

Universidade Estadual de Campinas



**ASPECTOS DA REGENERAÇÃO DE DUAS ESPÉCIES
ARBÓREAS EM UM FRAGMENTO FLORESTAL DO SUDESTE
BRASILEIRO.**

LUCILENE DANCIGUER

Este exemplar corresponde à redação final
da tese de mestrado apresentada pelo candidato a
Lucilene Danciguer
e aprovada pela Comissão Julgadora.
30/09/96 Fernando R. Martins

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da
Universidade de Campinas, como parte dos
requisitos para obtenção do título de Mestre em
Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. FERNANDO ROBERTO MARTINS

Co-Orientador: Prof. Dr. FLAVIO A. MAES DOS SANTOS

Departamento de Botânica / Instituto de Biologia

Campinas - SP

1996

D195a

29958/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

24652

UNIVERSIDADE	BC
CHAMADA:	17/unicamp
	D195a
NUMERO	01/29958
ROC.	281/97
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
REÇO	84 11 00
ATA	01/05/97
L. CPD	

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

CM-00097691-1

D195a

Danciguer, Lucilene

Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro / Lucilene Danciguer -- Campinas, SP : [s.n.], 1996.

Orientador: Fernando Roberto Martins.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

1. Árvores. 2. Plantas - População. 3. Ecologia vegetal. I. Martins, Fernando Roberto. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 30 de setembro de 1996

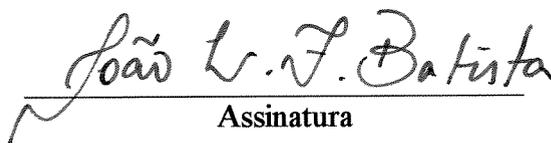
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

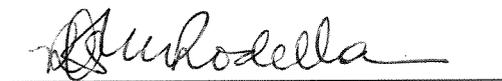
Prof. Dr. Fernando Roberto Martins


Assinatura

Prof. Dr. João L. F. Batista


Assinatura

Profª. Dra. Rita de Cássia S.M. Rodella


Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. Ivany F. M. Válio

Assinatura

*Dedico este trabalho à mãe do Alexandre,
que teve a coragem de me dar mais uma chance.*

A chance de seguir meu caminho.

AGRADECIMENTOS

Aos profs. Fernando Roberto Martins e Flavio Antonio Mães dos Santos pela orientação e sessões de ping-pong científico;

Aos profs. Dr. João Luiz Ferraz Baptista e Dr. Paulo Yoshio Kageyama (USP/ESALQ-Piracicaba) e ao Dr. John DuVall Hay (UnB - Brasília) pela leitura crítica e sugestões;

Ao CNPq pela bolsa de mestrado;

A FAEP/UNICAMP pelo auxílio -ponte;

Ao SAE pela bolsa emergência e em especial à Profa. Dra. Inês Joecks pelo apoio e estímulo;

Ao Renatão motorista pelo auxílio no campo;

A Esmê pelos desenhos;

Aos funcionários do departamento de Biologia;

A Profa. Dra. Tatiana Sendulsky pela identificação dos bambus e por me ensinar a encará-los como parte da floresta;

Ao Jason e a Gisa por todas as horas consumidas na instalação das parcelas no meio dos intermináveis bambus;

Aos bambus pelos colmos e folhas sacrificados em prol dos *Croton*;

Aos bandos de macacos da Santa Genebra pela companhia;

A Fundação José Pedro de Oliveira, pelo acesso à Reserva Municipal de Santa Genebra;

Aos guardas da Santa em especial ao Sr. Isidoro;

Ao departamento de Botânica por aceitar essa antropóloga como aluna;

Aos responsáveis pelos cursos de Ecologia de Campo, em especial de Linhares, Bruce, pela inestimável experiência de vivenciar o conhecimento;

Aqueles que continuam batalhando pela melhoria dos cursos supracitados;

A Lu Passos pela sugestão do tema deste trabalho,

Aos queridos amigos do departamento pelo cotidiano, batalhas, angústias, alegrias e "invejinhas positivas" compartilhadas: Lu Sertão, Teresa Sposito, Ingrid, Claudião pela cantoria, Juli pelo sorriso, Andréa Spina pelo carinho, a Matê, a Dionete, a Rosângela, ao Eduardo carioca, ao Eduardo mineiro, ao Vidal;

A Roberta e a Cibele, quantas saudades...

Ao Alan, nosso assessor para assuntos de informática, ao Ary, nosso assessor para assuntos estatísticos, a Simone, nossa assessora para assuntos de autoestima;

A Inara pelo exemplo de profissionalismo científico e de saber viver;

A Adriana, minha companheira de "Ecologia de Populações de Plantas" pelo espírito crítico, pelo bom humor, pela formação e pelo amor as árvores;

Aos meus irmãozinhos de coração Gisa, Chicão, Paulinho, Miltão, que me aguentaram nos altos e baixos desse mestrado com carinho, conselhos, assessorias, puxões de orelha, alegria, diversão e força, muita força;

Ao Tino, a Cuca e a Teda meus não muito fieis companheiros, pela companhia ao pé da escrivaninha e pelas risadas;

A minha família, a Daile, minha mãe querida, ao Narcizo, meu pai fortaleza, ao Clau, meu fiel irmão e sua companheira Ju e aos gêmeos(as) que estão chegando;

Ao Marcelão pelo companheirismo e pelo amor a vida.

SUMÁRIO

Agradecimentos	i
Resumo	v
Abstracts	vi
Capítulo 1 - Estádios ontogenéticos em populações simpátricas de <i>Croton priscus</i> Croizat e de <i>C. floribundus</i> Spreng. (Euphorbiaceae).	1
Resumo	2
Introdução	3
Material e métodos	5
Resultados	9
Discussão	18
Bibliografia	21
Capítulo 2 - Estrutura de tamanho em populações simpátricas de <i>Croton floribundus</i> Spreng. e de <i>C. priscus</i> Croizat (Euphorbiaceae).	24
Resumo	25
Introdução	26
Material e métodos	28
Resultados	31
Discussão	38
Bibliografia	43

Capítulo 3 - Ocupação do espaço de duas espécies arbóreas numa floresta mesófila

semidecídua.	45
Resumo	46
Introdução	47
Material e métodos	51
Resultados	54
Discussão	58
Bibliografia	61
Considerações finais	64
Bibliografia	67

RESUMO

(Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro.) Estudaram-se 1031 plantas de *Croton priscus* Spreng. e 262 de *C. floribundus* Croizat (Euphorbiaceae) em 100 parcelas aleatórias de 25 m², num fragmento de mata estacional semidecídua (Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, estado de São Paulo). Nas duas populações caracterizaram-se 5 estádios ontogenéticos: plântula (presença de folhas cotiledonares), jovem 1, jovem 2 e imaturo (caracterizados pela aquisição ou perda de estruturas ou atributos e diferentes relações de diâmetro e altura) e adulto (presença de estruturas reprodutoras). Plântula foi um estágio efêmero, apresentando em *Croton floribundus* menor tamanho e maior incremento em altura; jovem 1 apresentou maior incremento em altura, estagnação no crescimento e acúmulo de plantas provenientes de vários eventos de recrutamento e também capacidade de ramificação em *C. floribundus*; jovem 2 apresentou capacidade de ramificação em *C. priscus* e maior incremento em altura em *C. floribundus*; imaturo apresentou capacidade de reiteração e maior incremento em diâmetro, que também ocorreu em adulto. Em ambas as populações, a transição jovem 1-jovem 2 representou o principal efeito de gargalo; mas a transição jovem 2-imaturo apresentou a mais alta probabilidade. A probabilidade de transição jovem1-jovem 2 foi maior em *Croton floribundus*, mas a de imaturo para adulto foi maior em *C. priscus*. A hierarquia foi pequena em plântulas devido à sua natureza efêmera e pequena variação de tamanho; aumentou em jovem 1 devido ao acúmulo de eventos de recrutamento; manteve-se em diâmetro e aumentou em altura em jovem 2 devido ao maior crescimento em altura de alguns indivíduos; caiu em altura e manteve-se em diâmetro em imaturo devido ao maior investimento na sustentação da copa; e diminuiu em adulto devido ao maior investimento na reprodução. Ambas as populações apresentaram padrões espaciais agregados em todos os estádios, exceto adulto. As populações ocorreram associadas no espaço, indicando certa semelhança de habitat. Os estádios de *Croton floribundus* ocorreram segregados espacialmente, mas cada estágio de *C. priscus* associou-se ao imediatamente seguinte, indicando que as manchas ambientais favoráveis podem ter maior persistência para esta segunda espécie.

ABSTRACTS

(Regeneration of two tree species in a forest fragment in southeastern Brazil). 1031 plants of *Croton priscus* Spreng. and 262 of *C. floribundus* Croizat (Euphorbiaceae) were sampled in 100 random 25 m² plots in a fragment of seasonal semideciduous forest (Reserva Municipal de Santa Genebra, municipality of Campinas, state of São Paulo, SE Brazil). Five ontogenetic stages were distinguished: seedling (presence of cotyledonary leaves), juvenile 1, juvenile 2 and immature (characterized by the gain or loss of structures or attributes and different relationships between diameter and height) and adult (presence of reproductive structures). Seedling was an ephemeral stage, which showed in *Croton floribundus* smaller size and greater height increment; juvenile 1 showed greater height increment, stagnation in growth and accumulation of plants from different recruitment events, and also capacity for ramification in *C. floribundus*; juvenile 2 showed capacity for ramification in *C. priscus* and greater height increment in *C. floribundus*; immature showed reiteration capacity and greater diameter increment, which was present also in adult. In both populations the transition juvenile 1-juvenile 2 represented the main bottleneck, but juvenile 2-immature showed the highest probability. The transition juvenile 1-juvenile 2 showed greater probability in *Croton floribundus*, but immature-adult was greater in *C. priscus*. The hierarchy was low in seedling due to its ephemeral nature and reduced size variation; it increased in juvenile 1 due to the accumulation of recruitment events; it did not alter in diameter and increased in height in juvenile 2 due to growth in height by some plants; decreased in height and did not alter in diameter in immature due to greater investment in crown support; and decreased in adult due to greater investment in reproduction. Both populations showed aggregated spatial patterns in all stages, except adult. Both populations were associated in space, thus indicating some similarity in habitat conditions. The stages of *Croton floribundus* occurred spatially segregated, but each stage of *C. priscus* was associated with the immediately subsequent stage, thus indicating that favorable environmental patches might have longer persistency for this second species.

Estádios ontogenéticos em populações simpátricas de *Croton priscus* Croizat e de *C. floribundus* Spreng. (Euphorbiaceae).

RESUMO - (Estádios ontogenéticos em populações, de *Croton priscus* Spreng. e *C. floribundus* Croizat (Euphorbiaceae). As populações foram estudadas de duas espécies *Croton priscus* Spreng. e *Croton floribundus* Croizat em 1 ha de um fragmento de mata estacional semidecídua, (Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP). Foram medidos e mapeados 1031 indivíduos de *Croton priscus* e 262 indivíduos de *C. floribundus* em 2500 m² distribuídos em 100 parcelas de 25 m² sorteadas aleatoriamente. Nas duas populações caracterizaram-se 5 estádios ontogenéticos: plântula (presença de folhas cotiledonares), jovem 1, jovem 2 e imaturo (caracterizados pela aquisição ou perda de estruturas ou atributos e diferentes relações de diâmetro e altura) e adulto (presença de estruturas reprodutoras). Plântula apresentou em *Croton floribundus* menor tamanho e maior incremento em altura; jovem 1 apresentou maior incremento em altura e capacidade de ramificação em *C. floribundus*; jovem 2 apresentou capacidade de ramificação em *C. priscus* e maior incremento em altura em *C. floribundus*; imaturo apresentou capacidade de reiteração e maior incremento em diâmetro, que também ocorreu em adulto.

Key words — Age stages, pioneers, *Croton floribundus*, *Croton priscus*, Euphorbiaceae.

"(...) se uma árvore é muito jovem provavelmente ela é pequena, mas se ela é pequena pode ser de qualquer idade."(Harper 1977)

INTRODUÇÃO

Durante seu ciclo de vida, as plantas passam por diferentes etapas de um processo de desenvolvimento que podem ser reconhecidas como estádios ontogenéticos. Cada estágio possui um conjunto de características quantitativas ou qualitativas, que são reconhecíveis no campo por meio do aparecimento, perda ou alteração de certas estruturas ou habilidades (Gatsuk et al. 1980, Harper & White 1974, Lawson & Poethig 1995). Destas as mais importantes são a dependência das reservas nutricionais da semente, a presença ou ausência de estruturas embrionárias, juvenis ou adultas, a capacidade de reproduzir-se sexuadamente ou propagar-se vegetativamente e a proporção de partes mortas e vivas, ativas (em crescimento) ou passivas (em crescimento estacionado) (Gatsuk et al.1980).

Embora a duração média de cada estágio ontogenético seja fixada geneticamente, indivíduos de mesma idade podem ter características muito diferentes (Gatsuk et al. 1980). Esta diferenciação depende da variabilidade genética da população, da plasticidade fenotípica dos indivíduos e das condições ambientais do sítio de desenvolvimento de cada planta. O tamanho e a fecundidade da planta são controlados, até certo ponto, pelas condições ambientais (Gotlieb 1985 ap. Hutchings 1986) e, por sua vez, o comportamento reprodutivo de plantas perenes está fortemente relacionado ao tamanho (Harper 1977). Pode-se, portanto, afirmar que o estágio ontogenético da planta tem uma relação direta com sua capacidade de alocar recursos e de vencer pressões ambientais como competição, herbivoria e estresse. Rabotnov (1985) salientou que a identificação dos estádios ontogenéticos requer vários anos de acompanhamento da população para conhecer as flutuações anuais. Entretanto, o próprio Rabotnov (1985) considerou válida a classificação em estádios ontogenéticos a partir de um único inventário de mais de uma população da espécie em diversos ambientes. Mesmo um

único inventário de uma única população pode fornecer dados para a determinação dos estádios ontogenéticos e a elaboração de um modelo fundamental, com proposição de hipóteses para verificação futura.

As populações, num processo dinâmico de mudanças, passam por fases de crescimento, máximo desenvolvimento e degradação, podendo chegar a desaparecer localmente (Rabotnov 1985). A dinâmica populacional de árvores é estreitamente relacionada à dinâmica sucessional da floresta (Silvertown 1987). O aparecimento de clareiras e sua posterior colonização constituem a chave na demografia de árvores. Para Wilmans (1985) os processos sinecológicos de sucessão e competição podem desenvolver e regular a estrutura da população. Por sua vez, a população pode ter sua estrutura alterada, gerando, freqüentemente, mudanças quantitativas e qualitativas na vegetação. Detectar quais estádios na população são mais evidentemente influenciados pela dinâmica da comunidade pode auxiliar no entendimento da regeneração da própria população e também da comunidade. Se o papel de uma dada planta na população e na comunidade é determinado mais pelo seu tamanho que pelo tempo que viveu (Rabotnov 1985), a determinação dos estádios ontogenéticos é um dos primeiros passos para o estudo de populações de plantas.

Nas pesquisas demográficas os estádios ontogenéticos são, por um lado, geralmente caracterizados por medidas de tamanho, como diâmetro, altura, número de folhas, área foliar. Por outro lado, são subestimados outros caracteres morfológicos e outros atributos, conforme o enfoque do estudo, sem maiores considerações sobre seu significado biológico, que é característico de cada espécie (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992, De Steven 1988, Clark & Clark 1991).

Este estudo tem por objetivo a determinação e a caracterização dos estádios ontogenéticos de duas populações arbóreas simpátricas, reconhecidas como pioneiras na sucessão florestal, considerando as variações nos atributos, nas medidas de tamanho e nas tendências de crescimento das plantas.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo

A Reserva Municipal de Santa Genebra (RMSG) está localizada no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, estado de São Paulo, sendo gerenciada pela Fundação José Pedro de Oliveira. Possui uma área de 251,77 ha, com altitudes por volta de 670 m e relevo suavemente ondulado, estando localizada, aproximadamente, nas coordenadas 22°44'S e 47°06'W (Morellato & Leitão-Filho 1995) (fig. 1). O clima é do tipo Cwa de Koeppen, tropical macrotérmico de inverno seco não rigoroso. O mês mais frio é junho, com temperatura média inferior a 18°C e o mês mais quente é janeiro, com temperatura média superior a 22°C. O período chuvoso, de outubro a março, contribui com 74% da precipitação média anual, que é de 1.365mm, e o período seco, de abril a setembro, com apenas 26% (Matthes et al. 1988). O solo da RMSG pertence à unidade Barão Geraldo, cuja classificação é Latossolo Roxo distrófico (Oliveira et al. 1979, Oliveira 1980).

A vegetação da reserva é reconhecida como Floresta Estacional Semidecidual Montana (Velooso et al. 1991). Ao longo do ano a floresta apresenta dois períodos distintos, um um chuvoso e quente, quando a vegetação é densa e vigorosa; e um seco e frio, quando ocorre a queda parcial ou total de folhas de aproximadamente 50% de suas espécies arbóreas (Morellato & Leitão-Filho 1995). Sua composição florística é típica de matas semidecíduas do interior do estado de São Paulo, com maior riqueza das famílias Leguminosae, Myrtaceae, Rubiaceae, e Rutaceae (Morellato & Leitão Filho 1995). Podem ser reconhecidos três subtipos de vegetação florestal na RMSG: a floresta semidecídua propriamente dita, a floresta inundada ou paludícola e a vegetação secundária, que ocorre na borda da mata e em áreas fortemente perturbadas (Castellani & Stubblebine 1993, Matthes 1992). O espaço ocupado pela vegetação secundária, dominada por formas de vida não arbóreas, como lianas e bambus, é bastante grande em função do forte impacto causado pela malha urbana e rural circunvizinha (Morellato & Leitão-Filho 1995).

Na área escolhida para o estudo ocorreu um incêndio há aproximadamente 25 anos (Isidoro Giampaoli¹ comunicação pessoal). Aproximadamente 10% da área de estudo estão cobertas por espécies arbóreas, 50% pelo bambu *Merostachys riedeliana* Rupr., 10% por trepadeiras e escandentes, em especial *Celtis iguanae* (Jacq.) Sargent, 20% pelo bambuzinho *Olyra micrantha* HBK e 10% por outras. Duas espécies de *Croton* são algumas das árvores mais abundantes no local, motivo pelo qual foram escolhidas para o presente estudo.

