <i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw. | | 3 | 63.861 | -1.752 |
| <i>Nectandra psammophila</i> Nees & Mart. ex Nees | | 2 | 56.902 | -2.635 |
| <i>Maytenus robusta</i> Reiss. | 0.20 | 4 | 65.237 | -1.686 |
| <i>Machaerium brasiliense</i> Vog. | 0.20 | 3 | 62.923 | -1.951 |
| <i>Digitaria sanguinalis</i> (Burm. f.) Scop. | 0.10 | 12 | 67.855 | -1.810 |
| <i>Psychotria malaneiodes</i> Muell.Arg. | 0.10 | 6 | 64.277 | -2.353 |
| <i>Piptadenia gonoacantha</i> Macbride | 0.10 | 4 | 59.661 | -3.051 |
| Lauraceae sp. 1 | 0.10 | 3 | 51.932 | -4.281 |
| <i>Palicourea guianensis</i> Aubl. | 0.10 | 7 | 65.945 | -2.001 |
| <i>Olyra micrantha</i> H.B.K. | 0.05 | 178 | 70.784 | -2.190 |
| <i>Lacistema pubescens</i> Mart. | 0.05 | 9 | 65.147 | -2.563 |
| <i>Pteris denticulata</i> Sw. | 0.05 | 5 | 56.466 | -4.286 |
| Total | | 1193 | 72.125 | |

resultados são semelhantes àqueles encontrados numa floresta tropical da Costa Rica por Lieberman *et al.* (1995) para indivíduos arbóreos, com mais de 10 cm diâm. caulinar à altura do peito, tendo cada espécie seu índice de sombreamento de dossel médio comparado à média geral desse índice na amostra. No estudo realizado na Costa Rica, que relacionou 104 espécies, foram encontradas nove espécies (8,65%) com preferência à plena luz e cinco (4,8%) com preferência a ambientes mais sombreados. Evidentemente, não cabe aqui comparar o comportamento de árvores desenvolvidas com o de plântulas, indivíduos jovens, plantas herbáceas e arbustivas de sub-bosque, quanto à intensidade luminosa. Porém, tem lugar a comparação entre a distribuição das espécies ao longo da amplitude da variação do ambiente luminoso nesses

diferentes estratos florestais e suas diferenças em relação às médias da amostra. Segundo o raciocínio de Lieberman *et al.* (1995), a maioria das espécies desses diferentes estratos, de diferentes florestas neotropicais estaria apta a ocupar a maior parte da amplitude de variação luminosa de seus ambientes. Assim, as características pedológicas teriam a maior responsabilidade pela variação da distribuição das diferentes populações.

As relações entre o componente herbáceo-arbustivo e o ambiente luminoso em florestas estacionais semidecíduais brasileiras já foram abordadas de maneira descritiva e sem análises estatísticas, por P.M. Andrade (dados não publicados) e L.C. Bernacci (dados não publicados). C.S. Zickel (dados não publicados) fez medições de luminosidade

em cada parcela dos estudos fitossociológicos do estrato herbáceo realizados em Brotas e em Campinas, mas não os correlacionou à vegetação amostrada. Assim, torna-se difícil estabelecer comparações entre esses trabalhos e este, com respeito à luminosidade e sua influência no estrato herbáceo-arbustivo.

Solos – A análise de solos mostrou que, na maior parte da Mata da Silvicultura, predominam solos distróficos com baixos teores de nutrientes (soma de bases) e altos teores de prótons e Al trocável (H+Al). Não se enquadram nesse padrão os solos encontrados nas parcelas 91 a 100, os quais apresentaram somas de bases maiores ou similares aos teores de H+Al, não sendo considerados distróficos. Essas parcelas, em que os solos são mais férteis, estão num trecho plano em altitude pouco menor que das outras parcelas.

