



**COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA E PADRÃO ESPACIAL EM
UMA POPULAÇÃO DE *Euterpe edulis* MART. (ARECACEAE)**

Luciana Ferreira Alves

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Luciana Ferreira Alves
Fernando R. Martins
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fernando Roberto Martins

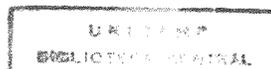
Orientador

22/11/1994

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas, como parte dos quesitos para
a obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Biologia Vegetal)

CAMPINAS

1994



**Aos meus pais,
Sebastião e Maria Cleide**

Plants stand still and wait to be counted.

John L. Harper (1977)

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Fernando R. Martins, pela orientação, estímulo e apoio nos momentos importantes. Ao Dr. Flávio A. M. dos Santos pela co-orientação, críticas e sugestões também muito importantes.

Aos Drs. Flávio A. M. dos Santos, John D. Hay e Waldir Mantovani, membros da pré-banca, pelas sugestões e críticas.

À Dalva, que me “apresentou” ao brejo da Santa Genebra e às palmeiras, e pelo seu estímulo no início da tese.

À todos que me auxiliaram na coleta dos dados: Prof. Fernando e Renatão, na difícil tarefa de colocar as estacas; Dalva e Roberta, que providenciaram o transporte até a Santa Genebra muitas e muitas vezes; Emerson e Pira, que me ajudaram nos mais difíceis dias de coleta.

Ao Flávio, por ter colocado à minha disposição seus programas MAP e ANCOVA, em todas as suas versões, e pela paciência e boa vontade em responder minhas inúmeras dúvidas.

À todos que me ajudaram com programas e com a estatística: Flávio, Fernando Martins, Emerson, Fernando Pedroni, Tereza, Roberta e Pira.

Ao meu Emerson, pelo seu carinho e apoio.

Aos colegas e professores que participaram dos Cursos de Campo de Itirapina (fevereiro de 1992) e de Linhares (julho de 1992), pelas discussões e ensinamentos.

Aos amigos sempre presentes, cujo apoio e incentivo foram fundamentais durante esses anos: Roberta, Angela, Maris, Mauro, Tereza, Andréa & Pira, Fernando & Meire, Fernandinha, Silvia, Rudi, Lu Passos, Sira, Inara, Danda & Zeca.

Aos colegas da Pós-graduação da Biologia Vegetal e da Ecologia.

Aos meus pais, minha irmã e meu cunhado, pelo estímulo e carinho em todos os momentos.

Ao Flávio, pela ajuda na impressão final.

À Fundação José Pedro de Oliveira, por permitir a realização desse trabalho na
Reserva Municipal de Santa Genebra.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro.

RESUMO

Neste estudo, foram analisadas as interações competitivas entre indivíduos adultos de Euterpe edulis Mart. (Arecaceae) e seus vizinhos coespecíficos, e investigado o padrão espacial de imaturos e adultos dessa mesma população, localizada na Reserva Municipal de Santa Genebra, município de Campinas, estado de São Paulo. Em uma área brejosa de 1 ha foram mapeados todos os indivíduos de E. edulis com diâmetro à altura do peito (DAS) superior a 10cm. Para cada indivíduo foram registrados o DAS, a altura, o número de folhas e o número de infrutescências e/ou inflorescências. A existência de interações competitivas envolvendo plantas focais e sua vizinhança coespecífica foi definida através de modelos de competição intraespecífica local. O padrão espacial de indivíduos adultos e imaturos foi determinado através de métodos de distância. Diferenças entre o padrão espacial de imaturos e adultos foram testadas através da comparação entre distribuições de frequência cumulativa de distâncias observadas e esperadas. Apenas plantas focais de maior tamanho foram significativamente afetadas por plantas vizinhas de mesmo tamanho em vizinhanças de raio 4m. Indivíduos adultos, imaturos e imaturos em relação aos adultos mais próximos apresentaram padrões espaciais agregados. A agregação entre adultos e imaturos e a ausência de diferenças entre as distribuições de frequência sugerem a inexistência de um padrão de aumento do tamanho dos indivíduos com o aumento da distância. Para a população estudada, inexistiu um efeito intraespecífico negativo de distância e densidade atuando sobre os indivíduos, ou seja, levando à mortalidade e ao espaçamento.

ABSTRACT

In this study, neighborhood interactions between adult palms (*Euterpe edulis* Mart.) and coespecific neighbors, and spatial patterns of adults and immature palms were investigated in a semideciduous forest (Santa Genebra Reserve) of São Paulo state, SE Brazil. In one hectare of swampy forest all palms (> 10cm diameter at ground level) were mapped and their diameter, height, number of leaves and number of infrutescences and/or inflorescences were sampled. Neighborhood interactions were analyzed by intraspecific competition models. Spatial patterns of adult and immature palms were assigned by distance methods. Differences in spatial patterns between immature and adult palms were tested by comparing observed and expected cumulative frequency distributions. Only larger focal palms were significantly affected by neighbor plants within 4m. Adults, immatures and immatures to the nearest adult palm showed aggregation. Clumped patterns for adult and immature palms, and the absence of differences between cumulative distribution of distances suggested no pattern of size increasing with distance increasing. For this population, there is no distance and density negative intraspecific effect operating on individual palms indicating a directional pattern of mortality and distance increasing..

CONTEÚDO

Prólogo	1
Referências	3
Capítulo 1	
Competição intraespecífica em uma população de <u>Euterpe edulis</u> Mart. (Arecaceae)	5
Resumo.....	5
Abstract.....	5
Introdução	6
Área e estudo e métodos	9
Resultados	17
Discussão.....	27
Referências	33
Capítulo 2	
Padrão espacial de indivíduos imaturos em relação a adultos em uma população de <u>Euterpe edulis</u> Mart. (Arecaceae)	38
Resumo.....	38
Abstract.....	38
Introdução	39
Área de estudo e métodos	42
Resultados	45
Discussão.....	56
Referências	62
Conclusão	66

PRÓLOGO

A estrutura de populações de plantas é determinada em grande parte por processos associados à mortalidade e recrutamento dos indivíduos, e pela competição entre indivíduos mais próximos.