O gênero *Croton* (Euphorbiaceae) tem um elevado número de espécies na vegetação secundária (Castellani & Stubblebine 1993). *Croton floribundus* Spreng. e *C. priscus* Croizat são duas espécies de árvores monóicas de flores díclinas, consideradas pioneiras na sucessão florestal, freqüentes nas áreas antropizadas das florestas mesófilas semidecíduas do estado de São Paulo. *Croton floribundus* Spreng., conhecida popularmente como capixingui ou sangue-de-drago, é classificada como uma espécie pioneira (Lorenzi 1992, Rodrigues 1995), necessitando de condições de plena luminosidade para seu desenvolvimento, possui grande capacidade de absorção de nutrientes e tem crescimento rápido, alcançando 4 m de altura em 2 anos (Castellani & Stubblebine 1993, Gonçalves et al. 1992, Kageyama et al. 1992). A espécie também é classificada como uma pioneira antrópica, com grande abundância em matas sujeitas a forte influência antrópica (Paulo Kageyama² comunicação pessoal). Tem ampla distribuição no estado de São Paulo, podendo ocorrer em matas reconhecidas como secundárias tardias ou climácicas (Cesar & Leitão Filho 1990, Morellatto & Leitão Filho 1990, Pagano et al. 1987, 1995). *Croton priscus* Croizat, popularmente conhecido como caixeta ou cambraia, foi possivelmente identificado como *C. salutaris* Casar. nos estudos realizados em florestas do estado de São Paulo. Classificada como espécie pioneira (Rodrigues 1995), *Croton priscus* pode alcançar altos valores de IVI em matas secundárias ou climácicas, mas tem ocorrência mais restrita que a outra espécie (Martins 1991, Matthes et al. 1988, Pagano et al. 1987, 1995).

As duas espécies são freqüentes nas matas remanescentes de Campinas (Dionete A. Santin² comunicação pessoal). As sementes das duas espécies apresentam germinação hipogeal,

¹ Guarda da RMSG.

² Professor Doutor do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP.

³ Pesquisadora do Jardim Botânico da UNICAMP.

germinando tanto no claro como no escuro. O endosperma é totalmente consumido na germinação, sendo a plântula fanerocotiledonar (Rogéria P. de Souza³ comunicação pessoal).

Procedimento no campo

Numa área de 1 ha, limitada por dois eixos ortogonais de 100 m, foram instaladas, através de sorteio de pares de números aleatórios, 100 parcelas de 5 x 5 m que totalizaram 2500 m². Por meio de sorteio, em cada parcela foi instalada, num dos vértices, uma sub-parcela de 1 m x 1 m. Nas parcelas de 25 m² foram marcados todos os indivíduos em estágio ontogenético superior ao de plântula. Nas parcelas de 1 m² foram marcados os indivíduos em estágio de plântula. O estágio de plântula, previamente definido, incluiu indivíduos que apresentassem pelo menos uma folha cotiledonar visível. A denominação das folhas seguiu a terminologia proposta por Oliveira (1993).

No período de maio de 1993 a abril de 1994 foram registrados uma única vez a altura total, altura do solo até o ramo mais alto e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS) de todos indivíduos. Daqueles que apresentaram bifurcação do caule mediu-se a altura do fuste, considerado como a porção do caule entre o ponto de inserção no solo e o início da bifurcação. As medidas foram tomadas com o auxílio de uma régua métrica, uma fita métrica, um paquímetro e uma trena. As alturas acima de 4m, limite da régua métrica, foram estimadas visualmente, uma vez que o uso de telêmetro mostrou-se ineficiente na área. As estimativas visuais foram calibradas periodicamente através de comparações com árvores relativamente isoladas, cuja altura fora medida com telêmetro e clinômetro. Foi notada a presença de atividade reprodutiva, de ramificação ou de rebrotamento dos indivíduos. Embora as sementes constituam um estágio ontogenético, não foram objeto deste estudo e, portanto, não foram caracterizadas.

⁴ Programa de Doutorado em Biologia Vegetal, Departamento de Fisiologia Vegetal da UNICAMP. Dados preliminares do projeto de pesquisa de doutorado: "Germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocações de compostos de carbono em espécies arbóreas tropicais: estudo comparativo e influência de sombreamento natural".

Análise dos dados

A classificação dos indivíduos nos estádios ontogenéticos foi baseada em observações, no campo, da presença de cotilédones, ramificação, reiteração e atividade reprodutiva. A reiteração é o fenômeno caracterizado pelo aparecimento de novos eixos de crescimento, que repetem o modelo arquitetural da espécie a partir de um meristema não embrionário (Castro e Santos 1980, Hallé et al. 1978, Torquebiau 1986). Foi utilizado o sistema de classificação dos estádios ontogenéticos desenvolvido por Gatsuk et al. (1980). A delimitação dos estádios baseou-se nas análises de distribuição dos dados de altura total, altura do fuste, profundidade da copa e diâmetro do caule no nível do solo.

Nas correlações buscou-se verificar mudanças nas relações entre as medidas de tamanho. A partir do teste *t* foram verificadas as diferenças de tamanhos entre os estádios de cada uma das populações. Com base nas análises de regressão entre as diversas medidas e nas análises de covariância entre as regressões (Sokal & Rohlf 1969) foram determinadas as tendências de crescimento de cada estágio. Nas regressões lineares, as variáveis foram transformadas através de logaritmo decimal. A análise de covariância (ANCOVA), a partir do programa ANCOVA31 de Flavio A. M. dos Santos, foi utilizada para testar a diferença entre as retas. Se algum parâmetro de uma reta não apresentasse diferença significativa com relação à outra reta, o parâmetro era novamente calculado para a reta comum.

Para delimitar o estágio adulto considerou-se a presença de estruturas reprodutivas, como flores e frutos. Os estádios posteriores ao de plântula e anteriores ao de adulto foram determinados com base no surgimento ou perda de estruturas, como ramificação, reiteração e fuste, e nos diagramas de dispersão de dados.

RESULTADOS

Foi possível distinguir cinco estádios ontogenéticos pós-germinativos: plântula, jovem 1 (J1), jovem 2 (J2), imaturo e adulto. No total foram amostrados 1031 indivíduos de *Croton priscus*, dos quais 231 plântulas e 800 não plântulas; e 262 indivíduos de *C. floribundus*, dos quais 45 plântulas e 217 não plântulas. As medidas de tamanho dos estádios de *Croton priscus* encontram-se detalhadas na tabela 1 e os de *C. floribundus* na tabela 2.

Tabela 1. Principais medidas dos estádios ontogenéticos da população de *Croton priscus*, na R.M.S.G. (Campinas,S.P.). DAS = diâmetro do caule no nível do solo (cm), A = altura total (cm), F = altura do fuste (cm), P = profundidade da copa (cm), DP = desvio padrão.

estádios	plântula	jovem 1	jovem 2	imaturo	adulto
DAS mín.	0.10	0.10	0.90	2.20	19.74
DAS máx.	0.35	0.85	7.64	21.33	43.94
média	0.14	0.28	1.63	10.48	31.08
D P	0.04	0.14	1.33	6.21	6.52
A mín.	3	5	18	310	900
A máx.	24	115	420	1100	1600
média	10.2	20.0	161.8	687	1215
DP	2.8	11.90	104.8	246	227
F mín.	ausente	ausente	ausente	190	600
F máx.				850	1000
média	ausente	ausente	ausente	469	804
DP				183	127
P mín.	ausente	ausente	ausente	50	200
P máx.				450	700
média	ausente	ausente	ausente	219	404
DP				122	138

Tabela 2. Principais medidas dos estádios ontogenéticos da população de *Croton floribundus*, na R.M.S.G. (Campinas, SP). D = diâmetro do caule no nível do solo (cm), A = altura total (cm), F = altura do fuste (cm), P = profundidade da copa (cm), DP = desvio padrão.

estádios	plântula	jovem 1	jovem 2	imaturo	adulto
DAS mín.	0.05	0.05	0.45	3.82	19.42
DAS máx.	0.20	0.40	4.50	30.25	55.09
média	0.12	0.17	1.28	10.87	28.71
D P	0.04	0.07	1	8.21	13.60
A mín.	4	5	27	400	850
A máx.	16	37	400	1150	1300
média	8.6	14	136.4	630	1091.7
DP	3.3	7.2	114.4	218.8	159.4
F mín.	ausente	ausente	ausente	210	400
F máx.				800	900
média				419	725
DP				168	189
P mín.	ausente	ausente	ausente	40	200
P máx.				400	600
média				210	367
DP				132	147

Tabela 3. Teste t entre os tamanhos dos estádios das duas populações de *Croton* na RMSG, Campinas, SP. N = número de indivíduos, DAS = diâmetro do caule no nível do solo, A = altura total, Cp = *C. priscus*, Cf = *C. floribundus*, t = teste t, GD = graus de liberdade e P = grau de significância do teste.

estádios ontogenéticos	N		variáveis de tamanho	t	GD	P
	Cp	Cf				
plântula	231	45	DAS	3.85	274	< 0.001
			A	3.46	274	0.001
Jovem1	723	168	DAS	10.60	889	< 0.001
			A	6.60	889	< 0.001
jovem 2	47	33	DAS	1.41	78	0.16
			A	0.69	78	0.49
imaturo	17	10	DAS	-0.14	25	0.88
			A	0.60	25	0.55
adulto	13	6	DAS	0.52	17	0.60
			A	1.19	17	0.25

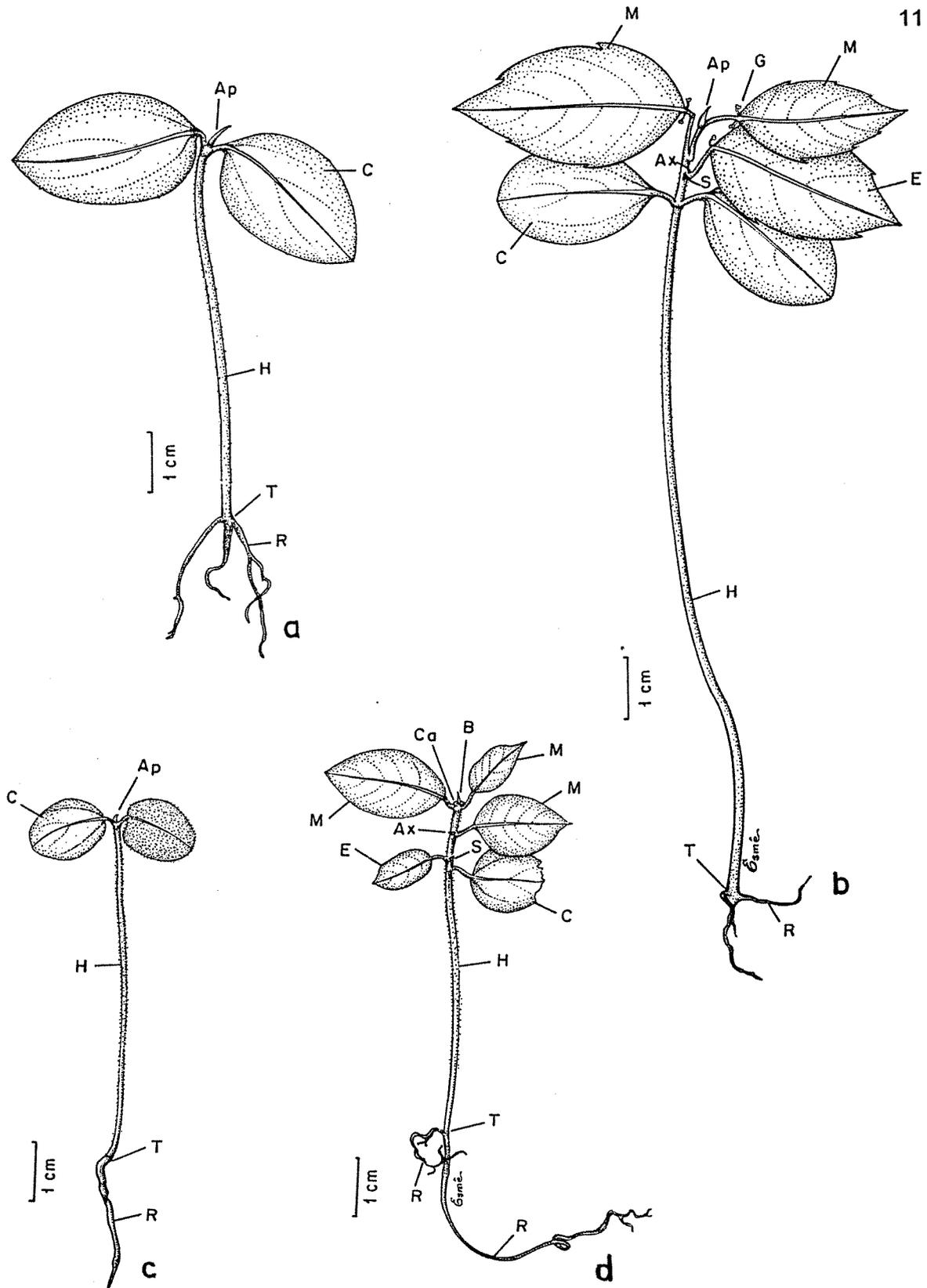


Figura 2. Plântulas de *Croton priscus* a) e b), e de *C. floribundus* c) e d). C = folhas cotilédonares, E = eófilo, M = metafilos, Ax = gema axilar, S = estípula, H = hipocótilo, Ca = calo traumatogênico, B = broto regenerativo, Ap = gema apical, T = zona de transição, R = raiz, G = glândula estipitada capitada.

Nas duas espécies o estágio de plântula incluiu indivíduos com apenas 1 ou 2 folhas cotiledonares, ou estas mais o eofilo (primeira folha produzida pelo meristema apical) ou até 5 metafilos (folhas posteriores à primeira) (fig. 2). Em *Croton priscus* o eofilo e os metafilos apresentaram na sua base duas glândulas externas (fig. 2b), talvez dois nectários extraflorais. O teste t entre os tamanhos dos estádios das duas populações mostrou que as plântulas de *Croton priscus* são significativamente maiores do que as de *C. floribundus* (tab. 3).

O estágio J1 foi definido pela ausência de cotilédones, sobrepondo-se parcialmente aos tamanhos das plântulas. Em *Croton floribundus* alguns indivíduos apresentaram ramificação, ao contrário dos J1 de *C. priscus* que, embora possuíssem pequenas gemas axilares, não apresentaram ramificação. Os J1 de *Croton priscus* são significativamente maiores do que os de *C. floribundus* (tab 3).

O estágio J2, nas duas espécies, distinguiu-se do estágio anterior por apresentar uma grande variação em altura para um mesmo valor de diâmetro. Em *Croton priscus* esta variação foi bem maior (fig. 3) e alguns indivíduos apresentaram capacidade de ramificação. Os valores de altura dos J2 sobrepuseram-se parcialmente aos valores de altura dos J1 e dos imaturos, distinguindo-se destes pela ausência de reiteração. Os tamanhos dos J2 não diferiram significativamente entre as duas populações (tab. 3).

O estágio imaturo caracterizou-se por indivíduos que reiteraram e que não tiveram atividade reprodutiva. O tamanho dos imaturos sobrepôs-se parcialmente aos intervalos de variação de tamanho dos estádios J2 e adulto (figs. 3 e 4). Porém, dos dois indivíduos imaturos de *Croton floribundus* que apresentaram sobreposição de tamanho com o estágio adulto, um não atinge o diâmetro mínimo e o outro não atinge a altura mínima do estágio adulto. O diagrama de dispersão dos dados de *Croton priscus* (fig. 3) mostrou uma descontinuidade na distribuição da altura, com um intervalo entre 500 e 700 cm de altura. Os tamanhos do estágio imaturo não diferiram significativamente entre as duas populações (tab. 3).

Os adultos reproduziram-se pelo menos uma vez durante o período de observação. Entre as duas populações o tamanho do adultos não diferiu significativamente (tab. 3).

De modo geral a dispersão de tamanhos em torno do tamanho médio aumentou em ambas as populações até o estágio de J2, a partir do qual diminuiu, sendo mínima no estágio adulto (tabs. 1 e 2).

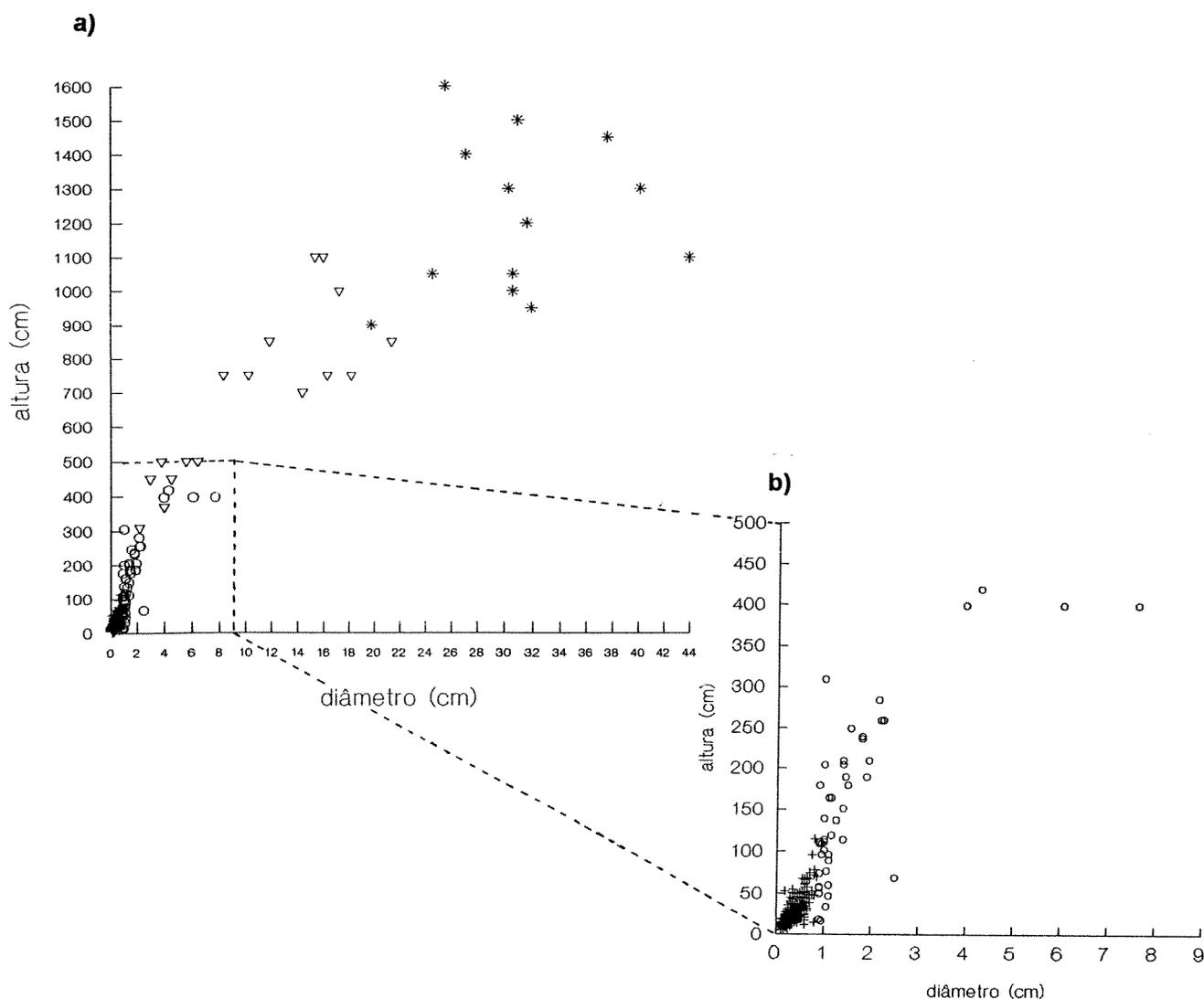


Figura 3. Diagrama de dispersão de dados de diâmetro do caule no nível do solo (DAS) e altura total dos indivíduos, com exceção de plântulas, de uma população de *Croton priscus*, na RMSG (Campinas, SP). N total = 800. a) Jovem 1 = + (N = 723); jovem 2 = O (N = 47); imaturo = ∇ (N = 17) e adulto = * (N = 13). b) jovem 1 = + e jovem 2 = O.