Os resultados obtidos das análises de amostras do solo da Mata da Silvicultura estão em conformidade com o padrão da distribuição de solos na região de Viçosa descrito por G.F. Corrêa (dados não publicados). Nas porções mais altas e inclinadas, que compõem a maior parte da área da Mata da Silvicultura, os solos se apresentaram distróficos e com altos teores de Al trocável. É nessa posição topográfica que ocorre o Latossolo Vermelho-Amarelo álico, segundo G.F. Corrêa (dados não publicados). Esse mesmo autor relata que nas baixadas e nos terrenos planos ocorre o solo Podzólico (Argissolo) Vermelho-Amarelo Câmbico fase terraço, mais fértil, menos ácido e com baixos teores de Al trocável.

É nesse último tipo de solo que estão alocadas as parcelas 91 a 100, pois, além da mesma posição topográfica, a composição química do solo se mostra muito semelhante à composição encontrada por G.F. Corrêa (dados não publicados) para o solo Podzólico (Argissolo) Vermelho-Amarelo Câmbico fase terraço. As demais parcelas encontram-se em terrenos de Latossolo Vermelho-Amarelo álico, constatação feita também pela posição topográfica e pela composição química segundo os dados de G.F. Corrêa (dados não publicados).

Análise de correspondência canônica – Pela análise de correspondência canônica foram calculados quatro eixos de ordenação utilizando as espécies como variáveis. Outros quatro eixos foram calculados utilizando os fatores ambientais como variáveis. A combinação do 1º eixo das espécies como variáveis com o 1º eixo dos fatores ambientais como variáveis forneceu a ordenação de espécies e parcelas no 1º eixo de ordenação canônica. O primeiro eixo de

ordenação canônica mostrou que obtiveram os maiores escores positivos *Piper lucaeanum*, *Casearia ulmifolia* e *Piper viçosanum* e os maiores escores negativos *Rhynchospora exaltata*, *Palicourea guianensis*, *Psychotria higrphiloides*, *Alchornea cordata*, *Guarea pendula* e *Faramea multiflora* (Fig. 6). O primeiro eixo de ordenação canônica atribuiu os mais altos escores positivos às parcelas 91 a 99 e os maiores escores negativos às parcelas 33, 30, 84 e 31 (Fig. 7). Os escores das variáveis ambientais para o primeiro eixo de ordenação, canônica foram de 406 para Mg, 396 para Ca, 318 para K, 61 para F, 34 para cobertura e -322 para Al. O coeficiente de correlação de Pearson entre o primeiro eixo de ordenação das espécies como variáveis e o primeiro eixo de ordenação dos fatores ambientais como variáveis foi de 0,96, considerado acentuado e significativo estatisticamente em nível de 1%. O primeiro eixo de ordenação canônica explicou 67% da variância observada, e per fez um autovalor de 0,784.

O teste de permutação de Monte Carlo mostrou que a probabilidade de encontrar ao acaso um autovalor igual ou maior que o obtido pelo primeiro eixo de ordenação canônica (0,784), com o mesmo número de variáveis utilizadas nesta análise, é inferior a 1% ($\alpha=0,01$).

No segundo eixo de ordenação canônica, as espécies que obtiveram os maiores escores positivos foram *Rhynchospora exaltata*, *Apuleia leiocarpa*, *Palicourea guianensis* e *Alchornea cordata* e as que obtiveram os maiores escores negativos foram *Heisteria silviani*, *Calathea brasiliensis* e *Piper viçosanum* (Fig. 6). As parcelas que obtiveram os maiores escores positivos no segundo eixo de ordenação canônica foram as de número 26, 32, 40, 36, 33, 31 e 84 e as que obtiveram os maiores escores negativos foram as de número 47, 2, 10, 43 e 6 (Fig. 7). Para o segundo eixo de ordenação canônica os escores foram de 197 para Al, 47 para P, 8 para Ca, -30 para Mg, -108 para K e -189 para cobertura (Fig. 6 e 7). Foi ao longo do segundo eixo de ordenação canônica que houve maior dispersão das espécies e parcelas que obtiveram escores negativos no primeiro eixo (Fig. 6 e 7). Entre o segundo eixo de ordenação das espécies como variáveis e o segundo eixo de ordenação dos fatores ambientais como variáveis, foi obtido coeficiente de correlação de 0,68, considerado acentuado e significativo estatisticamente ($\alpha=0,01$). O segundo eixo de ordenação canônica teve um autovalor de 0,173 e respondeu por 14,9% da variância, que juntamente com o primeiro eixo canônico, explicou 82,3% da variância observada.