A presença e a importância da competição na estruturação de populações de plantas não podem ser negadas, ainda que seja difícil detectá-la. Essa dificuldade se deve ao fato de que cada indivíduo em uma população se encontra um microhabitat distinto, composto de condições ambientais heterogêneas tanto no espaço como no tempo, e faz face a um conjunto particular de plantas vizinhas. Estudos de competição usualmente ignoram esse nível de detalhe e levam em consideração o comportamento médio das plantas ou da população como um todo (Waller 1981). Desde a publicação do trabalho de Mack & Harper (1977), estudos de competição em plantas têm enfatizado as interações a nível individual entre plantas e seus vizinhos mais próximos. Este enfoque tem sido utilizado para examinar tanto a competição intraespecífica como a interespecífica.

As interações entre plantas vizinhas são críticas dentro das populações, pois podem alterar a forma, o crescimento, a sobrevivência e a reprodução das plantas (Harper 1977). Plantas vizinhas podem exibir parâmetros populacionais dependentes de densidade, como mortalidade e reprodução, que podem ser descritos em termos de competição intra- ou interespecífica (Jain 1984). Em populações com altas densidades, o fator espaço pode se tornar limitante, levando à competição por nutrientes e/ou luz (Yodzis 1978).

Análises do padrão de espaçamento entre plantas são freqüentemente utilizadas para verificar a existência de competição intraespecífica (Pielou 1960, Yeaton & Cody 1976, Yeaton 1978, e outros). Alguns estudos envolvendo distância e soma dos tamanhos entre plantas focais e vizinhas mais próximas mostraram uma tendência à regularidade no espaçamento de plantas maiores como conseqüência da competição intraespecífica. Ou seja, indivíduos maiores estariam mais afastados do que os menores, sendo esse padrão resultante da mortalidade diferencial das plantas de menor tamanho. Isso levaria à inferência de que a competição estaria causando um aumento de mortalidade em manchas de alta densidade de indivíduos menores. Entretanto, nem sempre o aumento da densidade pode resultar em mortalidade diferencial dos indivíduos e maior espaçamento entre os mesmos. Plantas que crescem em locais pobres em recursos podem ser pequenas e ter uma sobrevivência menor, mesmo estando afastadas; enquanto plantas crescendo em condições adequadas podem ser maiores e ter uma maior sobrevivência, estando bem próximas umas às outras (Antonovics & Levin 1980). Dessa forma, quando fatores abióticos forem mais importantes na determinação do padrão de espaçamento dos indivíduos, a mortalidade pode ser negativamente dependente de densidade, ou seja, haverá maior sobrevivência em locais favoráveis ao estabelecimento e recrutamento dos indivíduos, mesmo que a densidade seja alta nesses locais.

Neste trabalho, foram analisadas as interações entre indivíduos adultos de Euterpe edulis Mart. (Arecaceae) e seus vizinhos mais próximos, e investigado o padrão espacial de indivíduos imaturos e adultos dessa mesma

população, localizada na Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

No capítulo 1, a existência de interações competitivas envolvendo plantas focais e sua vizinhança imediata foi definida através de modelos espaciais de competição intraespecífica que medem a influência do número, tamanho e distância de plantas vizinhas no tamanho de plantas focais. No capítulo 2, foi examinado o padrão espacial de indivíduos adultos e imaturos de E. edulis e a existência ou não de diferenças no padrão espacial de imaturos em relação a adultos.

REFERÊNCIAS

- Antonovics, J. & D. A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Jain, S. 1984. Some evolutionary aspects of plant-plant interactions. In: Dirzo, R. & J. Sarukhán, eds. *Perspectives on plant population biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. P.128-140.
- Mack, R. N. & J. L. Harper. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal of Ecology* 65:345-363.
- Pielou, E. C. 1960. A single mechanism to account for regular, random, and aggregated populations. *Journal of Ecology* 48:575-584.
- Waller, D. M. 1981. Neighborhood competition in several violet populations. *Oecologia* 51:166-172.

- Yeaton, R. I. 1978. Competition and spacing in plant communities: differential mortality of white pine (Pinus strobus L.) in a New England woodlot. *American Midland Naturalist* 100:285-293.
- Yeaton, R. I. & M. L. Cody. 1976. Competition and spacing in plant communities: the northern Mohave desert. *Journal of Ecology* 64:689-696.
- Yodzis, P. 1978. Competition for space and the structure of ecological communities. Springer Verlag, New York.

Capítulo 1

COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA EM UMA POPULAÇÃO DE Euterpe edulis MART. (ARECACEAE)