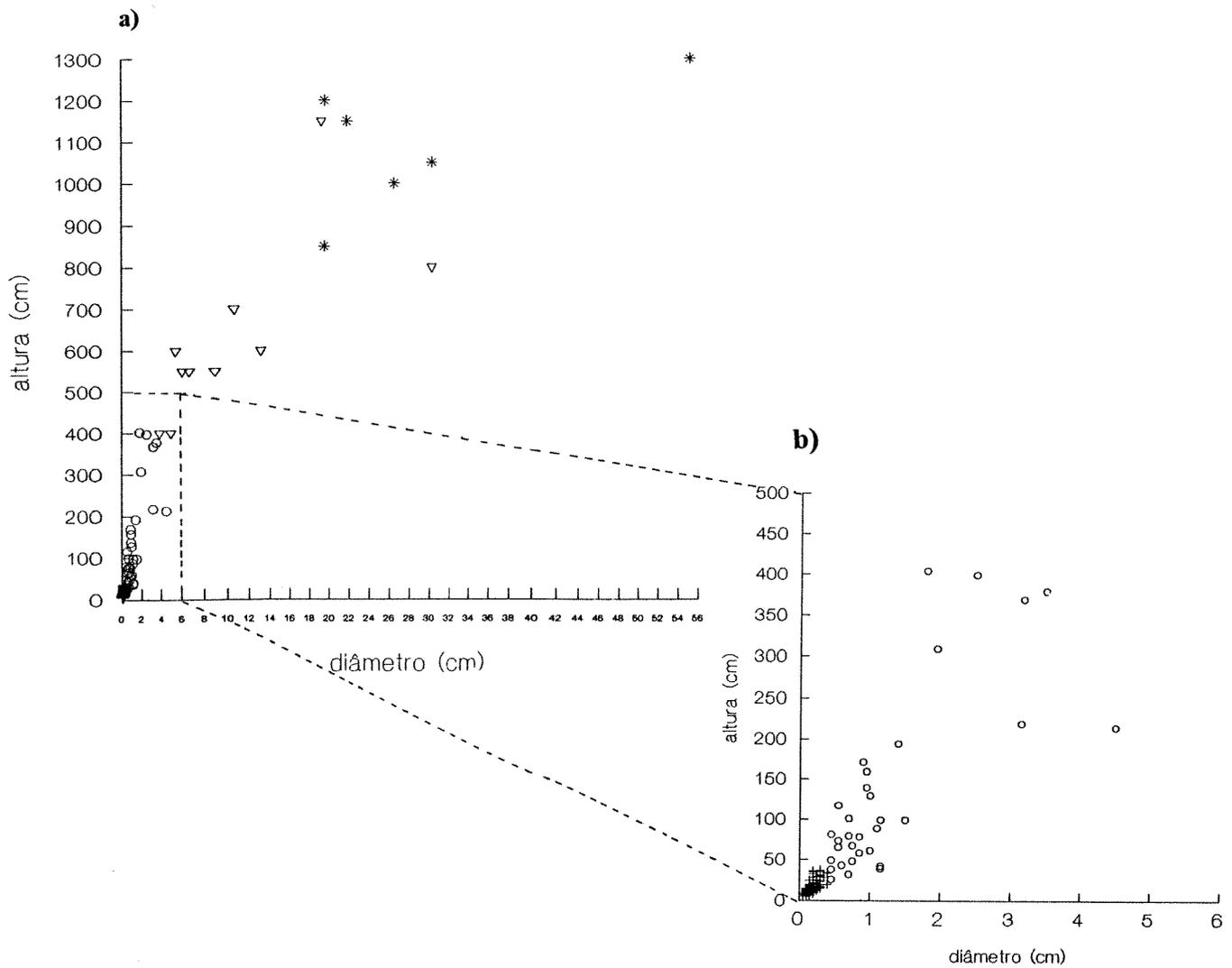


Figura 4. a) Diagrama de dispersão de dados de diâmetro do caule no nível do solo e altura total dos indivíduos de uma população de *Croton floribundus*, com exceção de plântulas, na RMSG (Campinas, SP). N total = 217. Jovem 1 = + (N = 168); jovem 2 = O (N = 33); imaturo = ∇ (N = 10) e adulto = * (N = 6). b) jovem 1 = + e jovem 2 = O.

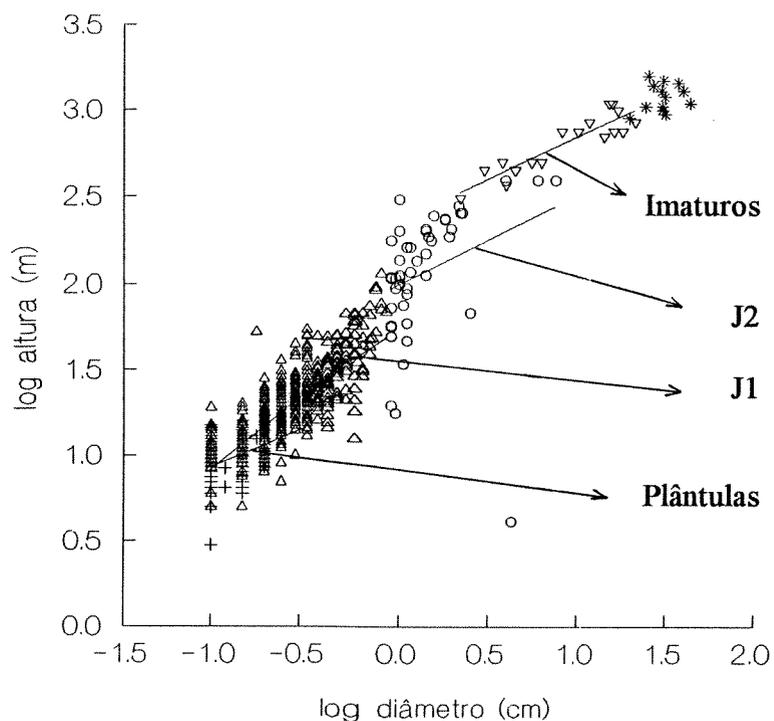


Figura 5. Regressão entre a altura total (m) e o diâmetro no nível do solo (cm) da população de *Croton priscus* na RMSG, Campinas, SP. ($\log H = a + b \log D$). Os parâmetros das equações encontram-se na tabela 2. Plântula = +, jovem 1 = Δ , jovem 2 = O, imaturo = ∇ e adulto = *.

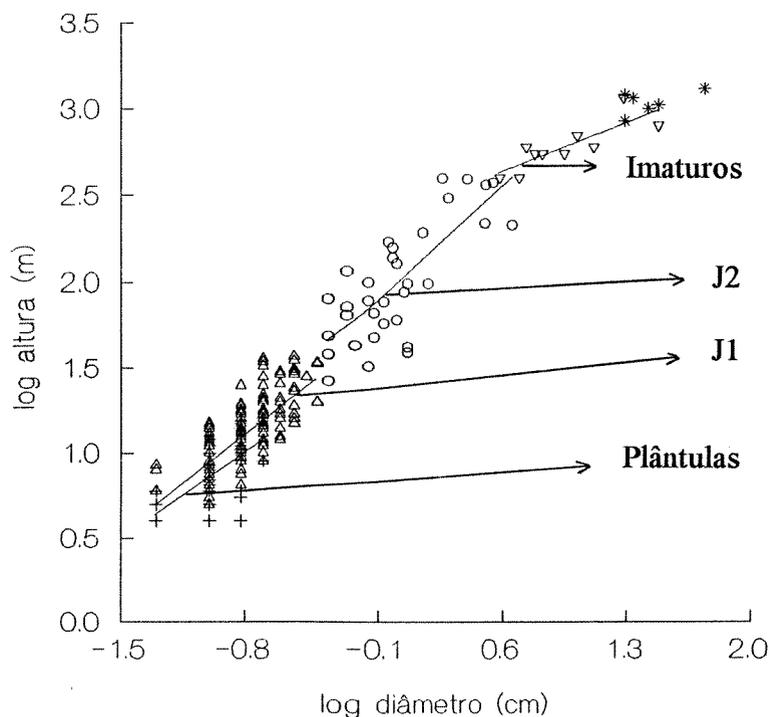


Figura 6. Regressão entre a altura total (m) e o diâmetro no nível do solo (cm) da população de *Croton floribundus* na RMSG, Campinas, SP. ($\log H = a + b \log D$). Os parâmetros das equações encontram-se na tabela 4. Plântula = +, jovem 1 = Δ , jovem 2 = O, imaturo = ∇ e adulto = *.

Na população de *Croton priscus* a análise de regressão dos dados transformados em logaritmos decimais mostrou que as retas dos estádios plântula, J1, J2 e imaturos foram significativas, com exceção da do estádio adulto (tab. 4 e fig. 4). A análise de covariância entre as regressões permitiu estabelecer três diferentes relações entre diâmetro e altura (tab. 4 e fig. 4). Numa delas as retas dos estádios plântula, J2 e imaturo foram paralelas, mas os coeficientes lineares foram diferentes, indicando que as plantas desses estádios mantêm uma proporção de crescimento em altura semelhante para um uma mesma variação de crescimento em diâmetro. Porém, para um mesmo diâmetro a altura dos J2 foi maior do que nas plântulas e a dos imaturos foi maior do que nos J2. O coeficiente de determinação (r^2) foi baixo nas plântulas, muito baixo nos J2, mas bastante alto nos imaturos (tab. 4). Isto indica que nas plântulas e nos J2 a variação do diâmetro não explicou a variação da altura e que a altura deve ser mais influenciada por outras variáveis. Nos imaturos 82% da variação da altura foi explicada pela variação do diâmetro. O estádio J1 apresentou o maior incremento de altura por crescimento em diâmetro comparado aos outros estádios, sendo que o diâmetro também explicou boa parte da variação da altura (tab. 4). Os J1 apresentaram a mesma relação de crescimento nas duas populações com um coeficiente angular (b) comum igual a 0.83.

Na população de *Croton floribundus* as regressões entre os valores transformados de altura e diâmetro indicam que as retas dos estádios foram significativas, exceto a do estádio adulto (tab. 5). O diâmetro explicou boa parte da variação da altura nos estádios, principalmente nos imaturos, sendo que nas plântulas o coeficiente de explicação foi baixo (tab. 5). A análise de covariância entre as regressões dos estádios mostrou que o coeficiente angular (b) foi maior nos J1, manteve-se nos J2 e diminuiu bastante no estádio imaturo. O intercepto de reta (a) aumentou gradativamente das plântulas até o estádio imaturo (tab. 5), possibilitando a distinção de tendências diferentes no crescimento das plantas de cada estádio. Os coeficientes angulares (b) de J1 e de J2 não foram significativamente diferentes, sendo que no estádio jovem 2 o coeficiente linear (a) foi maior (tab. 5 e fig. 6). Isto indica que nos dois estádios um mesmo incremento de uma unidade de diâmetro implica numa mesma proporção no

incremento de altura, porém as alturas dos J2 foram maiores que as dos J1. No estágio imaturo o incremento em altura para o incremento de uma unidade em diâmetro é bem menor do que nos outros estádios. O diâmetro explicou uma boa parte da variação da altura, principalmente nos estádios J1 e J2 e imaturo, e as inclinações foram maiores nos estádios plântula, J1 e J2 (tab. 5 e fig. 6).

Tabela 4. Regressões lineares entre diâmetro e altura nos estádios de *Croton priscus* ($\log(H)=a+\log(b)D$), na R.M.S.G. (Campinas, SP). N = número de indivíduos, a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, P = significância das regressões.

estádios	N	a	b	r^2	P	b comum	a comum
plântula	231	1.39	0.42	0.16	<0.001	0.46	—
jovem 1	723	1.75	0.83	0.62	<0.001	—	—
jovem 2	47	2.00	0.50	0.08	0.04	0.46	—
imaturo	17	2.37	0.48	0.82	<0.001	0.46	—
adulto	13	2.78	0.19	0.05	0.47	—	—

Tabela 5. Regressões lineares entre diâmetro e altura nos estádios de *Croton floribundus* ($\log(H)=a+\log(b)D$), na R.M.S.G. (Campinas, SP). N = número de indivíduos, a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, P = significância das regressões.

estádios	N	a	b	r^2	P	b comum	a comum
plântula	45	1.58	0.72	0.37	0.0001	—	—
jovem 1	168	1.76	0.81	0.56	<0.001	0.85	—
jovem 2	33	1.99	0.93	0.59	<0.001	0.85	—
imaturo	10	2.40	0.39	0.68	0.003	—	—
adulto	6	2.74	0.20	0.29	0.27	—	—

DISCUSSÃO

Em ambas as espécies foram caracterizados cinco estádios ontogenéticos, plântula, jovem 1 (J1), jovem 2 (J2), imaturo e adulto. Os estádios ontogenéticos foram definidos com base em caracteres qualitativos observáveis no campo, com exceção do estádio J2 da população de *Croton floribundus*, cuja definição baseou-se apenas nas relações alométricas. Os estádios coincidiram em grande parte com as tendências encontradas nas relações alométricas. A coincidência entre os aspectos morfológicos e as relações alométricas sugere que esteja ocorrendo uma alteração no desenvolvimento das plantas, envolvendo desde a atividade meristemática até o crescimento de suas partes. O diâmetro não explica grande parte da variação da altura, principalmente no estádio de plântula de ambas as populações e no estádio J2 de *Croton priscus*. Ocorreu uma grande variação de tamanho dentro dos estádios, que pode estar relacionada ao fato de que os índices quantitativos mudam temporalmente e ininterruptamente durante a ontogenia, ao contrário dos índices qualitativos (Gatsuk et al. 1980).

As plântulas, na definição de Gatsuk et al. (1980), têm, caracteristicamente, nutrição parcialmente heterotrófica e necessariamente possuem estruturas embrionárias, como cotilédones, raiz primária e caule primário. Nas duas populações, as plântulas possuem cotilédones e as demais estruturas primárias. Durante a germinação todas as reservas da semente são consumidas e as folhas cotiledonares, ainda dentro da testa, são amarelo-pardas. Após expandirem-se completamente, as folhas cotiledonares tornam-se imediatamente verdes. Assim, as plântulas enquanto germinantes apresentam nutrição heterotrófica, mas depois de estabelecidas apresentam nutrição autotrófica. As plântulas de *Croton priscus* são, em média, bem maiores do que as de *C. floribundus*. Porém, as plântulas de *Croton floribundus* tiveram uma variação de tamanho maior do que as de *C. priscus*. Ambas as espécies podem ter sua altura acidentalmente reduzida devido ao abaixamento de seu caule provocado pela queda de ramos e folhas de outras árvores. Desse modo o menor limite inferior da altura das plântulas de *Croton priscus* em relação

à outra espécie pode ter sido consequência de um acidente, o que não significa dizer que as chances de ocorrer um acidente sejam diferentes entre as espécies.

Os estádios de plântula e de J1 foram os que apresentaram maior sobreposição de tamanhos, embora os valores médios de diâmetro e altura tenham dobrado no estádio J1 de *Croton priscus*, e tenham aumentado aproximadamente 50% em *C. floribundus*. Esta sobreposição deve-se ao critério de definição das plântulas, que considerou presença das folhas cotiledonares e não o tamanho. Para uma planta passar do estádio de plântula para J1 não há necessidade de investimento em tamanho, porque a transição é marcada apenas pela perda dos cotilédones. A planta pode perder as folhas cotiledonares tão logo se estabeleça ou pode crescer bastante, ganhando vários metafílos, daí a sobreposição de tamanhos.

O estádio jovem é estruturalmente simples, não tem cotilédones, embora possa ter alguma estrutura embrionária e tem características diferentes das plantas maduras, como a forma das folhas, do caule e do sistema radicular (Gatsuk et al. 1980). Os indivíduos do estádio J1 de *Croton floribundus* apresentam ramificação e são menores que os de *C. priscus*. O fato de os J1 de *C. priscus* não apresentarem ramificação, apesar de possuírem pequenas gemas axilares no caule, possivelmente está associado a uma lenta resposta dessas gemas.

Na população de *Croton floribundus* os estádios de plântula e de J1 são menores do que na população de *C. priscus*. O menor tamanho dos J1 pode estar associado ao critério de separação entre os estádios J1 e J2, que foi baseado apenas no tamanho. Mas os J2 de *Croton floribundus* já não diferem em tamanho dos J2 de *C. priscus*. Considerando-se as relações alométricas dos estádios, parece que, de modo geral, até o estádio J2 *Croton floribundus* tem tendências de crescimento menos variável e com maior investimento em altura. Embora os J1 de *Croton floribundus* sejam menores do que os de *C. priscus*, ambos apresentam o mesmo incremento em altura para um mesmo diâmetro. A grande variação de tamanho dos J2, principalmente na população de *C. priscus*, provavelmente está bastante relacionada ao ambiente social que é bastante variável na área estudada.

Acima dos 420 cm de altura, todas as plantas apresentaram reiteração, nas duas populações. Provavelmente, esta seja a altura máxima para a ocorrência do fenômeno na área de estudo. A reiteração tem um caráter oportunístico (Hallé et al. 1978). Assim a reiteração estaria indicando que a comunidade tem uma baixa estatura, propiciando condições favoráveis à reiteração das árvores em torno dos 4m de altura. Observando-se os valores de altura do estágio imaturo percebe-se que há um intervalo entre 500 e 700 cm em *Croton priscus* e entre 400 e 550 cm em *C. floribundus*, em que nenhum indivíduo foi amostrado. Pode-se atribuir este fato a flutuações no recrutamento de indivíduos em anos anteriores ou a dominância de outras espécies nessa faixa de altura.

Quando a planta alcança o estágio adulto, o crescimento em altura nas duas populações diminui bastante com relação ao crescimento em diâmetro, confirmando o padrão de crescimento observado em árvores (Harper 1977). Segundo dados coletados nos herbário da Universidade de São Paulo e do Instituto de Botânica de São Paulo, *Croton floribundus* e *C. priscus* podem reproduzir-se a partir de 4m de altura, mas não há registro de dados de diâmetro nas exsicatas. Na população de *Croton priscus* da RMSG as plantas reproduziram-se apenas a partir de 900 cm de altura e com diâmetro mínimo de 19.74 cm e a de *C. floribundus* com 850 cm de altura e 19.01 cm de diâmetro. Em ambas as populações aqui estudadas a capacidade reprodutiva está estritamente relacionada ao tamanho, concordando com as afirmações de Harper (1977). A ausência de um estágio pós-reprodutivo indica que as populações são relativamente jovens na área estudada.