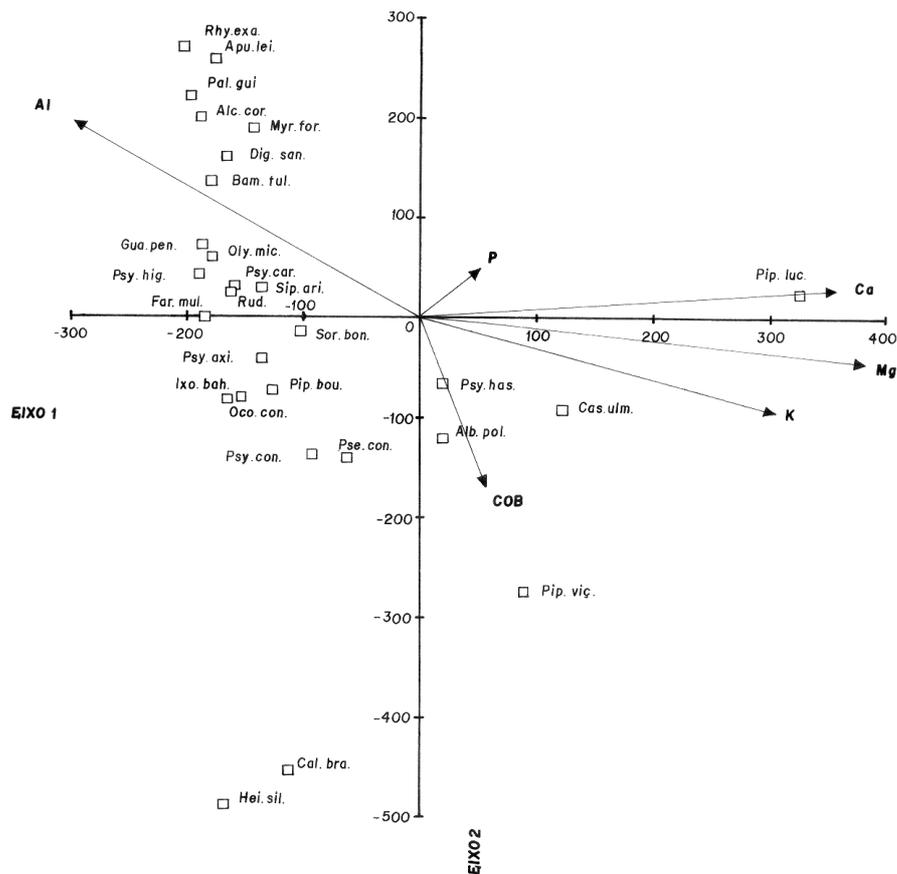


Figura 7. Expressão gráfica dos escores (Tab. 5) das 100 parcelas da fitossociologia do componente herbáceo-arbustivo em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil, nos dois principais eixos de ordenação da análise de correspondência canônica. As variáveis ambientais estão representadas por vetores: cobertura - COB, alumínio - Al, fósforo - P, cálcio - Ca, magnésio - Mg, potássio - K.

1% ($\alpha=0,01$). Já, a correlação negativa da variável K e o segundo eixo de ordenação gerado com as espécies como variáveis não foi significativa ao nível de 5% ($\alpha=0,05$). As correlações encontradas entre os fatores ambientais revelam que cobertura e Al estão significativamente correlacionados negativamente ($\alpha=0,05$). O Al mostrou correlação negativa e significativa com K, Ca, Mg e P em nível de significância de $\alpha=0,01$. O P revelou correlação positiva e significativa com o Mg ao nível de 5% ($\alpha=0,05$). Ca, Mg e K mostraram alta e significativa ($\alpha=0,01$) correlação positiva entre si.