RESUMO: Foram investigadas as relações de vizinhança entre indivíduos adultos de Euterpe edulis Mart. e seus vizinhos coespecíficos, em uma floresta mesófila semidecídua (Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP), através de modelos de competição intraespecífica local. Foram avaliados dois tipos de modelo de competição local: 1) a medida original de interferência de Weiner (W), e a medida modificada para incluir diferenças no tamanho de plantas focais e vizinhas; 2) a análise da distância ao vizinho mais próximo e soma dos tamanhos. O volume cilíndrico em pé (VCP), o número de folhas (NFOL), e o número de infrutescências e/ou inflorescências (PROD) foram utilizados como variável dependente na regressão contra a medida de interferência (W), em cada uma das quatro vizinhanças concêntricas (2, 4, 8 e 16m de raio) ao redor da planta focal. A medida de interferência local (W original) explicou muito pouco a variação no tamanho, número de infrutescências e/ou inflorescências e número de folhas de adultos focais de E. edulis. Ao incorporar à medida de interferência (W) o efeito de diferentes tamanhos de plantas focais e vizinhas, o VCP, o número de folhas e o número de infrutescências e/ou inflorescências de plantas focais menores que $0,35\text{m}^3$ não foram significativamente afetados pelo efeito competitivo de seus vizinhos em qualquer das áreas de vizinhança. Entretanto, em plantas focais de maior tamanho ($0,35\text{-}0,403\text{m}^3$), houve um efeito significativo de plantas vizinhas de mesmo tamanho em vizinhanças de raio 4m. O tamanho, assim como o número de infrutescências e/ou inflorescências e o número de folhas de palmeiras adultas foram significativamente influenciados pelo efeito competitivo de seus vizinhos mais próximos. A análise de vizinhança envolvendo distância e soma dos tamanhos de vizinhos mais próximos não foi capaz de detectar a existência de competição.

Palavras-chave: competição local; modelo de vizinhança; interferência coespecífica; palmeira; Euterpe edulis; floresta semidecídua; Brasil.

ABSTRACT: Neighborhood interactions between adult palms (Euterpe edulis Mart.) and coespecific neighbors were investigated in a semideciduous forest (Santa Genebra Reserve, Campinas, SP) using intraespecific competition models. Two different models of competition were evaluated: 1) original Weiner's neighborhood interference (W), and this same interference measure including size differences among focal and neighbor plants; 2)

nearest-neighbor distance analysis and summed sizes. Dependent variables as standing cylindrical volume (VCP), number of leaves (NFOL), and number of infrutescences and/or inflorescences (PROD) were regressed against W , in four concentric neighborhoods (2, 4, 8 and 16m) around focal plants. Only a relatively low proportion of the variation in size, number of leaves and number of infrutescences and/or inflorescences of focal plants was accounted by original Weiner's neighborhood interference (W). There were no significant neighbor effects on focal plants smaller than $0,35\text{m}^3$ including size differences on interference measure (W). However, larger focal plants ($0,35\text{-}0,403\text{m}^3$ VCP) were significantly affected by neighbor plants within 4m. VCP, NFOL and PROD were significantly influenced by neighbor competitive effects. Nearest-neighbor distance analysis did not detect competitive interference in this species.

Key words: local competition; neighborhood model; coespecific interference; palms; Euterpe edulis; semideciduous forest; Brazil.

INTRODUÇÃO

A competição por espaço entre organismos sésseis ocorre, muitas vezes, através de interações diretas com seus vizinhos imediatos. Em virtude de sua natureza séssil, existe um forte componente espacial na competição entre plantas. A proximidade de plantas vizinhas pode afetar profundamente o desenvolvimento de uma planta, modificando o ambiente à sua volta, ou alterando sua forma e/ou taxa de crescimento (Harper 1977). As plantas não respondem diretamente à densidade da população, mas sim a mudanças sutis na atividade e proximidade de seus vizinhos. Tais mudanças, causadas pelo efeito de plantas vizinhas, podem ser chamadas de competição ou interferência (Harper 1977, Mack & Harper 1977, Antonovics & Levin 1980).

A competição entre plantas pode ter como resultado redução na germinação, aumento de mortalidade ou sobrevivência e plasticidade, com influências no tamanho e na fecundidade. A plasticidade no crescimento é um

dos mecanismos mais poderosos de reação à densidade de plantas vizinhas (Harper 1977). Se a competição entre indivíduos mais próximos resultar em diferenças no tamanho, haverá uma correlação positiva entre o tamanho e a distância que separa indivíduos mais próximos (Pielou 1960, 1962). Quando a competição resultar em mortalidade, o padrão espacial da população tenderá à regularidade, ou então haverá menos indivíduos do que o esperado na vizinhança das plantas, resultando em um território ou "zona de influência", onde nenhum outro indivíduo pode se estabelecer (Pielou 1961, 1962, Antonovics & Levin 1980).

Diversos modelos espaciais de competição intraespecífica têm sido desenvolvidos a fim de examinar as interações entre indivíduos e seus vizinhos mais próximos, interações essas conhecidas como competição local (Kenkel 1990). Em tais modelos, o desempenho ou performance de uma planta focal é explicado em função de uma medida de interferência da vizinhança local, que leva em conta fatores como número, tamanho, distância (Weiner 1982, 1984, Penridge & Walker 1986, Thomas & Weiner 1989), tempo de germinação (Fowler 1984), área de influência (Bella 1971, Daniels 1976, Mithen et al. 1984, Firbank & Watkinson 1987, Aguilera & Lauenroth 1993) ou dispersão angular das plantas vizinhas (Mack & Harper 1977, Waller 1981).

No presente estudo, foram investigadas as relações de vizinhança entre indivíduos adultos de Euterpe edulis Mart. e seus vizinhos adjacentes, através de modelos de competição intraespecífica local. Foram avaliados dois tipos de modelo de competição local: 1) a medida de interferência de Weiner (1982, 1984) em sua versão original, e levando em consideração diferenças no

tamanho de plantas focais e vizinhas, e 2) a análise da distância ao vizinho mais próximo e soma dos tamanhos (Pielou 1962).

O objetivo desse estudo é tentar responder às seguintes questões: (1) Existem interações competitivas significativas entre adultos focais de E. edulis e seus vizinhos coespecíficos imediatos? (2) Se existe, qual a amplitude da influência da vizinhança, em termos de distância, nas plantas focais? (4) Qual o efeito de plantas menores e maiores no desempenho de plantas focais?