Nas duas populações a variação dos tamanhos foi bastante semelhante e foi possível relacionar os estádios às tendências de crescimento encontradas. Embora ambas as populações tenham apresentado maior investimento em altura nos estádios iniciais de plântula, as tendências de crescimento nos estádios J1 e J2 foram bastante diferentes entre as populações. No estágio de plântula *Croton priscus* exibiu uma tendência em investir mais em diâmetro do que em altura, ao contrário de *C. floribundus*. No estágio J1 o investimento em altura aumentou com relação ao estágio anterior, nas duas espécies. Mas, nos J2 o investimento em altura foi maior em *Croton floribundus*. Já nos

imaturos e nos adultos o investimento foi maior em diâmetro. Como era esperado, os eventos e o tamanho das plantas, principalmente a altura, parecem assumir uma função determinante na ontogenia das duas populações.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- CASTELLANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 181-203.
- CASTRO e SANTOS, A. 1980. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* 12: 187-194.
- CESAR, O. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estudo florístico quantitativo de mata mesófila semidecídua na Fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 133-147.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457.
- DE STEVEN, D. 1988. Light gaps and long term seedling performance of a Neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). *Journal of Tropical Ecology* 4: 407-411.
- GATSUK, E.; SMIRNOVA, O.V.; VORONTZOVAL, I.; ZALGONOVA, L.B. & ZHUKOVA, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- GONÇALVES, J.L. DE M., KAGEYAMA, P.Y., FREIXÊDAS, V.M., GONÇALVES, J.C. & GERES, W.L. DE A. 1992. Capacidade de absorção e eficiência nutricional de algumas espécies arbóreas tropicais. *Revista do Instituto Florestal* 4 (único): 423-469. Anais do 2 Congresso Nacional sobre Essências Nativas.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer-Verlag, New York.
- HARPER, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 419-463.

- HUTCHINGS, M.J. 1986. The structure of plant population. In **Plant ecology** (Crawley M. J. ed.). Blackwell Sci. Publi., Oxford, P. 97-136.
- KAGEYAMA, P.Y., FREIXÊDAS, V.M., GERES, W.L. DE A., DIAS, J.H.P. & BORGES, A.S.. 1992. Consórcio de espécies nativas de diferentes grupos sucessionais em Teodoro Sampaio-SP. **Revista do Instituto Florestal** 4 (único): 527-533. Anais do 2 Congresso Nacional sobre Essências Nativas.
- LAWSON, E.J.R. & POETHIG, R.S. 1995. Shoot development in plants: time for a change. **Trends in Genetics** 11: 263-268.
- LEITÃO-FILHO, H.F. 1995. A vegetação Reserva de Santa Genebra. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas, P. 19-29.
- MARTINS, F. R. 1991. **Estrutura de uma floresta mesófila**. Editora da UNICAMP, Campinas.
- MATTHES, L.A.F. 1992. **Dinâmica da sucessão secundária em mata, após ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas - São Paulo**. Tese de doutorado, Universidade de Campinas. Campinas.
- MATTHES, L.A.F., LEITÃO FILHO, H.F.& MARTINS, F.R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: CONGRESSO DE SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, Botucatu, 1985. Anais. P. 55-76.
- MORELLATO, L.P. 1995. As estações do ano na floresta. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas, P. 37-41.
- MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Biologia** 50: 163-173.
- MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. (orgs). 1995. As estações do ano na floresta. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra..** Editora da UNICAMP, Campinas.
- OLIVEIRA, E. DE C. 1993. Morfologia de plântulas florestais. In **Sementes florestais tropicais** (Aguiar, I. B. de , Pinã-Rodrigues, F.C.M. & Figliola, M.B. ed.). Associação Brasileira de Sementes, Brasília, P. 175-214.
- OLIVEIRA, J.B. 1980. **Características morfológicas, analíticas, limitações e aptidão agrícola dos solos da quadrícula de Campinas**. Instituto Agrônomo. Circular técnica n°109, Campinas.

- OLIVEIRA, J.B., MENK, J.R.F. & ROTTA, C.L. 1979. **Levantamento pedológico semidetalhado dos solos do estado de São Paulo**. Quadrícula de Campinas. IBGE, Rio de Janeiro.
- PAGANO, S.N, LEITÃO-FILHO, H.F. & CAVASSAN, O. 1995. **Variação temporal da composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta mesófila semidecídua - Rio Claro - estado de São Paulo**. **Revista Brasileira de Biologia** 55: 241-258.
- PAGANO, S.N, LEITÃO-FILHO, H.F & SHEPHERD, G.J. 1987. **estudo fitossociológico em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro (estado de São Paulo)**. **Revista Brasileira de Botânica** 10: 49-62.
- RABOTNOV, T.A. 1985. **Dynamics of plant coenotic populations**. In **The population structure of vegetation** (White, J. ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, P. 121-142.
- SILVERTOWN, J.W. 1987. **Introduction to plant population ecology**. 2nd ed. Longman, London.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, J. 1969. **Biometry. Principles and practice of statistics in biological research**. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- TORQUEBIAU, E.F. 1986. **Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry**. **Journal of Tropical Ecology** 2: 301-325.
- VELOSO, H.P., RANGEL, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE, Rio de Janeiro, 123p.
- WILMANS, O. 1985. **On the significance of demographic process in phytosociology**. In **The population structure of vegetation** (White, J. ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

Estrutura de tamanho de populações simpátricas de *Croton floribundus* Spreng. e de *C. priscus* Croizat (Euphorbiaceae).

RESUMO - (Estrutura de tamanho de populações simpátricas de *Croton floribundus* Spreng. e de *C. priscus* Croizat (Euphorbiaceae)). Foram analisadas a distribuição dos estádios, as distribuições de tamanho, as hierarquias e as probabilidades de transição de cada estágio ontogenético de duas populações simpátricas de *Croton floribundus* Spreng. e de *C. priscus* Croizat (Euphorbiaceae) em 1 ha de um fragmento de floresta estacional semidecídua secundária na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Foram medidos, em 100 parcelas de 25 m² sorteadas aleatoriamente, 1031 indivíduos de *Croton priscus* e 262 indivíduos de *C. floribundus*. Nas duas populações a distribuição dos estádios e as distribuições de tamanho dos indivíduos nos estádios indicaram: 1) a natureza efêmera das plântulas; 2) a estagnação nos J1; 3) o efeito de gargalo na transição J1-J2, sendo a probabilidade de transição bem maior em *Croton floribundus*; 4) um grande aumento na probabilidade de transição de J2 para imaturo; 5) e a maior probabilidade de transição dos imaturos para adultos de *C. priscus*. A hierarquia foi pequena nas plântulas devido à natureza efêmera do estágio e à pequena variação de tamanho entre os indivíduos; aumentou em J1 devido à natureza persistente do estágio; manteve-se em diâmetro e aumentou em altura em J2 devido ao crescimento em altura de alguns indivíduos; caiu em altura e se manteve em diâmetro no estágio imaturo devido ao maior investimento na sustentação da copa; e diminuiu nos dois parâmetros nos adultos devido ao maior investimento na reprodução.

Key words - *Croton floribundus*, *C. priscus*, size distribution, hierarchy.

INTRODUÇÃO

Durante sua vida na floresta uma árvore deve ser bem sucedida em todas as fases de desenvolvimento, superando os diferentes riscos e limitações em cada novo estrato da vegetação em que ela penetra (Harper 1977). Durante o desenvolvimento ontogenético o tamanho de um indivíduo pode determinar sua sobrevivência ou morte (Silvertown & Doust 1993). O tamanho dos indivíduos em uma população varia muito e, com a idade ou durante a ontogenia, esta variação pode aumentar. Tal desigualdade na distribuição dos tamanhos entre os indivíduos é chamada de hierarquia (Solbrig 1981).

Os processos que promovem a variação de tamanho dos indivíduos numa população podem ser bióticos ou abióticos. Entre os processos bióticos há os de ordem populacional e os de ordem sinecológica. Do ponto de vista populacional a herança genética e a competição são os principais fatores que aumentam a diferença de tamanho entre os indivíduos. A herança genética pode manifestar-se por meio de diferenças no tamanho inicial dos indivíduos, nas taxas de crescimento individuais e na habilidade competitiva. Supondo que uma população se inicie com uma distribuição normal do tamanho das sementes e que os indivíduos cresçam a uma taxa exponencial, rapidamente esta população terá muitos indivíduos pequenos e poucos indivíduos grandes (Hutchings 1986, Silvertown & Doust 1993). Já a competição, que tem como consequência a dominância de alguns indivíduos grandes sobre os indivíduos pequenos, intensifica essas diferenças. Uma planta pequena, suprimida por outra maior, pode perder o acesso aos recursos necessários para crescer. O fato de um indivíduo morrer ou ser recrutado, passando de um estágio ontogenético para outro, está estreitamente relacionado à sua habilidade de crescer e competir (King 1981). Mas, mesmo que uma planta tenha essas habilidades, ela pode não ser bem sucedida. A heterogeneidade do habitat pode alterar completamente as chances de crescimento e de sobrevivência de uma planta (Hutchings 1986, Solbrig 1981), porque na floresta as condições microambientais climáticas, edáficas e sinecológicas são muito variáveis em intensidade, no espaço e no tempo.

Do ponto de vista sinecológico, as clareiras, que se formam pela queda de árvores, liberam recursos antes indisponíveis, promovendo a germinação de muitas sementes e o crescimento de jovens árvores estabelecidas. A queda de uma árvore também pode causar a morte de outras tomando mais recursos disponíveis (Swaine et al. 1987). Em pouco tempo algumas plantas fecham o dossel novamente e somente aquelas espécies que toleram um ambiente fechado continuam germinando e/ou crescendo (Whitmore 1989). Dessa forma, os processos sinecológicos de competição e de sucessão podem desenvolver e regular a estrutura das populações (Wilmans 1985). Por outro lado, alterações na estrutura das populações podem gerar mudanças quantitativas e qualitativas na vegetação (Wilmans 1985). Nessa dinâmica florestal o espaço disponível restringe o número de árvores que podem ser acomodadas em uma classe de tamanho (Swaine 1989). Numa revisão sobre a dinâmica de populações de árvores, Swaine et al. (1987) encontraram, em florestas maduras, um declínio logarítmico do número de árvores por unidade de área com o aumento do tamanho individual. Como regra geral, plantas em fases iniciais de desenvolvimento e, destas, as de menor tamanho, têm uma taxa de mortalidade muito mais alta do que as plantas em fases maduras ou de maior tamanho (Swaine 1989). As plântulas chegaram a ter uma taxa média de 80% de mortalidade em uma floresta na Costa Rica (Lieberman & Lieberman 1987). Em florestas maduras, geralmente as árvores com diâmetro do tronco à altura do peito maior que 10 cm não apresentam mortalidade dependente do tamanho (Swaine et al. 1987). Estudos sobre os estádios de vida intermediários, chamados genericamente de jovens, são escassos, mas a mortalidade desses estádios parece estar também relacionada ao tamanho e é bem maior do que nas árvores com diâmetro do tronco maior que 10 cm (Swaine et al. 1987).

O tamanho determina boa parte da capacidade da planta de perceber e influenciar as condições microambientais. Patógenos, parasitas e herbívoros podem provocar a morte, principalmente de plantas menores (Swaine et al. 1987). Os processos reguladores do tamanho dos indivíduos de uma população podem ocorrer em conjunto, ou um deles ser mais determinante que outros (Hutchings 1986). Populações diferentes e indivíduos em micrositios diferentes podem responder de diversos modos a esses fatores (Rabotnov

1985). Assim, o estudo da distribuição de tamanhos em uma população de árvores pode servir de base para a construção inicial de hipóteses, modelos e predições, podendo oferecer uma contribuição importante para planos de manejo e recuperação, principalmente quando se considerarem espécies-chaves nos processos de regeneração natural da floresta.

Croton floribundus Spreng. e *C. priscus* Croizat (Euphorbiaceae) são espécies de árvores monóicas consideradas pioneiras típicas por Rodrigues (1995), sendo a segunda de mais longa persistência. A fenodinâmica das duas tem uma periodicidade anual, na qual a deciduidade ocorre na estação seca e a reprodução na estação úmida (Morelato 1991). Não se tem conhecimento de que as duas espécies possam reproduzir-se de outro modo além do sexual, de maneira que cada planta de uma população pode ser considerado como um geneta, isto é, um indivíduo de origem zigótica (Harper 1977). Ambas apresentam os mesmos estádios ontogenéticos e provavelmente produzem sementes de curta viabilidade e não formam bancos de sementes (capítulo 1). Considerando tais informações, este estudo tem por objetivo responder às seguintes questões:

- 1) Como é a distribuição de tamanhos em cada estágio ontogenético?
- 2) Existe hierarquia de tamanho nas populações?
- 3) Como estão hierarquizados os indivíduos em cada estágio?
- 4) Que indicações sobre a sobrevivência e o recrutamento futuros podem ser obtidas a partir da distribuição de tamanho e da hierarquia dos indivíduos ?

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo

A Reserva Municipal de Santa Genebra (RMSG) está localizada no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, estado de São Paulo e é gerenciada pela Fundação José Pedro de Oliveira. Possui uma área de 251,77 ha, o relevo é suavemente ondulado, tendo altitudes por volta

de 670 m, estando localizada, aproximadamente, nas coordenadas 22°44'S e 47°06'W (Morellato & Leitão-Filho 1995). O clima é do tipo Cwa de Koeppen, tropical macrotérmico de inverno seco não rigoroso. A média das temperaturas mínimas é de 18°C e a das temperaturas máximas, 22°C. A precipitação média anual é de 1.365mm. Há uma estação seca, de maio a agosto, uma estação úmida, de novembro a fevereiro e duas estações transicionais, de março a abril e de setembro a outubro. O solo é do tipo Latossolo Roxo distrófico. A descrição detalhada do clima e do solo encontra-se em Oliveira (1980) e em Matthes et al. (1988). A vegetação da reserva é classificada como floresta estacional semidecídua montana (Veloso et al. 1991). Sua composição florística é típica de matas semidecíduas (Morellato & Leitão-filho 1995). Podem ser reconhecidos três subtipos de vegetação florestal na RMSG: a floresta semidecídua propriamente dita, a floresta inundada ou paludícola e a vegetação secundária, que ocorre em áreas fortemente perturbadas (Castellani & Stubblebine 1993, Matthes 1992). A área estudada é de vegetação secundária, mais precisamente uma capoeira, sua descrição encontra-se no capítulo 1.

Procedimento no campo

Numa área de 1 hectare, delimitada por dois eixos ortogonais de 100 m, foram instaladas, através de sorteio de pares de números aleatórios, 100 parcelas de 5 x 5 m. Em cada parcela foi marcada em um dos vértices, por meio de sorteio, uma sub-parcela de 1 m x 1 m. Nas parcelas de 25 m² foram marcados todos os indivíduos dos estádios ontogenéticos jovem 1, jovem 2, imaturo e adulto. Nas parcelas de 1m² foram marcados os indivíduos em estágio de plântula. A definição de cada estágio está descrita no capítulo 1.

No período de maio de 1993 a abril de 1994 foram registrados a altura total, distância do solo até o galho mais alto e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS) de todos os indivíduos. Detalhes sobre o método de coleta de dados está descrito no capítulo 1.

Análise dos dados

Durante o período de estudo não se observou nenhuma indicação de que uma planta de um dado estágio pudesse ser recrutada para qualquer outro estágio que não fosse o imediatamente seguinte. Por isso, calcularam-se as probabilidades de transição linear de um estágio para o

seguinte a partir da frequência absoluta de cada estágio de cada população. Entretanto, uma planta pode permanecer num mesmo estágio.

A distribuição de tamanho foi inferida da análise da frequência absoluta dos indivíduos nas classes de diâmetro e de altura em cada estágio ontogenético. Foram testadas as diferenças entre as distribuições a partir do teste U de Mann-Whitney, porque, as distribuições não têm o mesmo número de classes (Sokal & Rohlf 1969). As distribuições não são diferentes quando os valores de U são significativamente menores do que o valor crítico de U calculado para a distribuição (Siegel 1979).

O cálculo da hierarquia de tamanhos foi efetuado a partir do coeficiente de Gini, considerando os dados de diâmetro e de altura das duas populações. O coeficiente de Gini é uma medida da concentração de tamanho ou de biomassa numa dada população, variando de 0 a 1, sendo que quanto mais próximo de 1 maior é a hierarquia. Foi utilizado o “PROGRAMA PARA CÁLCULO DO COEFICIENTE DE GINI VERSÃO 2.0” de Flavio Antonio Maës dos Santos, tanto para o cálculo do valor de G como para testar a igualdade entre as hierarquias. Segundo Weiner & Solbrig (1984), uma população hierarquizada apresenta os seguintes atributos: i) o tamanho dos indivíduos varia muito, ii) existem poucos indivíduos grandes em relação a muitos indivíduos pequenos, iii) os indivíduos grandes contribuem bastante para a soma dos tamanhos individuais da população. Para interpretar a hierarquia deve-se considerar que: 1) nem todos os indivíduos de uma população influenciam diretamente no desempenho dos outros; 2) a hierarquia de tamanhos não reflete, necessariamente, a força da interação entre as plantas; 3) os vizinhos imediatos de uma planta têm maior impacto no desempenho dela, independentemente de sua posição na hierarquia (Hutchings 1986); e 4) a mortalidade é, em grande parte, concentrada na classe dos indivíduos suprimidos (Harper & White 1974). A hierarquia de tamanho é consequência dos processos populacionais e da dinâmica da floresta, onde o espaço disponível restringe o número de árvores que podem ocorrer em uma certa classe de tamanho (Swaine 1989).

RESULTADOS

As probabilidades de transição linear entre os estádios, inferidas a partir da frequência relativa dos mesmos nas populações de *Croton priscus* e *C. floribundus*, foram, respectivamente, de 0,065 e 0,196 de J1 para J2, de 0,362 e de 0,303 de J2 para imaturo, de 0,765 e 0,600 de imaturos para adultos. As frequências absolutas dos estádios foram, em sua maior parte, semelhantes entre as espécies e, conseqüentemente, as probabilidades de transição de um estádio para o outro também. Na passagem do estádio J1 para J2 a probabilidade foi bem maior na população de *C. floribundus* (figura 1). Devido ao reduzido número de plântulas em relação ao de J1, não foi possível calcular a probabilidade de transição do estádio plântula para J1 nas duas populações.