Embora expliquem, conjuntamente, apenas 14,5% da variância observada, os terceiros e quartos eixos de ordenação mostraram alto coeficiente de correlação, negativo e positivo, respectivamente, com P, ao nível de 1% ($\alpha=0,01$) de significância. Os escores dos fatores ambientais no terceiro eixo de ordenação canônica foram 92 para K, 91 para Al, 71 para cobertura, 27 para Ca, -16 para Mg e -163 para P. Os

escores desses fatores no quarto eixo canônico foram 182 para P, 80 para K, 53 para cobertura, 15 para Mg, -4 para Ca e -13 para Al. *Sorocea bonplandii* e *Psychotria hastisepala* apresentaram escores próximos aos de P no terceiro e quarto eixos canônicos e estão associadas aos maiores teores desse nutriente.

Foi possível detectar cinco blocos de espécies na dispersão dos pontos gerada pela disposição ortogonal dos dois principais eixos de ordenação canônica. O maior bloco, formado pelas espécies *Rhynchospora exaltata*, *Apuleia leiocarpa*, *Palicourea guianensis*, *Alchornea cordata*, *Myrcia falax*, *Digitaria sanguinale*, *Bambusa tuldoides*, *Guarea pendula*, *Psychotria higrophiloides*, *Olyra micrantha*, *Psychotria carthagenensis*, *Siparuna guianensis* e *Rudgea lanceolata*, ocorreu associado a altos teores de alumínio trocável, baixos teores de cálcio, magnésio e potássio trocáveis e baixos valores de cobertura. O segundo maior bloco, formado por *Sorocea bonplandii*, *Psychotria sessilis*, *Piper boucheanum*,

Ocotea dispersa, *Ixora bahiensis*, *Psychotria conjugens* e *Pseudopiptadenia contorta*, mostrou associação com valores medianos de Al, baixos teores de Ca, Mg e K e valores medianos a altos de cobertura. O terceiro bloco, formado por *Psychotria hastisepala*, *Albizzia polycephala*, *Casearia ulmifolia* e *Piper viçosanum* associou-se a valores medianos a altos de cobertura, teores medianos a altos de Ca, Mg e K e baixos teores de Al. O quarto bloco, representado por *Heisteria silviani* e *Calathea brasiliensis* está associado a altos valores de cobertura. *Piper lucaeanum*, o quinto bloco, mostrou-se associado fortemente a altos teores de Ca, Mg e K e a baixos teores de Al (Fig. 6).

Ao analisar o primeiro eixo de ordenação canônica, que respondeu por 67% da variância observada, torna-se notória a influência dos teores de Ca, Mg, K e Al na dispersão das espécies e das parcelas ao longo da ordenação. Esses parâmetros edáficos foram os maiores responsáveis pela variabilidade encontrada no estrato herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura, confirmando as afirmativas de Lieberman *et al.* (1995) quanto à maior importância das variáveis do solo na definição dos nichos ecológicos das espécies de plantas nas florestas tropicais. Ainda, segundo Lieberman *et al.* (1995), a maioria das espécies do componente arbóreo tem distribuição ao acaso pela amplitude de variação da luminosidade. Esses resultados também corroboram a afirmativa de Brokaw & Busing (2000) de que a ocorrência de espécies em clareiras se deve mais ao acaso do que à adaptabilidade às condições de luz em clareiras. A análise da distribuição das parcelas do estrato herbáceo-arbustivo pelas classes de valores de cobertura mostraram curva da distribuição de frequência semelhante àquela encontrada por Lieberman *et al.* (1995). Também, foi visto que os resultados da análise dos valores de cobertura do dossel para as espécies do sub-bosque herbáceo-arbustivo da mata da Silvicultura são similares àqueles encontrados por Lieberman *et al.* (1995), utilizando o índice de sombreamento do dossel numa floresta costarriquenha. Essa semelhança permite que se façam alguns comentários, expostos a seguir, a respeito da análise estatística para valores de cobertura e da análise de correspondência canônica. O segundo eixo de ordenação canônica, que polarizou os teores de Al com os valores de cobertura, mostrou que *Olyra micrantha* e *Psychotria conjugens*, possuidoras de médias de cobertura diferentes estatisticamente da média da amostra, não se encontram polarizadas, como