ÁREA DE ESTUDOS E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (RMSG) (Fig. 1), situada no município de Campinas (22° 49'45"S e 47° 06'33"W, 575-585m de altitude), estado de São Paulo. A Reserva possui cerca de 250 hectares, circundados por plantações de soja e milho, e por habitações humanas (Matthes 1992). A vegetação da pode ser classificada como floresta estacional mesófila semidecídua (Rizzini 1979) ou floresta subtropical úmida baixo-montana, pelo sistema de Holdridge (1967).

O solo pertence à unidade Ribeirão Preto e é classificado como Latossolo Roxo e Latossolo Vermelho-Amarelo com baixa acidez, alta saturação de bases e alto teor de ferro. (Oliveira et al. 1979, Matthes 1992). Entretanto, a área de estudo pertence a uma região brejosa da RMSG, onde o solo tem características hidromórficas.

O clima na região de Campinas é do tipo Cwa de Köppen (clima mesotérmico de inverno seco). A temperatura média anual é de 20,6° C, ocorrendo as médias mais elevadas (23,1° C) nos meses de janeiro e fevereiro e as mais baixas no mês de julho (17,1° C) (Matthes et al. 1988). A média anual de precipitação é de 1370mm, ocorrendo um regime pluviométrico de três estações: úmida (novembro-fevereiro), seca (maio-agosto) e transicional (março-abril e setembro-outubro) (Galetti 1993).

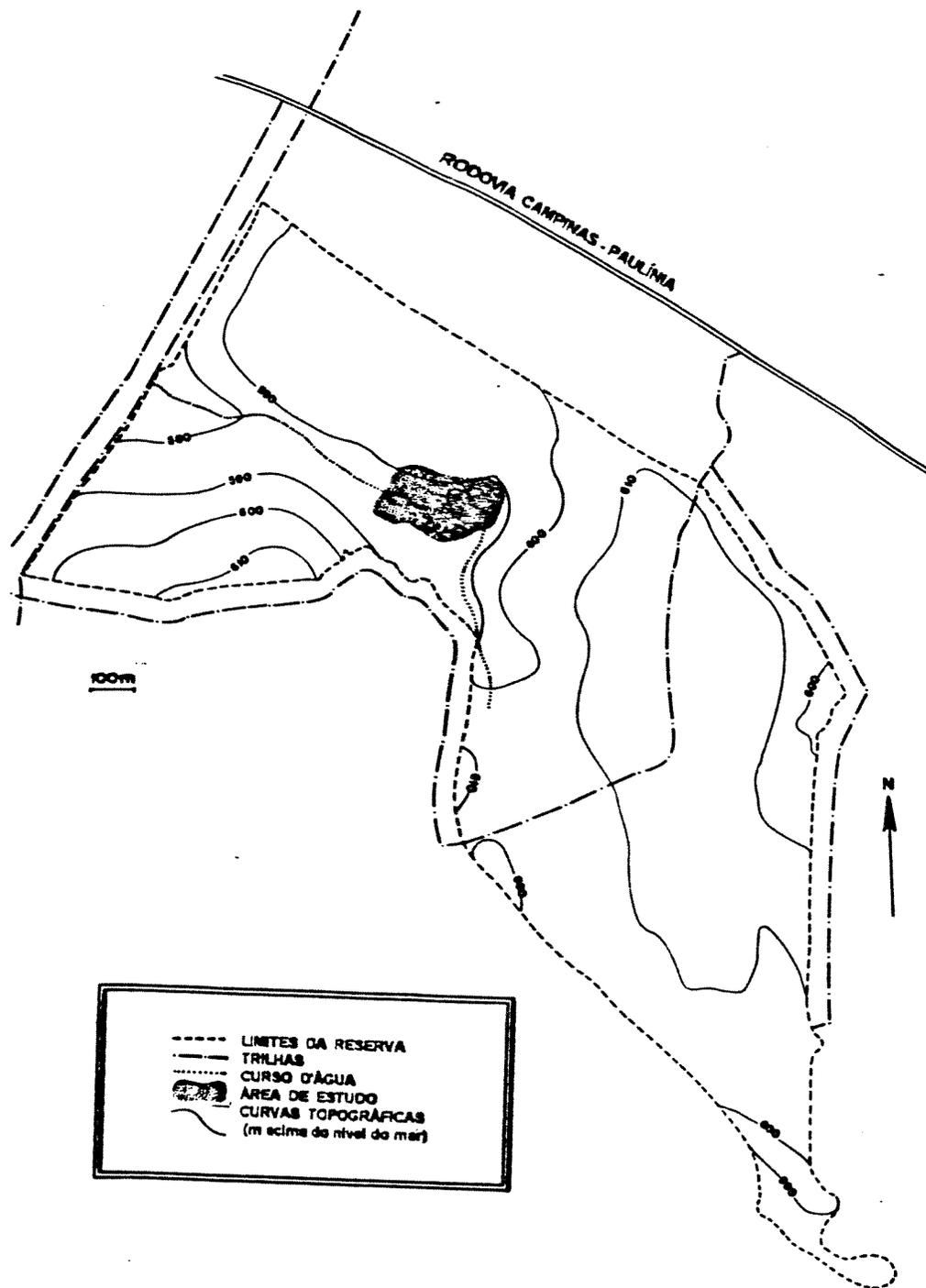


FIGURA 1. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, estado de São Paulo, indicando a área de estudo.

A composição florística da RMSG é típica de matas semidecíduas, sendo Leguminosae, Myrtaceae, Rubiaceae e Rutaceae as famílias com maior riqueza florística, e Meliaceae, Rubiaceae e Apocynaceae as mais abundantes (Tamashiro et al. 1987). Três subtipos de vegetação podem ser reconhecidos: a floresta semidecídua propriamente dita, com diferentes graus de perturbação; a floresta inundada ou brejo; e a vegetação secundária, que ocorre por toda a borda da Reserva e em uma área queimada anos atrás (Morellato 1991, Matthes 1992, Galetti 1993).