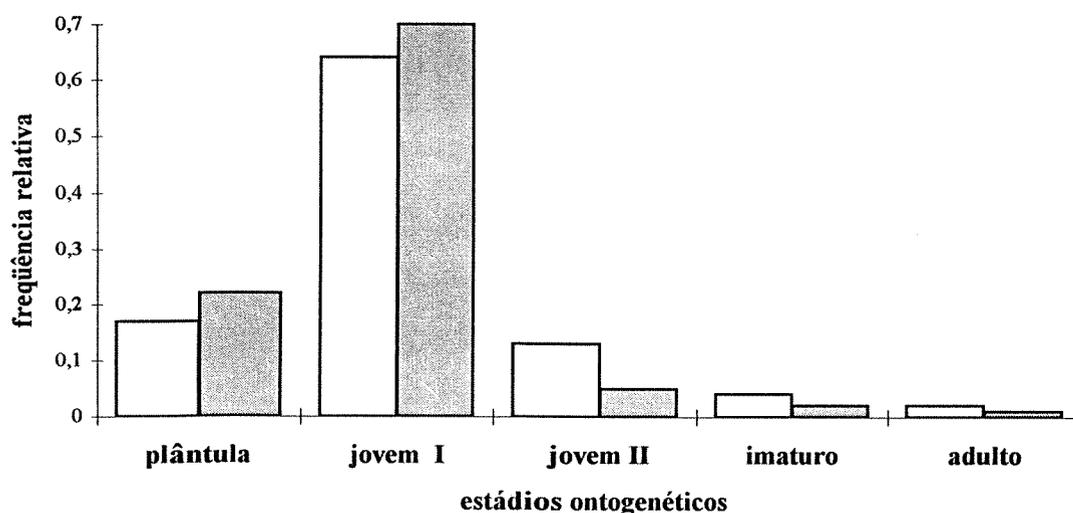


Figura 1. Frequência relativa dos estádios ontogenéticos das populações de *Croton priscus* (escuro) e de *C. floribundus* na RMSG, Campinas, SP.

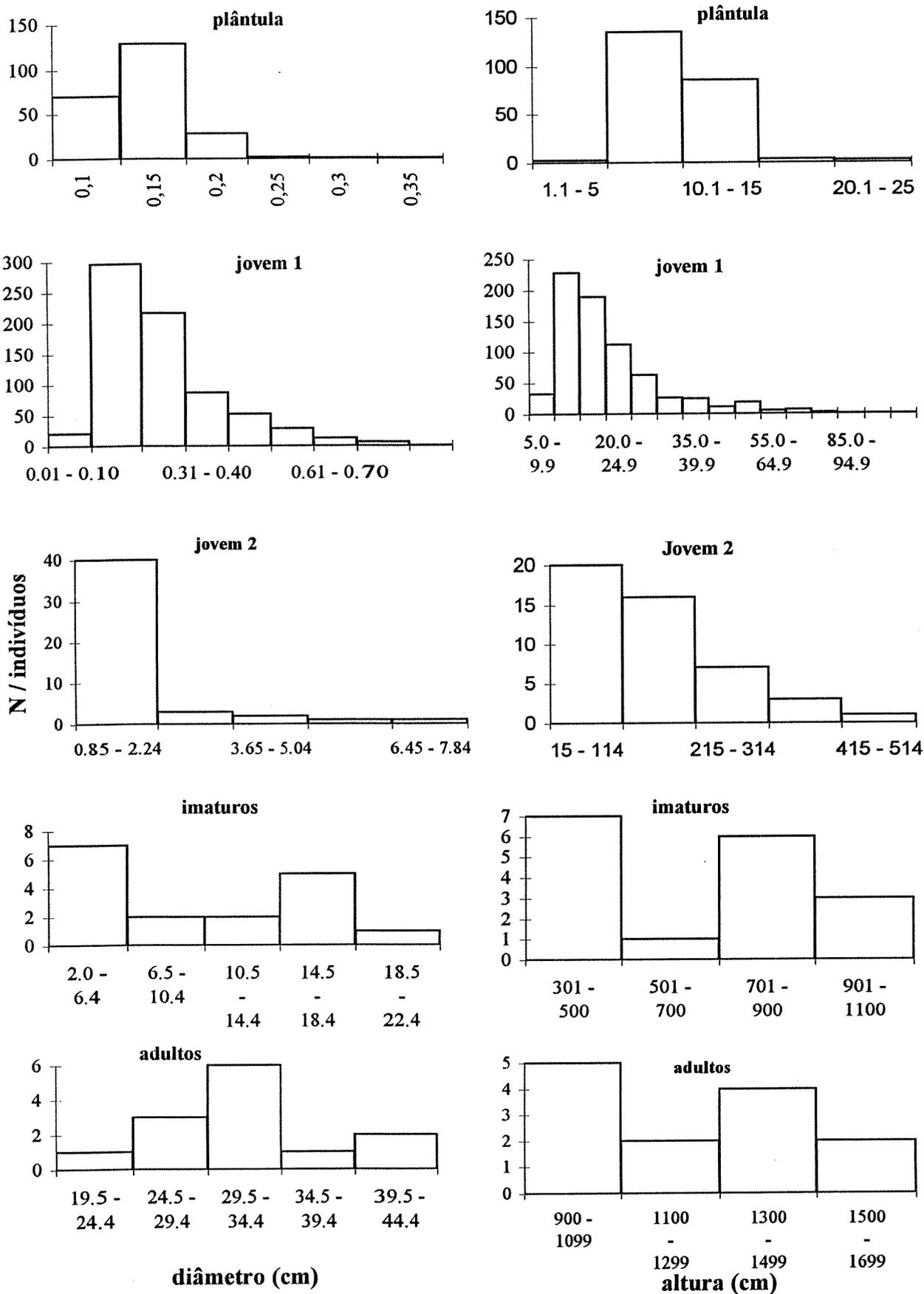


Figura 2. Distribuição do número de indivíduos por classes de diâmetro e por classes de altura na população de *C. priscus* na RMSG, Campinas, SP

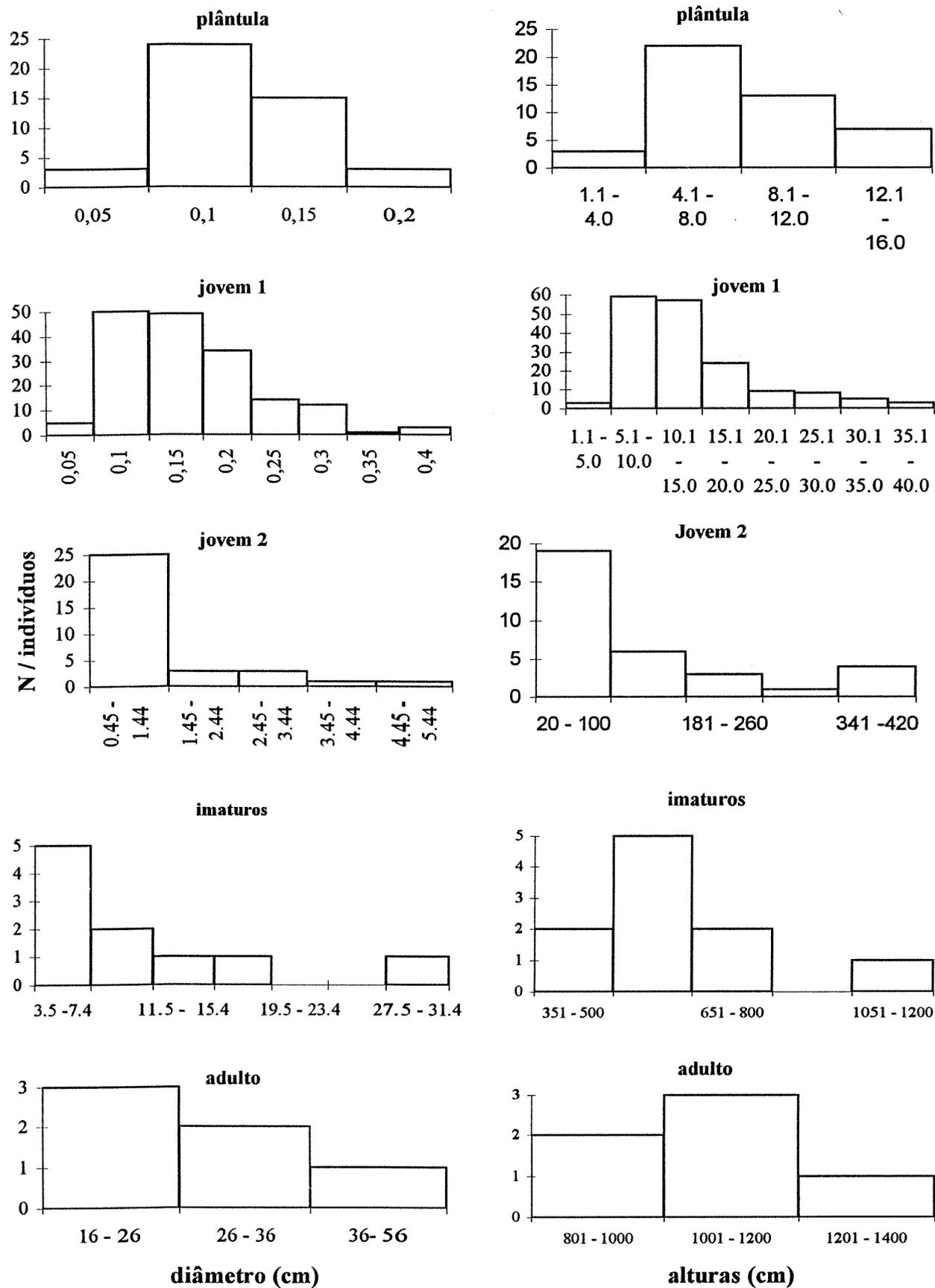


Figura 3. Distribuição do número de indivíduos por classes de diâmetro e por classes de altura na população de *C. floribundus* na RMSG, Campinas, SP.

As distribuições de tamanho dos estádios ontogenéticos diferiram significativamente entre as duas populações para as duas medidas de tamanho nos estádios plântulas e J1 e para a medida de diâmetro dos J2 e dos imaturos (figs.2 e 3, tab. 1).

As duas populações apresentaram-se bastante hierarquizadas nos dois parâmetros de tamanho. A população de *Croton priscus* apresentou $G = 0,763$ para o diâmetro do caule e $G = 0,712$ para altura total. A população de *C. floribundus* apresentou $G = 0,853$ para o diâmetro do caule e $G = 0,793$ para altura total. De modo geral, os estádios intermediários (J1, J2 e imaturo) de ambas as populações apresentaram hierarquias (de diâmetro e de altura) maiores que as das plântulas ou que as dos adultos (fig. 2, tabs. 2 e 3).

No estágio plântula das duas populações a maior parte dos indivíduos concentrou-se nas menores classes, embora a primeira tivesse menos indivíduos que a classe seguinte (figs. 2 e 3). Nas duas populações a hierarquia das plântulas foi bem pequena (fig. 4), sendo igual somente à dos imaturos quanto à altura e à dos adultos quanto ao diâmetro (tabs. 2 e 3). A hierarquia de altura foi significativamente maior nas plântulas de *Croton floribundus* que nas de *C. priscus* (tab.4).

O estágio jovem 1 (J1) teve poucos indivíduos na primeira classe de tamanho com relação às classes seguintes e houve a grande sobreposição de tamanhos entre este estágio e o de plântula (fig.s 2 e 3). Embora as hierarquias de tamanho tivessem aumentado no estágio J1, continuaram baixas (fig. 4). A hierarquia de diâmetro de J1 em *Croton floribundus* não diferiu significativamente da hierarquia de diâmetro dos imaturos e dos adultos (tab. 2). A hierarquia de diâmetro do estágio J1 de *Croton priscus* não diferiu significativamente apenas da hierarquia dos imaturos (tab. 3).

No estágio J2 não houve sobreposição de diâmetro com o estágio anterior, mas houve sobreposição de altura (figs. 2 e 3). A primeira e parte da segunda classes de altura de J2 de *Croton priscus* sobrepuseram-se à maior parte da distribuição de altura dos J1 (a partir da terceira classe) (fig. 2). Em *Croton floribundus*, a sobreposição foi menor, ocorrendo a partir da quinta classe de J1 (fig. 3). Nas duas populações os indivíduos

concentraram-se na menor classe de tamanho (figs. 2 e 3) e a hierarquia aumentou em altura, mas se manteve em diâmetro (fig. 4 e tabs. 2 e 3). Em *Croton priscus* quase todas as classes de diâmetro dos J2, com exceção de parte da classe inicial, sobrepuseram-se à primeira e à segunda classes de diâmetro dos imaturos, mas apenas as duas maiores classes de altura de J2 sobrepuseram-se à primeira classe de altura dos imaturos (fig. 2). Em *Croton floribundus* a sobreposição foi bem menor, apenas parte das últimas classes de diâmetro e de altura de J2 sobrepuseram-se com à primeira dos imaturos (fig. 3).

As penúltimas classes de diâmetro e de altura de imaturos na população de *Croton floribundus* não apresentaram indivíduos (fig. 3). Nas duas populações a hierarquia de altura diminuiu, mas a de diâmetro manteve-se (fig. 4). Os valores das hierarquias não diferiram entre as populações (tab. 4). Houve sobreposição de tamanho com os adultos (figs. 2 e 3).

Tabela 1. Teste U de Mann-Whitney de diferença entre as distribuições de diâmetro e altura das duas populações.

estádios	variáveis	P
plântula	diâmetro	<0.0004
	altura	<0.0005
J1	diâmetro	<0.0001
	altura	<0.0001
J2	diâmetro	0.0083
	altura	0.01
imaturos	diâmetro	0.01
	altura	0.01
adulto	diâmetro	0.05
	altura	0.1

As distribuições de diâmetro e de altura dos adultos pareceram ser menos assimétricas que as distribuições dos demais estádios (figs. 2 e 3). As hierarquias de diâmetro e de altura diminuíram bastante nos adultos das duas populações (fig. 4), embora a hierarquia de diâmetro em *Croton floribundus* tivesse diminuído menos, tornando-a significativamente diferente da de *C. priscus* (tab. 4).

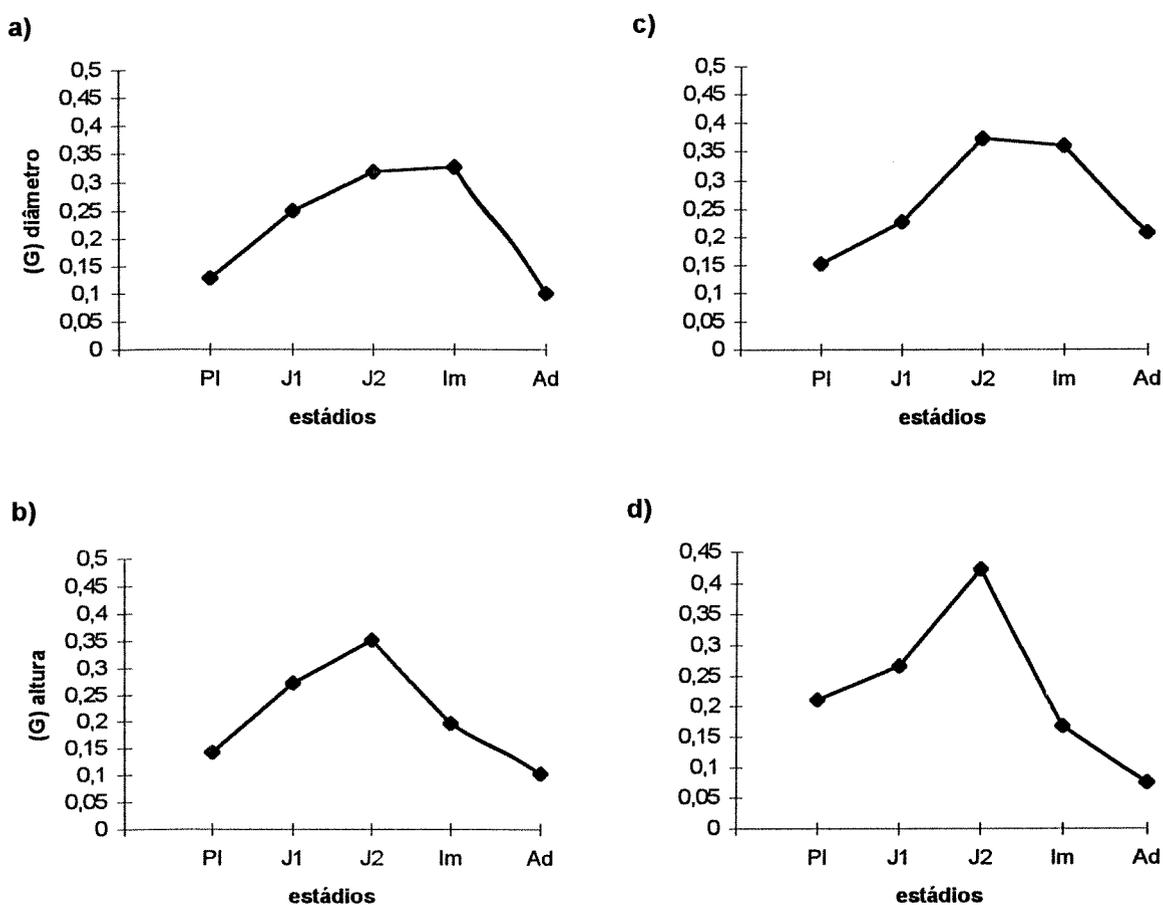


Figura 4. Variação do coeficiente de Gini (G) com os estádios ontogenéticos da população de *Croton priscus* (a, b) e de *C. floribundus* (c, d) na RMSG, Campinas, SP.

Tabela 2. Teste de Gini com as probabilidades de diferenças entre os valores de G (Gini) para altura (A) e diâmetro (D) dos estádios da população de *Croton floribundus* na RMSG, Campinas, SP. Os valores de G diferem quando $P < 0.05$.

estádio	plântula		jovem 1		jovem 2		imaturo		adulto	
	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D
plântula	—		0.010	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.350	0.020	< 0.001	0.400
jovem 1	—		—		< 0.001	0.002	0.040	0.110	< 0.001	0.820
jovem 2	—		—		—		< 0.001	0.850	< 0.001	0.020
imaturo	—		—		—		—		0.050	0.090
adulto	—		—		—		—		—	

Tabela 3. Teste de Gini com as probabilidades de diferença entre os valores de G (Gini) para a altura (A) e diâmetro (D) dos estádios ontogenéticos da população de *Croton priscus* na RMSG, Campinas, SP. Os valores de G diferem quando $P < 0.05$.

estádios	plântulas		jovem 1		jovem 2		imaturo		adulto	
	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D
plântula	—		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.080	< 0.001	0.020	0.440
jovem 1	—		—		0.010	0.190	0.010	0.090	< 0.001	< 0.001
jovem 2	—		—		—		0.002	0.900	< 0.001	< 0.001
imaturo	—		—		—		—		0.002	< 0.001
adulto	—		—		—		—		—	

Tabela 4. Teste de Gini com as probabilidades de diferença dos valores de G (Gini) para altura (A) e diâmetro (D) dos estádios ontogenéticos entre as populações de *Croton floribundus* e de *C. priscus* na RMSG, Campinas, SP. Os valores de G diferem quando $P < 0.05$.

variáveis	altura	diâmetro
<i>C. floribundus</i> X <i>C. priscus</i>		
pop. total	1	0.010
plântulas	< 0.001	0.260
jovem 1	0.780	0.060
jovem 2	0.110	0.420
imaturo	0.570	0.660
adulto	0.260	0.010

DISCUSSÃO

Para interpretar uma distribuição de tamanho, devem-se considerar tanto as probabilidades de recrutamento dos indivíduos como as de mortalidade (Johnson et al. 1994). Assim, a falta de indivíduos numa determinada classe pode significar uma alta mortalidade na transição de uma para outra, ou a falta de recrutamento na classe anterior devido à estagnação de crescimento, ou também pode representar a natureza efêmera dos indivíduos daquela classe.