ocorreu com *Heisteria silviani* e *Calathea brasiliensis*, que também apresentaram médias dos valores de cobertura diferentes da média da amostra. Houve várias espécies com maiores escores positivos que *Olyra micrantha* e maiores escores negativos que *Psychotria conjugens*. A grande diferença entre essas duas espécies e as outras que não obtiveram significância estatística nas diferenças entre suas coberturas médias e a cobertura média geral da amostra está no número de indivíduos. *Olyra micrantha* (n=178) e *Psychotria conjugens* (n=80) obtiveram significância nas pequenas diferenças entre suas médias de valor de cobertura e a média da amostra. Já espécies como *Rhynchospora exaltata* (n=5) e *Digitaria sanguinalis* (n=12) não obtiveram significância em diferenças maiores entre as médias, pelo baixo número de indivíduos. O mesmo comentário é válido para os resultados de Lieberman *et al.* (1995). Assim, os resultados do segundo eixo de ordenação canônica confirmam a preferência de *Olyra micrantha* a ambientes com menores valores de cobertura e de *Heisteria silviani*, *Calathea brasiliensis* e *Psychotria conjugens* a ambientes com maiores valores de cobertura, mas mostram que a maior parte das espécies ordenadas também têm suas preferências em relação à cobertura, embora sem confirmação estatística.

A análise da correlação de Pearson entre as variáveis e os eixos de ordenação não canônicos mostrou que, para os dois eixos que compuseram o primeiro eixo canônico, apenas as correlações com as variáveis pedológicas se mostraram acentuadas, positivamente ou negativamente, e significativas estatisticamente, mostrando a maior influência das variáveis de solo. Apenas P e cobertura não obtiveram correlações estatisticamente significativas com os dois primeiros eixos não canônicos. Os dois segundos eixos não canônicos mostraram a polarização entre os teores de Al e os valores de cobertura, o que equivale à afirmação de que quanto mais álcico o solo, menor cobertura do dossel ele suportará. A variação do teor de P não mostrou ser de grande importância na variância observada na amostra, aparecendo significativamente correlacionada aos terceiro e quarto eixos de ordenação canônica e influenciando a dispersão de duas espécies, *Sorocea bonplandii* e *Psychotria hastisepala*.

Quanto aos blocos de espécies que foram identificados, segundo as condições ambientais médias que ocupam, é necessário salientar que seus limites são arbitrários (Whittaker 1982). Mesmo com limites estabelecidos subjetivamente, esses blocos agrupam

espécies que possuem nichos ecológicos com maiores sobreposições entre si, considerando-se as condições ambientais avaliadas. Quanto maior for o grupo e mais agrupadas aparecerem as espécies na dispersão pelos dois principais eixos de ordenação, maior será o potencial de competição entre elas.

O uso da fotogrametria do dossel mostrou-se viável para estudos indiretos do ambiente luminoso no nível do estrato herbáceo-arbustivo de florestas tropicais, pois, mostrou as mesmas curvas-padrão encontradas na literatura para as distribuições de frequência do número de parcelas por classes dos valores de luminosidade e do número de clareiras por classes dos tamanhos das clareiras em florestas tropicais.

A não existência de diferenças estatísticas entre os valores médios de cobertura, bem como entre a distribuição da cobertura no sub-bosque herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura, nos meses de janeiro e de agosto, revela que, mesmo sendo uma floresta estacional semidecidual, o dossel dessa floresta atua homogeneamente como anteparo da luminosidade para o estrato herbáceo-arbustivo durante o período de seca e durante a estação chuvosa. Portanto, as fotografias para estimativa de cobertura podem ser feitas numa única vez, em qualquer estação climática.

As curvas das distribuições do número de clareiras pelo tamanho de clareiras, em forma de J invertido, e do número de parcelas pelas classes de seus valores de cobertura, que seguem o modelo normal com leves desvios à direita ou à esquerda, podem ser consideradas como padrões para o entendimento do dossel como anteparo à luminosidade do hemisfério celeste em florestas tropicais ombrófilas ou semidecíduas.