A floresta inundada ou brejo possui um dossel muito fechado e contínuo, que permite pouca penetração de luz, formando um ambiente sombreado o ano todo. Localiza-se em uma depressão do terreno onde ocorre afloramento de água, permanecendo o solo inundado durante a estação úmida (verão) e parcialmente inundado durante a estação seca (inverno). A riqueza de espécies é menor que na floresta semidecídua, com predomínio das palmeiras Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman, Euterpe edulis Mart. e Geonoma brevispatha Barb. Rodr. (Morellato 1991). Encontram-se também espécies típicas de áreas úmidas como Talauma ovata St. Hil., Erythrina falcata Benth., Pseudobombax sp. e Tabebuia umbellata (Sond.) Sandw. (J. Y. Tamashiro, com. pessoal).

A palmeira Euterpe edulis Mart.

O gênero Euterpe possui aproximadamente 28 espécies distribuídas nos Neotrópicos. Ocorre em florestas pluviais tropicais de planície e montanhas, e também em brejos, frequentemente ao longo de rios (Uhl & Dransfield 1987).

O palmitero ou juçara, Euterpe edulis Mart. (Arecaceae) é uma palmeira de hábito arborescente e crescimento monopodial (caule solitário) (Alves & Demattê 1987). No Brasil, ocorre em áreas de matas da faixa litorânea, desde a Bahia até o Rio Grande do Sul, sendo encontrada principalmente em parte dos estados de Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro (Cardoso & Bovi 1974, Bovi 1978). No estado de São Paulo, E. edulis encontra condições ótimas de desenvolvimento na serra do Mar, principalmente no litoral sul do estado, compreendendo toda a região do vale do Ribeira (Bovi 1978). No interior do estado, ocorre em locais com boa distribuição de chuvas durante o ano (Bovi 1978) ou em áreas com água superficial, como nascentes de água (Dias et al. 1988).

Na área brejosa da RMSG, Euterpe edulis é uma espécie freqüente no estrato superior da mata. A floração é sazonal (novembro a dezembro) e a frutificação é contínua ou longa (janeiro a dezembro). Apresenta fruto tipo baga (caroso), indeiscente e de cor preta-arroxeadada, características de um fruto zoocórico (Morellato 1991).

O palmito, que se constitui na parte terminal do caule de E. edulis, é formado por um meristema envolvido por bainhas de folhas (Alves & Demattê 1987). Devido ao seu valor alimentício e comercial, o palmitero vem sendo

explorado indiscriminadamente ao longo das últimas décadas (Leão & Cardoso 1974), sofrendo a ação do extrativismo desordenado que vem colocando a espécie em risco de extinção.

Métodos

Em uma área de 100x100m (1 ha) subdividida em parcelas de 10x10m, localizada na área brejosa da RMSG, foram mapeados todos os indivíduos de Euterpe edulis com diâmetro do caule ao nível do solo (DAS) superior a 10cm. Indivíduos próximos aos limites da área (cerca de 10m fora dos limites) também foram incluídos no mapeamento. Para cada indivíduo foram registrados o diâmetro do caule ao nível do solo (DAS), a altura até o ponto de inserção das folhas, o número de folhas vivas e o número de infrutescências e/ou inflorescências.

Os critérios adotados para a determinação do estágio de adulto foram baseados em Silva (1991), que registrou indivíduos com DAS mínimo de 12,1cm se reproduzindo na área de estudo. No presente estudo, foram considerados adultos indivíduos de E. edulis que possuíssem 12,1cm ou mais de DAS, ou características reprodutivas, como presença de infrutescências ou inflorescências.. Foram considerados imaturos os indivíduos com diâmetro ao nível do solo (DAS) entre 10 e 12cm.

A escolha do DAS mínimo de 10cm para imaturos foi baseada no fato de que grande parte dos imaturos com DAS entre 10 a 12 cm eram da mesma altura ou mesmo maiores do que algumas palmeiras adultas, possivelmente exercendo influência competitiva através de sombreamento. Além disso, não

foi encontrado nenhum indivíduo com menos de 12cm de DAS que apresentasse sinais recentes de reprodução. Apesar da classificação adotada não abranger todos os possíveis competidores, presume-se que seja adequada para a maioria dos indivíduos de E. edulis da área de estudo.

Análise dos dados

Medida de interferência de Weiner. A existência de relações competitivas envolvendo plantas focais e seus vizinhos mais próximos foi definida por Weiner (1982, 1984) em termos do número, tamanho e distância de vizinhos:

$$W = \sum Si/Di^2$$

onde: W = medida de interferência sobre a planta focal; Si = tamanho da planta vizinha i ; N = número de plantas vizinhas; e Di = distância até a planta vizinha i.

No presente estudo, foi utilizada a medida de interferência competitiva de Weiner descrita acima, e uma versão modificada dessa medida (Weiner 1984), onde o efeito de um vizinho decresce com a distância, ao invés do quadrado da distância:

$$W = \sum Si/Di$$

Como medida de tamanho (S) foi utilizado o volume cilíndrico em pé (VCP):

$$VCP = \text{área basal} \times \text{altura}$$

onde: área basal = (diâmetro do caule ao nível do solo)² / π 4.

Foram considerados como focais todos os indivíduos adultos, exceto aqueles que se encontravam próximos ao limite da parcela. O VCP de cada planta focal foi utilizado como variável dependente e a medida de interferência (W), como variável independente na regressão linear VCP X W. O número de infrutescências e/ou inflorescências por indivíduo (aqui denominado de produção) e o número total de folhas vivas por indivíduo também foram utilizados como variáveis dependentes na regressão contra a medida de interferência (W). O valor de r^2 (coeficiente de determinação) das regressões foi utilizado como indicador da quantidade de variação total no tamanho da planta focal atribuído ao efeito competitivo.