O pequeno número de indivíduos na menor classe de tamanho das plântulas estaria indicando que plântulas muito pequenas são bastante vulneráveis. O estabelecimento das plântulas parece ser um evento de curta duração, porque o período de reprodução tem curta duração: a floração dura em média três meses, a frutificação de *Croton floribundus*, 2 meses e de *C. priscus*, 3 meses (Passos 1995); a germinação parece ocorrer durante 3 meses (observação pessoal) e a viabilidade da semente de *C. floribundus* é de apenas três meses (I.F.M. Válio comunicação pessoal¹). Logo após a germinação, ou as plântulas morrem, ou crescem para as classes de tamanho maior, ou seja, o estágio de plântula tem periodicidade anual e é efêmero. Assim, a classe de menor tamanho delas representaria os indivíduos recém-germinados ou sem possibilidade de crescimento, devido às condições desfavoráveis de solo e luz. Também se pode sugerir que a menor classe de tamanho tenha uma mortalidade muito alta, porém não perceptível no campo, por exemplo, quando a plântula é totalmente consumida por pequenos roedores. Assim, como a diferença de idade é pequena, não deve contribuir muito para a variação de tamanhos e para a hierarquização nas plântulas. Outros fatores podem estar influenciando na distribuição de tamanhos nesse estágio, como diferenças iniciais de tamanho, diferentes taxas de crescimento entre os indivíduos e diferentes condições no microssítio de cada indivíduo. Já o fato de haver recrutamento em qualquer classe de tamanho das plântulas contribui para diminuir a hierarquia, porque, antes de crescer e concentrar

¹ Dr Ivany Ferraz Marques Válio (Titular aposentado do Departamento de Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia da UNICAMP).

tamanho, a plântula já passaria para o estágio seguinte. A pequena variação no tamanho das plântulas (baixo valor do coeficiente de Gini) também contribui para a baixa hierarquia, porque as diferenças entre as porcentagens de contribuição de cada indivíduo para o tamanho total são muito baixas.

Em J1 os indivíduos de menores tamanhos de diâmetro ou de altura podem representar plantas com crescimento estagnado, ou que estão degenerando, porque, além de terem perdido algumas partes (cotilédones), não cresceram, havendo sobreposição de tamanhos com as plântulas. A grande sobreposição de tamanhos do estágio J1 com as plântulas leva a concluir que pelo menos parte dos J1 seja oriunda do mesmo evento de recrutamento que originou as plântulas. Tal conclusão está de acordo com a observação de que as plântulas representam um estágio efêmero, isto é, de curta duração. Outra parte dos indivíduos de J1 seria proveniente de eventos reprodutivos anteriores, uma vez que a maior parte dos J1 foi marcada antes do último período reprodutivo. Os J1 de maiores tamanhos podem ser sobreviventes de eventos de recrutamento ainda mais anteriores. Podem ser também indivíduos originados de eventos de recrutamento não tão distantes, mas com maior taxa de crescimento, talvez devido a diferenças genéticas e/ou de favorabilidade ou desfavorabilidade do microssítio. Em uma população de *Dipteryx panamensis*, uma árvore pioneira na floresta de Barro Colorado, as plântulas sobreviveram vários anos e cresceram rapidamente quando ocorreu uma abertura no dossel (De Steven 1988). O critério usado para definir as plântulas (altura mínima de 30 cm) daquele estudo, sobrepõe-se ao usado para distinguir o estágio jovem 1 deste estudo. O acúmulo de indivíduos de diversos eventos de recrutamento no estágio J1 contribuiria para o aumento da hierarquia, mas a estagnação no crescimento e uma grande mortalidade dos indivíduos impediriam um aumento maior.

O crescimento e o recrutamento provavelmente ocorrem com periodicidade anual devido à estacionalidade do clima e à sazonalidade da fenodinâmica das duas espécies (Morellato & Leitão-Filho 1990, Morellato 1995). A cada ano poucos indivíduos seriam recrutados de J1 para J2 porque, para passar para o próximo estágio, um J1

precisaria ter um tamanho grande. Além de ser grande, deveria ser capaz de apresentar uma rápida resposta com alta taxa de crescimento e estar em um microssítio favorável durante algum período da estação de crescimento. Por isso, a probabilidade de transição de J1 para J2 foi a mais baixa encontrada nas populações. Mas a probabilidade de transição de J1 para J2 foi bem maior em *Croton floribundus*. Isto parece estar relacionado à capacidade de ramificação dos J1 de *Croton floribundus*, que lhes parece conferir uma melhor resposta à quebra do eixo caulinar e maior competitividade por espaço e por luz, quando comparados aos J1 de *C. priscus*. Estes, ao quebrarem, perdem seu meristema apical e morrem por não serem capazes de ramificar rapidamente. Neste sentido, *Croton floribundus* pode ser considerada como uma espécie de maior habilidade competitiva e de crescimento (sensu King 1981, 1990).

Na passagem do estágio J1 para o estágio J2 parece ocorrer o “efeito de gargalo” (Harper 1977, Silvertown & Doust 1993) nas duas populações, diminuindo drasticamente o número de indivíduos. Se o estágio J1 é realmente um estágio no qual se acumulam indivíduos, a passagem para o próximo estágio estaria condicionada a alguma alteração nas condições do microssítio.

No estágio J2, que provavelmente não tem mais a capacidade de estagnação, indivíduos com maiores taxas de crescimento e maior altura teriam mais chances de alcançar o estágio seguinte. Na população de *Croton priscus* muitos indivíduos já adquiriram a capacidade de ramificar (capítulo 1). Ao adquirirem esta capacidade, os J2 de *Croton priscus* poderiam escapar da limitação imposta pela cobertura vegetal e rebrotar após a quebra do caule, tornando-se tão competitivos quanto os J2 da outra espécie, que são capazes de ramificar desde o estágio J1. Isto explicaria, em parte, o fato de os J2 de *Croton priscus* terem probabilidades de transição para o próximo estágio bastante próximas dos J2 de *C. floribundus*. A hierarquia aumentou em altura e manteve-se em diâmetro neste estágio, provavelmente devido ao grande crescimento em altura de alguns indivíduos. Esses indivíduos, possivelmente, ainda não tiveram condições ambientais favoráveis para reiterar e, portanto, teriam investido mais em altura do que em diâmetro, seja devido à alta densidade de plantas ou à pouca luminosidade no microssítio.

O diâmetro parece não ser um fator determinante na passagem do estágio J2 para o imaturo na população de *Croton priscus*, porque houve uma grande sobreposição de tamanhos entre os dois estádios. Na população de *Croton floribundus* apenas os J2 com maior diâmetro e altura reiterariam, passando para o estágio imaturo. O maior investimento em altura seria ainda mais importante para os J2 de *Croton priscus* porque só os mais altos, com diâmetros variados, reiterariam.

A passagem para o estágio imaturo é marcada pela reiteração (capítulo 1), um evento oportunístico estreitamente relacionado com o ambiente social (Hallé et al. 1978). Se o ambiente é aberto, a planta reitera. Se o ambiente é fechado, a planta pode crescer em altura, mas não reitera (Oldeman 1991). Assim, no estágio J2 das duas populações a planta investiria no crescimento em altura até atingir de 300 cm a 400 cm, quando conseguiria expandir sua copa. As plantas imaturas, em ambientes mais abertos, desenvolveriam maior copa e poderiam investir mais em diâmetro para sustentar a copa. Ao contrário, aquelas que estão em ambientes mais fechados teriam que investir um pouco mais em altura. Isto explicaria parcialmente a manutenção da hierarquia em diâmetro e a diminuição da hierarquia em altura no estágio imaturo.

A ocorrência de lacunas na distribuição de tamanhos dos imaturos na população de *Croton floribundus* provavelmente se deve a um efeito de agrupamento decorrente do valor de intervalo de classe, muitas vezes inevitável (Sokal & Rohlf 1969). Isto ainda pode estar indicando que outros fatores podem estar influenciando no amadurecimento das plantas, como interações sincológicas, ou flutuações no recrutamento dos indivíduos.

As diferenças entre as distribuições de tamanho das populações devem ser interpretadas considerando-se que o teste U compara as medianas do conjunto de dados. Assim, as diferenças entre as plântulas e os J1 seriam devidas às diferenças de tamanho, já constatadas no capítulo 1. Entretanto, no caso dos J1, cujo limite superior foi definido com base na dispersão dos pontos de diâmetro e altura (capítulo 1), essa diferença pode ter sido um artifício do critério de separação dos estádios. Nos estádios J2 e imaturo as diferenças nas distribuições de diâmetro devem-se à maior amplitude de tamanho desses estádios na população de *Croton floribundus*. Isto estaria indicando que os indivíduos

desta espécie seriam mais delgados que os de *Croton priscus* e que a altura seria mais importante na passagem de um estágio para o outro, nas duas populações.

De modo geral, a hierarquia nos adultos diminuiu bastante. Na maturidade, as copas das árvores já estão no dossel da floresta. Nessas condições o crescimento tende a cessar em altura e a continuar em diâmetro, porém num ritmo mais lento, com maior investimento no crescimento da copa e na reprodução (Oldeman 1991). A manutenção da hierarquia de diâmetro nos adultos da população de *Croton floribundus* pode ser explicada pela presença de um único adulto que teve quase o dobro do diâmetro dos outros, que foi, provavelmente, o maior indivíduo da população.

A análise demográfica estática, embora não forneça taxas de recrutamento e mortalidade reais, permite identificar padrões gerais da população e apontar os aspectos mais relevantes a serem abordados com maior profundidade em estudos futuros, como, por exemplo, quais estágios são os mais críticos em termos de sobrevivência e recrutamento, se as plantas de mesmo tamanho têm a mesma probabilidade de morte ou que fatores determinam o tamanho. Ainda fornece um diagnóstico dos principais padrões e processos ocorrentes na população.

A estrutura das populações é bastante semelhante, sugerindo que ambas respondem de maneira semelhante ao ambiente social, ou seja, suas estruturas estariam sendo reguladas similarmente pelos mesmos processos sincológicos (Wilmans 1985). Mas, o maior sucesso relativo de *Croton floribundus*, mesmo estando em menor número, indica que esta espécie é mais competitiva na capoeira. O estágio jovem 1, nas duas populações, é caracteristicamente de estagnação. Na população de *Croton floribundus* ele é menor em tamanho e em número, mas a probabilidade de transição para J2 é maior. Se o maior sucesso de J1 em *Croton floribundus* não se deve à tendência de crescimento, pode-se sugerir que a capacidade de ramificação e a rápida resposta a alterações no ambiente estariam promovendo essa diferença.

BIBLIOGRAFIA

- CASTELLANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. **Revista Brasileira de Botânica** 16: 181-203.
- DE STEVEN, D. 1988. Light gaps and long term seedling performance of a Neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). **Journal of Tropical Ecology** 4: 407-411.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. **Tropical trees and forests. An architectural analysis**. Springer-Verlag, New York.
- HARPER, J.L., 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, London.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. 1974. The demography of plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 5: 419-463.
- HUTCHINGS, M.J. 1986. The structure of plant population. In **Plant ecology** (Crawley M. J. ed.). Blackwell Sci. Publi., Oxford, P. 97-136.
- JOHNSON, E. A., MIYANISHI, K. & KLEB, H. 1994. The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstructions in a *Pinus contorta* - *Picea engelmannii* forest. **Journal of Ecology**. 82: 923-931.
- KING, D.A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. **Oecologia** 51: 351-356.
- KING, D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian forest. **Functional Ecology** : 27-32.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology** 3: 347-358.
- MATTHES, L.A.F. 1992. **Dinâmica da sucessão secundária em mata, após ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas - São Paulo**. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade de Campinas. Campinas .
- MATTHES, L.A.F., LEITÃO FILHO, H.F. & MARTINS, F.R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: CONGRESSO DE SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, Botucatu, 1985. **Anais**. P. 55-76.
- MORELLATO, L.P. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade de Campinas, Campinas.
- MORELLATO, L.P. 1995. As estações do ano na floresta. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas, p.37-41.
- MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Biologia** 50: 163-173.

- MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. 1995. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora da UNICAMP, Campinas.
- OLDEMAN, R.A.A. 1991. **Forests: elements of Silviculture**. Springer-Verlag, Berlim.
- OLIVEIRA, J.B. 1980. **Características morfológicas, analíticas, limitações e aptidão agrícola dos solos da quadrícula de Campinas**. Instituto Agrônomo. Circular técnica nº109, Campinas.
- PASSOS, L.C. 1995. **Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em mata semidecídua**. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, Universidade de Campinas, Campinas.
- RABOTNOV, T.A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. In **The population structure of vegetation** (White, J. ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, P. 121-142.
- RODRIGUES, R.R. 1995. A sucessão florestal. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas, p.37-41.
- SIEGEL, S. 1979. **Estatística não-paramétrica para as ciências do comportamento**. McGraw-Hill do Brasil, LTDA, São Paulo.
- SILVERTOWN, J.W. & DOUST, J.L. 1993. **Introduction to plant population biology**. Blackwell Sci. Publi., Oxford.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, J. 1969. **Biometry. Principles and practice of statistics in biological research**. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- SOLBRIG, O.T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. **Evolution** 35: 1080-1093.
- SWAINE, M.D. 1989. Population dynamics of tree species. In **Tropical forests. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity** (Holm-Nielsen, L.B., Nielsen I.C. & Balslev, H eds). Academic Press. San Diego.
- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of tropical Ecology** 3: 359-366.
- VELOSO, H.P., RANGEL, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE, Rio de Janeiro, 123p.
- WEINER, J. & SOLBRIG, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. **Oecologia**. 61: 334-336.
- WILMANS, O. 1985. On the significance of demographic process in phytosociology. In **The population structure of vegetation** (White, J. ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology** 70:536-538.

**Ocupação do espaço por duas espécies arbóreas numa
floresta estacional semidecídua.**

RESUMO - (Ocupação do espaço por duas espécies arbóreas numa floresta estacional semidecídua.) Foram estudadas populações simpátricas de *Croton floribundus* Spreng. e *C. priscus* Croizat (Euphorbiaceae), espécies arbóreas consideradas pioneiras, na Reserva Municipal de Santa Genebra, em Campinas, estado de São Paulo. Foram demarcadas 100 parcelas de 5 x 5 m, sorteadas aleatoriamente em 1 hectare de vegetação secundária, onde foram medidas todas as plantas dos estádios superiores às plântulas. Nas parcelas de 25 m² foram delimitadas sub-parcelas de 1 x 1 m, onde foram medidas todas as plântulas. O padrão espacial foi inferido a partir do coeficiente de dispersão (I), do índice de Morisita (Id) e do índice de Morisita padronizado (Ip). Para e segundo a análise de associação espacial, utilizando-se o teste de χ^2 de presença e ausência. As duas populações apresentaram padrão espacial agregado. Com exceção dos adultos, todos os estádios apresentaram-se agrupados, sendo que a população de *Croton floribundus* apresentou o maior grau de agregação. As duas populações apresentaram-se levemente associadas no espaço, sugerindo que a favorabilidade ambiental seja parcialmente semelhante entre ambas. As associações espaciais mostraram que os estádios da população de *C. floribundus* ocorreram segregados no espaço ao contrário dos estádios da população de *C. priscus*, cujos estádios subseqüentes ocorreram associados. Isto indica que as condições favoráveis para o estabelecimento e o desenvolvimento de indivíduos jovens em adultos maduros são mais efêmeras para a população de *C. floribundus* e mais persistentes para a de *C. priscus*.

Key words - Spatial patterns, pioneers, *Croton floribundus*, *Croton priscus*.

INTRODUÇÃO

Atualmente as florestas tropicais, com exceção de parte da região amazônica, ocorrem sob a forma de fragmentos, sujeitos a fortes perturbações. Essas perturbações e a própria fragmentação provocam transformações na estrutura e nos processos de regeneração florestais, sendo uma das principais causas da extinção de espécies (Harris 1984). Algumas espécies vegetais outrora abundantes tornaram-se raras, já outras antes incomuns tornaram-se bastante freqüentes, mudando seu papel na comunidade.

Uma floresta é um mosaico silvático de estádios sucessionais (Horn 1974) de degeneração e regeneração, causado pela morte de árvores do dossel e composto de eco-unidades em fases de reorganização, desenvolvimento, maturidade e degeneração (Oldeman 1989). Muitas matas que já foram bastante perturbadas por fogo ou por corte regeneraram, formando as atuais matas secundárias. A proporção entre as áreas de cada eco-unidade é um indicador do estado geral de uma floresta. As florestas perturbadas e fragmentadas geralmente apresentam maior proporção de eco-unidades de degeneração e reorganização do que as grandes florestas de áreas contínuas e as florestas fragmentadas não perturbadas. Dessa forma, qualquer tipo de floresta constitui-se num ambiente bastante heterogêneo, em diversas escalas, no espaço e no tempo (Terborgh 1973). Ademais, a heterogeneidade ambiental é percebida de modo único em cada espécie.

A dinâmica florestal e sua conseqüente heterogeneidade ambiental têm sido consideradas como promotoras da diferenciação de nichos de regeneração entre as espécies e da grande diversidade das florestas tropicais (Grubb 1977, Whitmore 1989). O nicho de regeneração compreende todos os processos (produção de sementes, dispersão, germinação, estabelecimento e crescimento) envolvidos na reposição de um indivíduo maduro por outro indivíduo maduro de outra geração (Grubb 1977). Em cada um desses processos a favorabilidade - o conjunto das condições necessárias para uma planta sobreviver e ser bem sucedida - pode ser diferente (Grubb 1977) e não é homogeneamente distribuída nem no espaço nem no tempo (Terborgh 1973). Dependendo do local em que a planta está, as condições do microssítio podem ser favoráveis (mais ou menos) ou não, por

exemplo, ao seu crescimento e desenvolvimento (Solbrig 1981). A maneira como uma espécie percebe, responde e ocupa o ambiente durante sua ontogenia, ou seja seu nicho de regeneração, é atualmente denominado pelos ecólogos de populações como história de vida (Silvertown & Doust 1993). Detectar quais fases do desenvolvimento ontogenético na população são mais evidentemente influenciadas pela dinâmica da comunidade pode auxiliar a compreensão da regeneração da própria população e também da floresta (Rabotnov 1985).