As espécies *Heisteria silviani*, *Calathea brasiliensis* e *Psychotria conjugens* possuem preferência a locais do estrato herbáceo-arbustivo em que há valores de cobertura maiores que o da média da amostra, ou seja, mais sombreados. As espécies *Olyra micrantha*, *Lacistema pubescens* e *Pteris denticulata* possuem preferência a locais menos sombreados em que há valores de cobertura menores que o da média da amostra no estrato herbáceo-arbustivo.

Apenas uma minoria das espécies do estrato herbáceo-arbustivo possui médias de valores de cobertura estatisticamente diferentes do valor da média individual da amostra, fato já observado para espécies de outro estrato de uma floresta panamenha. A maior parte das espécies do estrato herbáceo arbustivo tem médias dos valores de cobertura não diferindo

estatisticamente da média amostral.

Em relação aos solos, as parcelas 91 a 100 localizam-se em solo Podzólico (Argissolo) Vermelho-Amarelo Câmbico fase terraço. As demais parcelas se localizam em Latossolo Vermelho-Amarelo álico.

Os dados relativos à análise de correspondência canônica permitiram constatar que o tipo de solo foi o principal responsável pela dispersão das espécies nos eixos de ordenação canônica.

As variáveis de solo que se mostraram mais importantes na determinação do principal eixo de ordenação canônica foram as maiores concentrações de Mg, Ca e K trocáveis, quando contrapostas às maiores concentrações de alumínio trocável. Os maiores teores de Al trocável contrapuseram-se aos maiores valores de cobertura na determinação do segundo eixo de ordenação canônica do estrato herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura. Portanto, quanto maior o teor de Al trocável no solo, menor é a cobertura do dossel na Mata da Silvicultura. Assim, o teor de Al trocável foi, isoladamente, o principal fator determinante dos mais importantes eixos de ordenação canônica do estrato herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura.

Rhynchospora exaltata, *Apuleia leiocarpa*, *Palicourea guianensis*, *Alchornea cordata*, *Myrcia falax*, *Digitaria sanguinalis*, *Bambusa tuldooides*, *Guarea pendula*, *Psychotria higrphiloides*, *Olyra micrantha*, *Psychotria carthagenensis*, *Siparuna guianensis* e *Rudgea lanceolata* estavam associadas a maiores teores de Al trocável, menores teores de Ca, Mg e K trocáveis e a menores valores de cobertura.

Sorocea bonplandii, *Psychotria sessilis*, *Piper boucheanum*, *Ocotea dispersa*, *Ixora bahiensis*, *Psychotria conjugens* e *Pseudopiptadenia contorta* tiveram preferência por valores medianos de Al trocável, aos menores teores de Ca, Mg e K trocáveis e a valores medianos a altos de cobertura. *Psychotria hastisepala*, *Albizzia polycephala*, *Casearia ulmifolia* e *Piper viçosanum* estiveram associadas a valores medianos a altos de cobertura, teores medianos a altos de Ca, Mg e K trocáveis e baixos teores de alumínio trocável. *Heisteria silviani* e *Calathea brasiliensis* associaram-se a altos valores de cobertura. *Piper lucaeanum* associou-se fortemente aos menores teores de Al trocável e aos maiores teores de Ca, Mg e K. *Sorocea bonplandii* e *Psychotria hastisepala* também se associaram aos maiores teores de P na Mata da Silvicultura.

Os índices de correlação das variáveis ambientais aos eixos de ordenação mostraram que as variáveis

pedológicas tiveram maior influência que a cobertura na determinação dos eixos de ordenação das espécies do estrato herbáceo-arbustivo em condições de sub-bosque. Confirmam, pelo menos em condições de sub-bosque, as afirmações de Lieberman *et al.* (1995) de que as variáveis de solo tenham maior influência que a luminosidade na definição dos nichos ecológicos das espécies de plantas nas florestas tropicais.