A vizinhança de cada planta focal foi dividida em 4 anéis concêntricos de raios 2, 4, 8 e 16m. Esta divisão permitiu analisar os efeitos dos vizinhos separadamente e em combinações. A escolha do raio máximo (16m) foi baseada na localização do indivíduo adulto mais isolado. Os raios menores foram escolhidos considerando a metade do raio anterior.

O efeito da densidade de plantas vizinhas no tamanho de plantas focais foi testado através de correlações entre tamanho (VCP) e densidade de vizinhos em cada uma das quatro vizinhanças (anéis concêntricos).

Medida de interferência incluindo diferenças no tamanho de plantas focais e vizinhas. Para verificar a influência de variações de tamanho de plantas vizinhas no tamanho, número de folhas e produção do indivíduo focal, foi utilizada a medida de interferência modificada ($W = \sum Si/Di$), para três classes de tamanho de plantas focais: (A) 0,15-0,173; (B) 0,25-0,288; (C) 0,35-0,403 m³ de VCP. A definição dessas classes foi baseada na distribuição

de frequência do VCP. Para cada classe de plantas focais foram definidas três classes de plantas vizinhas: maiores, menores e de tamanho semelhante à planta focal. O efeito de vizinhança (W) no tamanho (VCP), número de folhas (NFOL) e produção (PROD) das plantas focais foi analisado de acordo com o tamanho dos vizinhos e nas diferentes áreas de vizinhança (2, 4, 8 e 16m de raio).

Análise da distância ao vizinho mais próximo e soma dos tamanhos. O método para a análise do tamanho de uma planta em função da proximidade e tamanho de sua planta vizinha mais próxima foi desenvolvida inicialmente por Pielou (1962) para testar a existência de competição intraespecífica em populações naturais de Pinus. No presente estudo, foram sorteados 50 indivíduos adultos de E. edulis de um total de 249. As distâncias entre o adulto focal e o primeiro até o oitavo vizinho mais próximo foram registradas, assim como medidas de tamanho desses indivíduos (VCP). A distância da planta focal até seu vizinho mais próximo foi utilizada como variável independente na correlação entre a soma dos tamanhos da planta focal e de seu vizinho mais próximo. Correlações similares foram feitas também para o segundo, terceiro, quarto, e assim sucessivamente até o oitavo vizinho. Correlações positivas e significativas entre a soma dos tamanhos e a distância ao vizinho mais próximo indicam a existência de competição (Pielou 1962).

RESULTADOS

Medida de interferência de Weiner. O tamanho das plantas focais (VCP) parece depender, em parte, do efeito competitivo de seus vizinhos mais próximos. Essa influência tende a diminuir com o aumento do raio de vizinhança (Tab. 1). Embora os valores de r^2 obtidos pelas regressões de VCP x W sejam baixos (2-4%), as regressões foram significativas para vizinhanças de 2 e 4 m de raio ($P < 0,01$). A medida de interferência onde o efeito da vizinhança no tamanho do indivíduo focal decresce com a distância (W1) resultou em um ajuste maior do que a medida de interferência que leva em conta o quadrado da distância (W2) (Tab. 1).

A produção das plantas focais, representada pelo número de infrutescências e/ou inflorescências por indivíduo, não foi influenciada pelo tamanho, posição ou número de plantas vizinhas (Tab.1). O efeito competitivo da vizinhança foi responsável por somente 3% e 4% da variação no número de folhas de plantas focais nas áreas de vizinhança de 8 e 16m, respectivamente ($P < 0.01$).

A correlação obtida entre VCP e densidade de vizinhança foi significativa apenas para a vizinhança de raio 2m ($r = 0,13$; $N = 249$; $P < 0.05$) (Fig. 2). Entretanto, o valor do coeficiente de correlação foi baixo, não sendo possível explicar a variação de tamanho das plantas focais em função da densidade. Aproximadamente 79% das plantas focais apresentaram apenas até 2 vizinhos em um raio de 2m. Esse número diminuiu com o aumento do raio de vizinhança (34,54%, 11,24% e 1,20% para vizinhanças com 4, 8 e 16m