As espécies arbóreas tropicais diferem significativamente no grau em que a sua história de vida está relacionada aos distúrbios naturais, particularmente à queda de árvores (Clark et al. 1993). Swaine & Whitmore (1988) propuseram uma divisão das espécies de árvores em pioneiras e não pioneiras, grupos ecológicos com histórias de vida distintas. Inicialmente, as pioneiras foram definidas como espécies que ocupam as áreas abertas - clareiras - com alto requerimento de luz durante a ontogenia, principalmente durante a germinação da semente e o estabelecimento das plântulas; e as não pioneiras, como espécies tolerantes à sombra durante a ontogenia, ocupando áreas fechadas por um dossel (Whitmore 1989). Diversos atributos morfológicos, fisiológicos e ecológicos foram incorporados à definição de cada grupo: as pioneiras são reconhecidas como produtoras de grande quantidade de sementes pequenas, com ampla dispersão, muitas formam banco de sementes, têm crescimento rápido, curta duração de vida e madeira de baixa densidade; as não pioneiras, como árvores com grandes sementes capazes de germinar e estabelecer na sombra, de crescimento mais lento, grande longevidade e com madeira de alta densidade (Clark & Clark 1992, Swaine & Whitmore 1988, Whitmore 1989). Mas, os raros estudos realizados em florestas tropicais têm mostrado que a história de vida da grande maioria das espécies florestais é bastante complexa e que, na realidade, há um gradiente entre os grupos ditos pioneiros e não pioneiros (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992, Clark & Clark 1993, De Steven 1988). Algumas espécies foram classificadas, por exemplo, como secundárias iniciais, secundárias tardias, etc. (Whitmore 1989). Ademais, pode haver aberturas no dossel dos mais variados tamanhos e formas e muitas espécies parecem depender de pequenas aberturas para completar seu desenvolvimento (Clark & Clark 1993).

Portanto, para compreender a regeneração de espécies tropicais é necessário que sejam feitos estudos em diversos estádios de vida, principalmente com plantas jovens, avaliando as condições do microssítio durante a ontogenia a longo prazo, devido à longevidade das espécies arbóreas e, preferencialmente, que sejam feitas comparações entre espécies na mesma floresta (Clark & Clark 1993).

Uma das formas de avaliar as condições de microssítio necessárias à regeneração de uma espécie é analisar o arranjo das populações no espaço. Uma planta só pode adquirir os recursos necessários à vida, como luz, água e nutrientes, se ocupar o espaço para capturá-los (Silvertown & Doust 1993). O espaço pode ser encarado ou como uma área em que a planta é capaz de exercer e sofrer influência de outros organismos; ou como densidade, o número de plantas por unidade de área (Silvertown & Doust 1993). Desse modo, as condições ambientais são relativas à maneira como uma planta pode percebê-las, não estando arranjadas no espaço de maneira absoluta (Swaine et al. 1987). A mortalidade ou a sobrevivência de uma planta está estreitamente relacionada ao espaço disponível para ela crescer (Silvertown & Doust 1993). O padrão espacial dos indivíduos de uma população resulta do padrão de recrutamento e da influência dos fatores de mortalidade no espaço (Hutchings 1986). São encontrados três tipos básicos de padrões espaciais na natureza: agregado, quando os indivíduos ocorrem em grupos; uniforme ou regular, quando os indivíduos ocorrem regularmente no espaço; e aleatório, no qual cada indivíduo ocorre ao acaso, independentemente da presença do outro (Odum 1983). Geralmente, numa escala local, o padrão espacial é agregado e raramente ocorre padrão aleatório ou regular (Hutchings 1986), mas o padrão espacial pode variar de acordo com a escala e durante a ontogenia. Se, numa determinada população, a mortalidade é dependente da densidade, as plantas maduras tendem a ser menos agregadas que as plantas jovens. Segundo o modelo de Janzen (1970) e Connell (1971), a mortalidade nas fases iniciais de desenvolvimento estaria bastante relacionada com a proximidade da planta-mãe e com a densidade. Isto porque a quantidade de sementes e de plântulas é maior junto à planta-mãe, o que aumentaria as chances de ataque de patógenos e predadores. Assim, as plântulas próximas à planta-mãe teriam menores chances de sobrevivência e recrutamento, provocando um maior

espalhamento dos indivíduos maduros. Porém, se os fatores de mortalidade abióticos são mais importantes, as plantas maduras tendem a concentrarem-se nos sítios mais favoráveis e a mortalidade é inversamente dependente da densidade e dissociada da proximidade da planta-mãe (Hutchings 1986). O padrão espacial seria resultante do movimento de afastamento dos indivíduos, maximizando seu espaço e do movimento de aproximação dos indivíduos, maximizando a qualidade do ambiente, implicando que cada indivíduo responderia à presença do outro apenas como parte de seu ambiente total e de uma maneira dependente da densidade (Taylor et al. 1978). Assim, as respostas às interações competitivas variam com o padrão espacial e com a abundância de cada espécie (Silvertown & Doust 1993). Mas, as interações competitivas interespecíficas locais são muito mais dependentes do tamanho que das espécies dos indivíduos envolvidos (Silvertown & Doust 1993).

Considerando duas populações simpátricas de espécies arbóreas pioneiras, o presente trabalho pretende responder às seguintes questões:

- 1) Qual é o padrão espacial das duas populações e dos estádios ontogenéticos de cada população?
- 2) Qual é o efeito da densidade no tamanho médio dos indivíduos?
- 3) De que maneira cada uma das espécies ocupa o espaço da capoeira?
 - a) Os estádios estão agregados ou segregados no ambiente?
 - b) A favorabilidade é específica para cada estádio ou uma mesma mancha ambiental é favorável a todos os estádios?
- 4) Quais as implicações para a história de vida de cada população? Há diferença entre as populações?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

No sudeste brasileiro ocorrem florestas tropicais estacionais semidecíduas, hoje muito reduzidas, fragmentadas e sujeitas a altos níveis de perturbação antrópica. Nessa região *Croton floribundus* Spreng e *C. priscus* Croizat (Euphorbiaceae) são duas espécies de árvores pioneiras bastante freqüentes, principalmente nas matas com maiores níveis de perturbação. Elas são abundantes em um trecho de capoeira na Reserva Municipal de Santa Genebra em Campinas, estado de São Paulo. *Croton priscus* apresentou uma população quatro vezes maior do que *C. floribundus*, em ambas foram reconhecidos cinco estádios ontogenéticos: plântula, jovem 1, jovem 2, imaturo e adulto (capítulo 1).

A Reserva Municipal de Santa Genebra (RMSG) está localizada no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, estado de São Paulo e é gerenciada pela Fundação José Pedro de Oliveira. Possui uma área de 251,77 ha, com relevo suavemente ondulado, tendo altitudes por volta de 670 m, estando localizada, aproximadamente, nas coordenadas 22°44'S e 47°06'W (Morellato & Leitão-Filho 1995). O clima é do tipo Cwa de Koeppen, tropical macrotérmico de inverno seco não rigoroso. A média das temperaturas mínimas é de 18°C e a das temperaturas máximas, 22°C. A precipitação média anual é de 1.365 mm. A descrição detalhada do clima e do solo encontra-se em Oliveira et al.(1979), Oliveira (1980) e Matthes et al. (1988). A vegetação da reserva é classificada como floresta estacional semidecídua montana (Velloso et al. 1991). Sua composição florística é típica de matas semidecíduas (Morelatto & Leitão-Filho 1995). Podem ser reconhecidos três subtipos de vegetação florestal na RMSG: a floresta semidecídua propriamente dita, a floresta inundada ou paludícola e a vegetação secundária, que ocorre em certas áreas fortemente perturbadas (Castellani & Stubblebine 1993, Matthes 1992). A área estudada é de vegetação secundária, mais precisamente uma capoeira, cuja descrição encontra-se no capítulo 1.

Procedimento no campo

Numa área de 1 hectare, delimitada por dois eixos ortogonais de 100 m, foram instaladas, através de sorteio de pares de números aleatórios, 100 parcelas de 5 x 5 m. Em um dos vértices de cada parcela foi marcada, por meio de sorteio, uma sub-parcela de 1 x 1 m. Nas parcelas de 25 m² foram marcados e medidos todos os indivíduos dos estádios ontogenéticos jovem 1 (J1), jovem 2 (J2), imaturo e adulto. Nas parcelas de 1 m² foram marcados e medidas as plântulas. A definição de cada estádio seguiu o capítulo 1. No período de maio de 1993 a abril de 1994 foram registrados, uma única vez, a altura total, distância do solo até o galho mais alto e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS) de todos os indivíduos. O método de coleta de dados está descrito em capítulo 1.

Análise dos dados

O padrão espacial das populações foi inferido a partir de três índices de dispersão: a razão variância/média (**I**), o índice de Morisita (**Id**) e o índice de Morisita padronizado (**Ip**). Se a razão variância/média for igual a 1, o padrão espacial é aleatório; se for menor, é regular e, se for maior, é agregado. Se o índice de Morisita (**Id**) for significativamente menor do que 1, representa uma distribuição uniforme, se for maior do que 1, uma distribuição agregada, e, se for igual a 1, aleatória. Se o índice de Morisita padronizado (**Ip**) for igual ou maior que 0,5, o padrão espacial é agregado, se for menor ou igual a -0,5, o padrão é uniforme e, se for de valor intermediário, é aleatório. Todos esses índices têm suas limitações, por serem bastante afetados pelo tamanho da amostra, pelo tamanho da unidade amostral e pela densidade da população, sendo **Ip** considerado o melhor deles, por ser independente do tamanho da amostra e da densidade (Krebs 1989). Segundo Taylor et al. (1978), todos os índices de dispersão são influenciados pela densidade. Por isso, foram utilizados os três índices, que foram calculados com o módulo NEGBINOM de Krebs (1989) para as populações totais e para cada estádio de cada população.

Para analisar o efeito da densidade no tamanho médio dos indivíduos em cada estádio foram feitas várias análises de regressão com diversas variáveis de tamanho, como: volume cilíndrico médio dos indivíduos por parcela versus volume cilíndrico da espécie por parcela; volume cilíndrico médio dos indivíduos por parcela versus volume cilíndrico total por parcela; e diâmetro basal médio dos indivíduos por parcela versus número de indivíduos da espécie por parcela. Dessas regressões

somente a última mostrou alguma tendência, razão pela qual foi apresentada. Para os estádios que apresentaram um número de casos igual ou maior que 10 foram calculadas as equações de reta.

Para investigar se a favorabilidade ambiental se manteve ou variou ao longo da ontogenia arranjo foi testada a hipótese de que os indivíduos em cada estádio e os estádios entre si ocorreriam associados espacialmente. Foram testadas associações em cada um dos estádios, entre eles e entre os estádios de cada população utilizando-se o teste χ^2 de presença e ausência. A associação é positiva quando a frequência observada a (número de unidades amostrais com ocorrência conjunta das duas categorias) é maior do que a frequência esperada $E(a)$; a associação é negativa quando $a < E(a)$; e não há associação quando $a = E(a)$. Cada um dos estádios foi dividido em dois grupos um de indivíduos pequenos, com diâmetros iguais ou menores que o da mediana, e outro de indivíduos grandes, aqueles com diâmetros maiores que o da mediana. Caso uma associação fosse positiva, significaria que os grupos não se excluem e coexistem em manchas ambientais semelhantes. Se ocorresse uma associação negativa significaria que a presença de um dos grupos inibe a presença do outro. Se não houvesse associação significaria que os grupos estariam ocorrendo independentemente um do outro. O grau da associação foi medido pelo Índice de Jaccard IJ (Greig-Smith 1983, Ludwig & Reynolds 1988).

RESULTADOS

O padrão espacial das duas populações foi bastante semelhante. Ambas apresentaram padrão espacial agregado, assim como cada um dos estádios ontogenéticos. Os adultos foram uma exceção, apresentando um padrão aleatório (tab. 1). Porém, não se pode afirmar conclusivamente que o padrão espacial dos adultos fosse aleatório, devido ao tamanho relativamente pequeno das parcelas, em cada uma das quais não cabia mais do que uma planta adulta. De modo geral ambas as populações apresentaram uma diminuição gradativa na agregação dos estádios. Segundo todos os índices, a população de *Croton floribundus* foi mais agregada em todos os estádios do que a população de *C. priscus*, com exceção apenas dos J2 (tab. 1).

Tabela 1. Valores dos índices de dispersão razão variância/média (I), índice de Morisita (Id) e índice de Morisita padronizado (Ip) das populações e dos estádios ontogenéticos de *Croton floribundus* e de *C. priscus* na RMSG, Campinas, SP.

Estádios	<i>Croton floribundus</i>			<i>Croton priscus</i>		
	I	Id	Ip	I	Id	Ip
população total	34.02*	13.52*	0.56*	15.31*	2.37*	0.51*
plântula	13.76*	29.08*	0.64*	6.20*	3.25*	0.51*
jovem 1	35.04*	21.18*	0.60*	16.84*	3.17*	0.51*
jovem 2	4.22*	11.29*	0.54*	6.33*	11.99*	0.55*
imaturo	1.92*	11.11*	0.53*	1.43*	3.67*	0.50*
adulto	0.95 ^{NS}	< 0.001 ^{NS}	-0.10 ^{NS}	1.20 ^{NS}	2.56 ^{NS}	0.32 ^{NS}

* Significativo ($p < 0.05$)

NS - Não significativo.

Não foi possível detectar um efeito da densidade sobre o tamanho médio dos indivíduos em cada estádio, pois a análise de variância das diversas regressões testadas mostrou que nenhuma era significativa. Entretanto, no estádio J1 parece haver uma tendência a diminuir o diâmetro basal médio com o aumento da densidade das plantas, embora as regressões não tenham sido significativas (fig. 1).

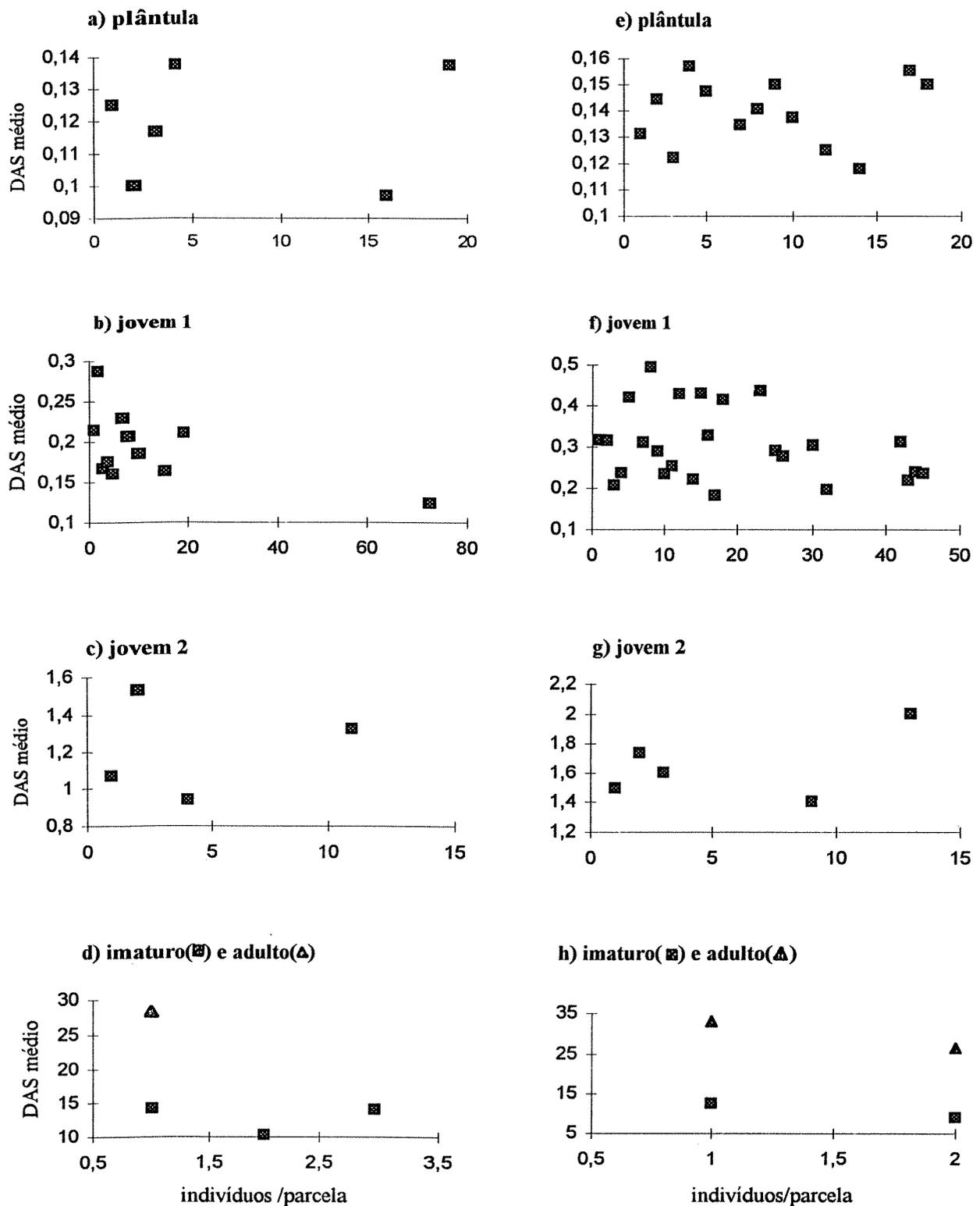


Figura 1. Diagramas de dispersão dos valores de diâmetro basal médio (cm) e de densidade de indivíduos de *Croton floribundus* (a, b, c, d) e de *C. priscus* (e, f, g, h) na RMSG, Campinas, SP. b) $N=11$, $r^2=0.31$, $y=0.21 - 0.001x$; $P=0.07$; e) $N=13$, $r^2=0.01$, $y=0.14 + 0$, $P=0.72$; e f) $N=25$, $r^2=0.07$, $y=0.33 - 0.002x$, $P=0.2$. As escalas dos gráficos são diferentes.