A maioria das espécies não se mostra indiferente ao regime de cobertura a que está submetida, assim como não se mostra indiferente aos fatores edáficos. Para valores de cobertura, houve maior amplitude na dispersão das espécies ao longo do segundo eixo de ordenação canônica no qual a cobertura se encontra polarizada opostamente com os teores de alumínio trocável. Podem ocorrer preferências na maioria das espécies por determinados regimes de cobertura, mas sem significância estatística se o número de indivíduos for baixo. A falta da significância, nesse caso, não permite concluir que essas espécies sejam ou não indiferentes ao regime de cobertura. Portanto, para a maioria das espécies do sub-bosque herbáceo-arbustivo da Mata da Silvicultura, não há suficiência estatística que comprove preferência ou não a valores de cobertura diferentes da média da amostra.

Referências bibliográficas

- Anderson, M. 1964. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions. **Journal of Ecology** **52**: 27-41.
- Bravo, C. 1992. **Área Versão 2.1**. Brasília, Departamento de Botânica, Universidade de Brasília.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of Forest Dynamics. **Biotropica** **14**(2): 158-60.
- Brokaw, N.V.L. & Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in Ecology and Evolution** **15**(5): 183-88.
- Chazdon, R.L.; Williams, K. & Field, C.B. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest *Piper* species. **American Journal of Botany** **75**(10): 1459-1471.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1993. Comparative analysis of microhabitat Utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. **Biotropica** **25**(4): 397-407.
- Galston, A.W. 1974. Plant photobiology in the last half-century. **Plant Physiologist** **54**: 427-436.
- Gilbert, N. 1976. **Statistics**. Philadelphia, W.B. Saunders Company.
- Kimes, D.S.; Ranson, K.J. & Smith, J.A. 1980. A Monte Carlo Calculation of the effects of canopy geometry on PhAR absorption. **Photosynthetica** **14**(1): 55-64.
- King, D.A. 1991. Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. **Functional Ecology** **5**: 485-492.
- Lieberman, M.; Lieberman, D. & Peralta, R. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. **Ecology** **70**(3): 550-552.
- Lieberman, M.; Lieberman, D.; Peralta, R. & Hartshorn, G. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology** **11**: 161-178.
- Meira-Neto, J.A.A. & Martins, F.R. 2000a. Estrutura da Mata da Silvicultura, uma floresta estacional semidecidual Montana no município de Viçosa - MG. **Revista Árvore** **24**(2): 151-160.
- Meira-Neto, J.A.A. & Martins, F.R. 2000b. Composição florística do estrato herbáceo-arbustivo de uma floresta estacional semidecidual em Viçosa - MG. **Revista Árvore** **24**(4): 407-416.
- Mitchell, P.L. & Whitmore, T.C. 1993. Use of hemispherical photographs in Forest Ecology. Oxford. **Forestry Institute Occasional Papers** **44**: 1-39.
- Oikawa, T. 1977. Light regime in relation to Plant population Geometry II. Light penetration in a square-planted population. **Botanical Magazine** **90**: 11-22.
- Oikawa, T. & Saeki, T. 1977. Light regime in relation to plant population geometry I. A Monte Carlo simulation of light microclimates within a random distribution foliage. **Botanical Magazine** **90**: 1-10.
- Publicover, D.A. & Vogt, K.A. 1991. Canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests - a comment. **Ecology** **72**(4): 1507-1510.
- Sounis, E. 1975. **Bioestatística**. São Paulo, McGraw-Hill do Brasil Ltda.
- Spiegel, M.R. 1974. **Estatística**. São Paulo, McGraw-Hill do Brasil Ltda.
- Ter Braak, C. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. **Ecology** **67**(5): 1167-1179.
- Ter Braak, C. 1987. The analysis vegetation environment relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetatio** **69**(1): 69-77.
- Ter Braak, C. 1988. **CANOCO- a FORTRAN program of canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1)**. Wageningen, Technical report: LWA-88-02, Statistics Department Wageningen.
- Whittaker, R.H. 1982. **Ordination of plant communities**. The Hague, W. Junk Publishers.
- Yavitt, J.B.; Battles, J.J.; Lang, G.E. & Knight, D.H. 1995. **The canopy gap regime in a secondary neotropical forest in Panama**. Iv.11, p.391-402.