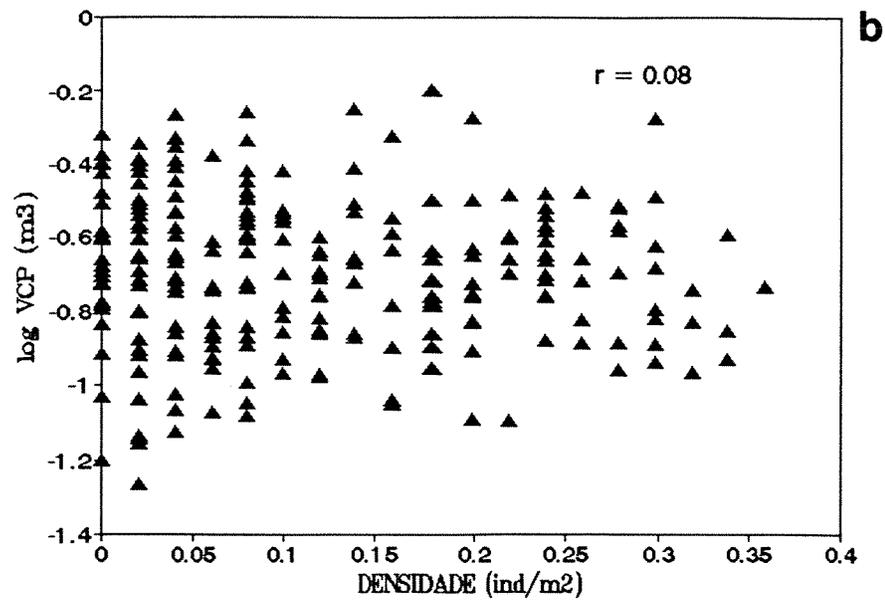
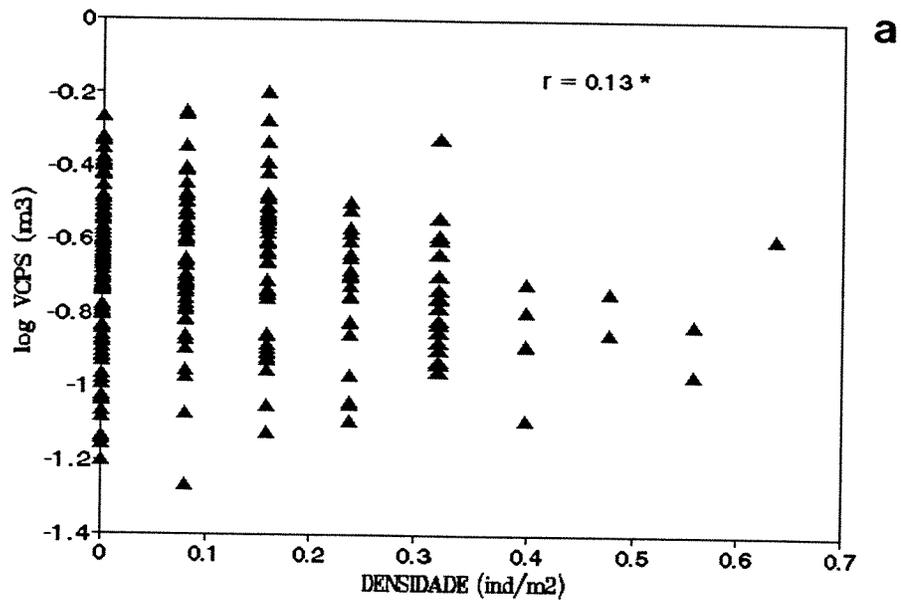
TABELA 1. Coeficientes de determinação (r^2) da análise de regressão linear da medida de interferência (W). NFOL: número de folhas; PROD: número de infrutescências e/ou inflorescências; VCP: volume cilíndrico em pé (m^3); $W1 = \sum VCP_i/D_i$; $W2 = \sum VCP_i/D_i^2$. N = 249 para todas as regressões. Valores do VCP transformados em log.

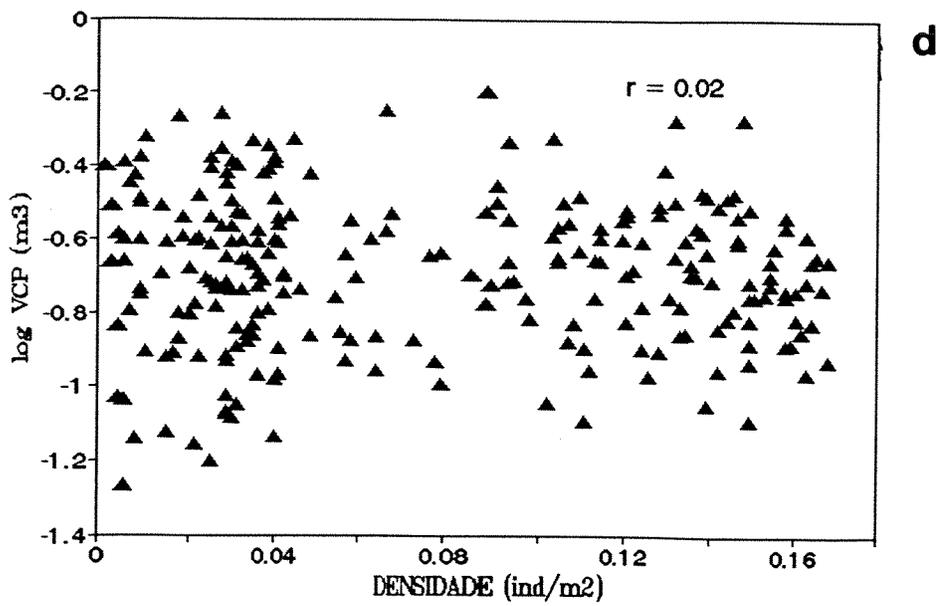
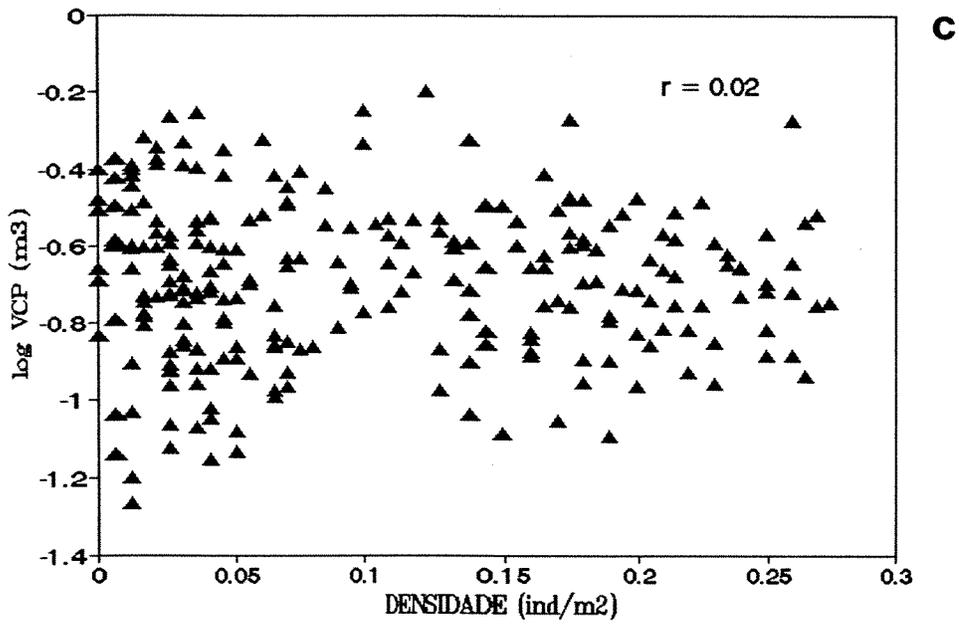
Raio de vizinhança (m)	Variável dependente	r^2	
		W1	W2
2	NFOL	0,002	0,000
	PROD	0,000	0,000
	VCP	0,04**	0,02*
4	NFOL	0,02	0,000
	PROD	0,002	0,000
	VCP	0,03**	0,02*
8	NFOL	0,03**	0,000
	PROD	0,008	0,001
	VCP	0,02*	0,02*
16	NFOL	0,04**	0,000
	PROD	0,013	0,001
	VCP	0,010	0,02*