A análise de associação indicou a ocorrência somente de associações positivas ou ausentes. Em cada estágio de *Croton floribundus*, com exceção do adulto, houve associação entre os indivíduos pequenos (P) e grandes (G). Associação inter-estádios ocorreu apenas entre plantas J2 e imaturas (fig. 2a). Essas associações indicam que, na população de *Croton floribundus*, os estádios se encontravam bem segregados no espaço. Na população de *Croton priscus*, os estádios estavam menos agrupados no espaço (tab. 1). Nos estádios de plântulas, de J1 e de J2 as plantas P e G também ocorreram associadas e ocorreram associações apenas entre estádios subseqüentes na ontogenia, das plântulas aos adultos, como mostram as barras verticais e diagonais da figura 2b. Embora tenham sido significativas, as associações abaixo do limite de 20% não foram representadas na figura 2, por serem muito fracas. Na população de *Croton floribundus* ocorreram associações fracas entre plântulas pequenas e J1 grandes (14%), entre indivíduos pequenos de J2 e de imaturos (18%); em *Croton priscus* ocorreram associações fracas entre plantas grandes de J1 e de J2 (16%). Estádios equivalentes (J1, J2 e imaturos) das duas populações ocorreram associados mas as plântulas tiveram associação muito fraca (15%). Houve associação entre os J2 de *Croton priscus* e imaturos de *C. floribundus*, bem como entre J2 de *C. floribundus* e imaturos e adultos de *C. priscus* (fig. 2c). Assim, as plantas de estádios equivalentes das duas populações podiam ocupar as mesmas parcelas, e os J2 podiam ocupar também as mesmas parcelas que imaturos e adultos. Mas, os estádios iniciais, plântulas e J1, não ocuparam parcelas onde ocorreram outros estádios, estando segregados espacialmente.

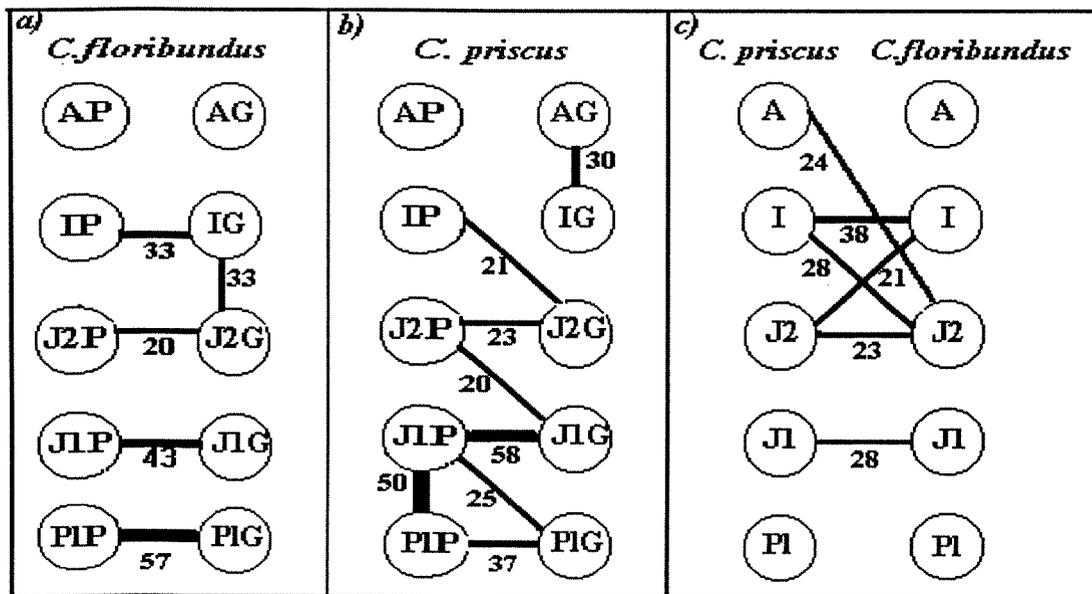


Figura 2. Associações e os respectivos índices de Jaccard entre os indivíduos pequenos (P) e grandes (G) dos estádios de plântula (PL), jovem 1 (J1), jovem 2 (J2), imaturo (I) e adulto (A): em cada população (a e b) e entre as populações (c) na RMSG, Campinas, SP.

DISCUSSÃO

Discutir o padrão espacial das populações no decorrer da ontogenia fornece uma base para descobrir se as chances de sobrevivência e de recrutamento ocorrem aleatoriamente ou não no espaço. Ambas as populações ocorrem agregadas no espaço e a agregação parece diminuir no transcorrer da ontogenia da população de *Croton floribundus*. A agregação das populações estaria indicando que a mortalidade não ocorreria ao acaso e as chances de sobrevivência das plantas seriam devidas, predominantemente, à favorabilidade ambiental. Aquelas plantas que germinam em locais desfavoráveis seriam logo eliminadas da população, ao contrário daquelas germinadas em locais mais favoráveis, que poderiam ser recrutadas para outros estádios. Ademais, a favorabilidade pode mudar conforme o estádio e, como a agregação parece diminuir, poderia inferir-se que, na transição de um estádio para o próximo, alguns fatores de mortalidade bióticos dependentes da densidade estariam operando nas populações, causando uma desagregação (Hutchings 1986). Porém, não foi detectado nenhum efeito significativo da densidade no tamanho das plantas em cada estádio. Portanto, é mais provável que a mortalidade ou o baixo recrutamento de indivíduos de um estádio para o outro não se deva à competição intraespecífica, mas a outros fatores, como a competição interespecífica ou ainda outros fatores não dependentes da densidade, como a capacidade de estagnação dos J1 (capítulo 2).

Em *Croton floribundus*, a maior agregação de em quase todos os estádios iniciais e a maior probabilidade da transição J1-J2 (capítulo 2) indicam que a competição interespecífica poderia ser menor que a ocorrente em *C. priscus*. Os indivíduos J1 de *C. floribundus* seriam beneficiados pela vida em grupo, maximizando a qualidade do seu ambiente (Taylor 1978). O baixíssimo grau de agregação no estádio imaturo e o padrão aleatório nos adultos parecem decorrer da pequena área das parcelas em relação ao tamanho daqueles indivíduos, mas o índice de dispersão não considera a diferença de tamanho entre os indivíduos de cada estádio. Se as condições ambientais não estão arranjadas no espaço de maneira absoluta e são relativas ao que uma planta pode perceber (Swaine et al. 1987) e se as interações competitivas interespecíficas locais são muito

dependentes do tamanho (Silvertown & Doust 1993), pode-se sugerir que o espaço percebido por uma planta depende de seu tamanho. Se o espaço for pensado numa escala proporcional ao tamanho das plantas de cada estágio, pode se dizer que todos os estágios, inclusive imaturos e adultos, das duas populações são agregados. Mas, na escala de 5 x 5 m, provavelmente, a presença de um adulto suprime de alguma forma o recrutamento de novos indivíduos de qualquer estágio anterior.

Com relação às associações espaciais, espera-se que representem a maneira como as populações percebem a favorabilidade ambiental durante a ontogenia. Isto porque pressupõe-se que, onde ocorram plantas, as condições ambientais sejam minimamente favoráveis à sua sobrevivência e que, se cada estágio ocorre agregado no espaço mas segregado dos demais, a favorabilidade muda em cada estágio. Isso não significa dizer que a favorabilidade ambiental seja restrita às parcelas ocupadas pelas plantas.

A ocorrência de associações positivas entre as populações pode indicar que os estágios J1, J2 e imaturo de ambas as populações necessitam de condições ambientais semelhantes para seu desenvolvimento. As associações positivas entre o estágio J2 de uma população e imaturo de outra podem indicar que a favorabilidade seria bastante semelhante para ambas as populações. Portanto, a favorabilidade seria diferente entre as populações apenas durante o estágio de plântula. Nos estágios J1, J2 e imaturo a favorabilidade seria semelhante para ambas as populações, bem como entre J2 de *Croton floribundus* e adulto de *C. priscus*. As associações positivas entre as plantas pequenas e grandes de cada estágio foram maiores nas plântulas e nos J1, diminuindo nos J2 e nos imaturos. Podem estar indicando uma dominância local por parte dos indivíduos grandes nas duas populações, reforçando a dependência entre o tamanho e a favorabilidade, em que indivíduos grandes em locais favoráveis têm mais chances de sobreviver e de serem recrutados. As associações positivas entre os G e os P de plântulas e J1, J1 e J2, J2 e imaturos em *C. priscus* reforçam a idéia de que nesta população a favorabilidade ambiental é mais duradoura no decorrer da ontogenia.

No decorrer da ontogenia as condições ambientais favoráveis seriam mais efêmeras na população de *Croton floribundus* do que na população de *C. priscus*, porque os estágios

de *C. floribundus* formaram grupos segregados no espaço. Assim, a cada evento de recrutamento, por exemplo na transição do estágio J1 para o J2, o local deixaria de ser favorável às plantas do estágio anterior. Na população de *Croton priscus* a favorabilidade do meio seria mais persistente durante o desenvolvimento, podendo ser comum a quase todos os estágios, que ocorreram agregados e associados.

Em ambas as populações a distribuição de tamanhos em cada estágio ontogenético foi muito semelhante e a sobrevivência e o recrutamento parecem estar diretamente relacionados ao tamanho dos indivíduos (capítulo 2). Porém, *Croton floribundus* parece ter algumas vantagens competitivas sobre *C. priscus* no estágio J1 (capítulo 2). Tais informações, somadas às do presente estudo, indicam que os nichos de regeneração dessas espécies são parcialmente semelhantes, com características que lhes conferem a capacidade de ocupar tanto áreas abertas como áreas embaixo do dossel da floresta, dependendo do estágio, e apresentam grande flexibilidade quanto aos requisitos ambientais, desde a polinização até a germinação. As principais diferenças entre as duas populações ocorrem na maneira como ocupam o espaço, desde o estabelecimento das plântulas até o estágio adulto. No caso de *C. floribundus*, a favorabilidade ambiental seria mais efêmera, ou mais dinâmica, durante a ontogenia do que em *C. priscus*, caracterizando a diferenciação do nicho de regeneração das espécies e possibilitando a coexistência de ambas nas mesmas áreas.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ-BUYLLA, H.R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demograph and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forest. **Journal of Ecology** 80: 275-290.
- CASTELLANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. **Revista Brasileira de Botânica** 16: 181-203.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. **Ecological Monography** 62: 315-344.
- CLARK, D.B., CLARK, D.A. & RICH, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. **Biotropica** 25: 397-407.
- CONNELI, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. P 298-310. In DER BOER, P.J. & GRADWELL, G.R. (eds.). Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of numbers in populations, Oosterbeek, 1970. Centre of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- DE STEVEN, D. 1988. Light gaps and long term seedling performance of a Neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). **Journal of Tropical Ecology** 4: 407-411.
- FUNDAÇÃO SEADE (1993). **Anuário Estatístico do Estado de São Paulo**, 1991. Campinas.
- GREIG-SMITH, P. 1983. **Quantitative Plant Ecology**. University of California Press, London.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews** 52: 107-145.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. **Tropical trees and forests. An architectural analysis**. Springer-Verlag, New York.
- HARPER, J.L., 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, London.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. 1974. The demography of plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 5: 419-463.
- HARRIS, L.D. 1984. **The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity**. University of Chicago Press, Chicago.
- HORN, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. **Annual Rev. Ecol. Syst.** 5: 25-37.
- HUTCHINGS, M.J. 1986. The structure of plant population. In **Plant ecology** (Crawley M. J. ed.). Blackwell Sci. Publi., Oxford, P. 97-136.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** 104: 501-528.
- KING, D.A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. **Oecologia** 51: 351-356.
- KREBS, C.J. 1989. **Ecological Methodology**. Harper & Row, Publishers, New York.

- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology** 3: 347-358.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. **Statistical Ecology. A primer on methods and computing.** John Wiley & Sons, New York (?).
- MATTHES, L.A.F. 1992. **Dinâmica da sucessão secundária em mata, após ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas - São Paulo.** Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade de Campinas. Campinas .
- MATTHES, L.A.F., LEITÃO FILHO, H.F. & MARTINS, F.R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: CONGRESSO DE SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, Botucatu, 1985. **Anais.** P. 55-76.
- MORELATTO, L.P. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil.** Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade de Campinas, Campinas.
- MORELLATO, L.P. 1995. As estações do ano na floresta. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra.** (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas, P. 37-41.
- MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Biologia** 50: 163-173.
- MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. 1995. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra.** (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas.
- ODUM, E.P. 1983. **Ecologia.** Editora Guanabara, Rio de Janeiro.
- OLDEMAN, R.A.A. 1989. Dynamics of tropical rain forest. In HOLM-NIELSEN, L.B., NIELSEN, I.C. & BALSLEV, H. (ed). **Tropical forest. Botanical dynamics, speciation and diversity.** Academic Press, London, p. 3-20.
- OLIVEIRA, J.B. 1980. **Características morfológicas, analíticas, limitações e aptidão agrícola dos solos da quadrícula de Campinas.** Instituto Agrônomo. Circular técnica nº109, Campinas.
- RABOTNOV, T.A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. In **The population structure of vegetation** (White, J. ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, P. 121-142.
- SILVERTOWN, J.W. & DOUST, J.L. 1993. **Introduction to plant population biology.** Blackwell Sci. Publi., Oxford.
- SOLBRIG, O.T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. **Evolution** 35: 1080-1093.
- SWAINE, M.D. 1989. Population dynamics of tree species. In **Tropical forests. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity** (Holm-Nielsen, L.B., Nielsen I.C. & Balslev, H eds). Academic Press. San Diego.

- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of tropical Ecology** 3: 359-366.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** 75: 81-86.
- TERBORGH, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. **The American Naturalist** 107: 481-501.
- TAYLOR, L.R., WOIWOD, I.P. & PERRY, J.N. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. **Journal of Animal Ecology** 47: 383-406.
- VELOSO, H.P., RANGEL, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE, Rio de Janeiro, 123p.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology** 70:536-538.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A aquisição ou perda de habilidades e o tamanho das plantas, principalmente a altura, parecem assumir uma função determinante no recrutamento e no sucesso reprodutivo das populações de *Croton floribundus* e *C. priscus* aqui estudadas. Em ambas as espécies foram caracterizados cinco estádios ontogenéticos, plântula, jovem 1 (J1), jovem 2 (J2), imaturo e adulto. Os estádios coincidiram, em grande parte, com as tendências encontradas nas relações alométricas. Essa coincidência sugere que, durante o desenvolvimento das plantas ocorram alterações, envolvendo desde a atividade meristemática até o crescimento de suas partes.

A estrutura das populações é bastante semelhante, sugerindo que ambas respondem de maneira semelhante ao ambiente social, ou seja, suas estruturas estão sendo reguladas similarmente pelos mesmos processos sinecológicos (Wilmans 1985). Mas, o maior sucesso relativo de *Croton floribundus*, mesmo estando em menor número, indica que esta espécie é mais competitiva na capoeira. Considerando-se as relações alométricas dos estádios e as probabilidades de transição, sugere-se que, em estudos posteriores, sejam investigados esses aspectos de cada uma das populações nas diferentes manchas ambientais. A hipótese que se propõe é que ambas as populações são jovens e que, nas manchas dominadas por trepadeiras e por bambuzinhos (*Olyra micrantha*), elas são melhores competidoras do que nas manchas dominadas por bambus (*Merostachys riedeliana*).

Essas espécies sempre foram associadas a ambientes abertos, como grandes clareiras, florestas perturbadas e capoeiras, tendo sido consideradas como pioneiras (Rodrigues 1995) ou pioneiras antrópicas (P.Y.Kageyama¹ comunicação pessoal). *Croton*

¹ Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP.

floribundus tem alto requerimento de luz durante a ontogenia, rápido crescimento e madeira de baixa densidade (Lorenzi 1992). *Croton priscus* aparece em levantamentos fitossociológicos de florestas remanescentes, consideradas secundárias tardias, com altos valores de importância (Martins 1991, Matthes et al. 1988, Pagano et al. 1995).

As duas espécies são monóicas (mas apresentam dioicia temporal), são anfífilas (sendo polinizadas pelo vento e por moscas), autocompatíveis (mas a autopolinização é rara), apresentam grandes semelhanças também na fenodinâmica, na morfologia e na biologia floral, embora a morfologia das inflorescências seja diferente (Passos 1995). A viabilidade parece ser curta e a germinabilidade de sementes é muito baixa em *Croton floribundus*, sendo que *C. priscus* tem características bastante semelhantes (I.F.M. Válio comunicação pessoal²), implicando em que ambas não formem banco de sementes e que haja um grande “efeito de gargalo” na passagem de sementes para plântulas. A dioicia temporal é característica de plantas lenhosas não pioneiras e a autocompatibilidade é freqüente em plantas pioneiras (Opler et al. 1980 apud Passos 1995). A anfífilia lhes permite maximizar a polinização cruzada em condições ambientais bastante diferentes (Passos 1995). A constituição de banco de sementes é outra característica de pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), mas as duas populações aqui estudadas formam banco de J1 (capítulo 2), um estágio tolerante à sombra, características típicas de não pioneiras (Swaine & Whitmore 1988). Assim, ambas as populações apresentam características tanto de pioneiras como de não pioneiras em estádios ontogenéticos diferentes. Tal ambigüidade ecológica confere a essas espécies a capacidade de ocupar ambientes e ecunidades diferentes na floresta, dependendo do estágio ontogenético. Por isso, tais espécies podem ser encontradas tanto em florestas fortemente perturbadas como em florestas já tardias ou maduras, indicando que

² Dr Ivany Ferraz Marques Válio (Titular aposentado do Departamento de Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia da UNICAMP).

elas não inibem a regeneração de outras espécies arbóreas. Pode-se sugerir que a presença de grandes populações dessas espécies numa floresta seja um indicativo de grande perturbação antrópica num passado não muito distante. Propõe-se que *Croton floribundus* e *C. priscus* sejam espécies excelentes para recuperar áreas florestais.

Sugere-se que os nichos de regeneração dessas espécies sejam parcialmente semelhantes, com características que lhes conferem a capacidade de ocupar tanto áreas abertas como áreas sombreadas da floresta, dependendo do estágio, implicando em grande flexibilidade quanto aos requisitos ambientais dos processos de polinização, dispersão e germinação. As principais diferenças entre as duas populações ocorrem na maneira como ocupam o espaço, desde o estabelecimento das plântulas até o estágio adulto. No caso de *Croton floribundus*, a favorabilidade ambiental seria mais efêmera, ou mais dinâmica, durante a ontogenia do que em *C. priscus*, caracterizando a diferenciação do nicho de regeneração das espécies e possibilitando a coexistência de ambas nas mesmas áreas.

BIBLIOGRAFIA

- LORENZI, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- MARTINS, F. R. 1991. **Estrutura de uma floresta mesófila**. Editora da UNICAMP, Campinas.
- MATTHES, L.A.F., LEITÃO FILHO, H.F. & MARTINS, F.R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: CONGRESSO DE SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, Botucatu, 1985. **Anais**. P. 55-76.
- PAGANO, S.N, LEITÃO-FILHO, H.F. & CAVASSAN, O. 1995. Variação temporal da composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta mesófila semidecídua - Rio Claro - estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia** 55: 241-258.
- PASSOS, L.C. 1995. **Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em mata semidecídua**. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, Universidade de Campinas, Campinas.
- RODRIGUES, R.R. 1995. A sucessão florestal. In **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. (MORELLATO, L.P & LEITÃO-FILHO, H.F. orgs.). Editora da UNICAMP, Campinas, P. 30-36.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** 75: 81-86.
- WILMANS, O. 1985. On the significance of demographic process in phytosociology. In **The population structure of vegetation** (White, J. ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.