Nível de significância: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

de raio, respectivamente) (Fig.3), indicando uma possível mortalidade de indivíduos mais próximos como consequência de processos ocorridos em estádios anteriores.

FIGURA 2. Correlação entre o volume cilíndrico em pé (VCP, m³) de adultos focais de Euterpe edulis e densidade de indivíduos em vizinhanças de a) 2m, b) 4m, c) 8m e d) 16m de raio. N = 249 para todas as correlações; r = coeficiente de correlação; nível de significância: * P < 0,05.





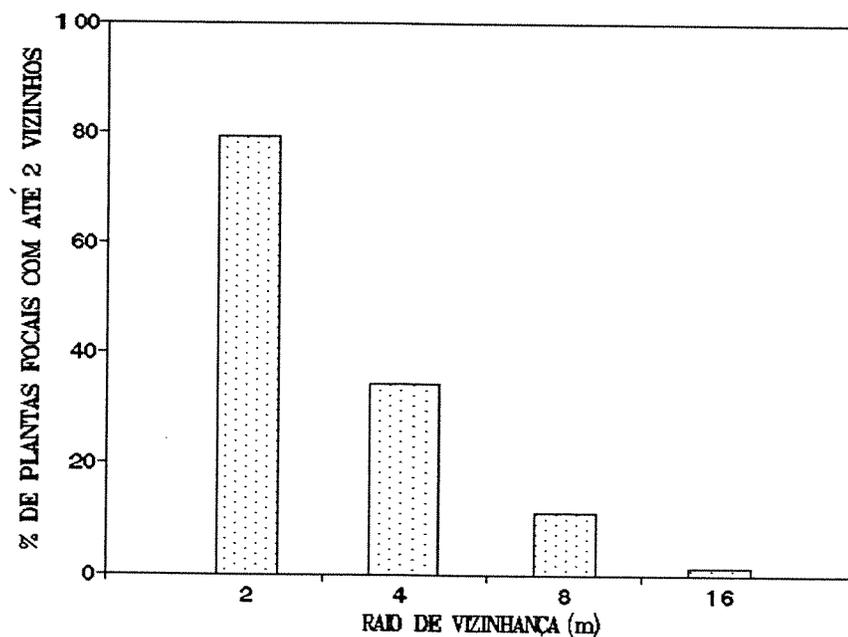


FIGURA 3. Número de plantas focais com até dois vizinhos em cada raio de vizinhança.

Medida de interferência incluindo diferenças no tamanho de plantas focais e vizinhas. O VCP, o número de folhas e a produção de plantas focais menores que $0,35 \text{ m}^3$ de VCP não foram significativamente afetados pelo efeito competitivo de seus vizinhos em qualquer das áreas de vizinhança (Tabs. 2, 3 e 4). Entretanto, em plantas focais de maior tamanho ($0,35\text{-}0,403 \text{ m}^3$ de VCP), houve um efeito significativo de plantas vizinhas de mesmo tamanho na vizinhança de raio 4m (Tab. 2). Aproximadamente 91% da variação no tamanho das plantas focais maiores foram devido à influência de

TABELA 2. Coeficientes de determinação (r^2) da análise de regressão linear da medida de interferência (W) contra o VCP (m^3). $W = \sum VCP_i/D_i$ para vizinhos menores (Wa), iguais (Wb) e maiores (Wc) que a planta focal. Valores do VCP transformados em log.

VCP da planta focal (m^3)	Raio de vizinhança (m)	r^2		
		Wa	Wb	Wc
A) 0,15-0,173 (N=16)	2	0,040	0,034	0,028
	4	0,068	0,036	0,095
	8	0,132	0,085	0,157
	16	0,080	0,091	0,128
B) 0,25-0,288 (N=27)	2	0,012	0,003	0,020
	4	0,016	0,015	0,020
	8	0,037	0,023	0,059
	16	0,046	0,038	0,098
C) 0,35-0,403 (N=15)	2	0,007	#	0,058
	4	0,020	0,916***	0,008
	8	0,029	0,095	0,013
	16	0,044	0,023	0,037

Nível de significância: *** $P < 0,001$.

Ausência de plantas vizinhas de tamanho semelhante à planta focal em um raio de dois metros.



TABELA 3. Coeficientes de determinação (r^2) da análise de regressão linear da medida de interferência (W) contra o número de folhas (NFOL). $W = \sum VCP_i/D_i$ para vizinhos menores (Wa), iguais (Wb) e maiores (Wc) que a planta focal.

VCP da planta focal (m ³)	Raio de vizinhança (m)	r^2		
		Wa	Wb	Wc
A) 0,15-0,173 (N=16)	2	0,000	0,064	0,018
	4	0,006	0,097	0,075
	8	0,039	0,081	0,085
	16	0,032	0,058	0,059
B) 0,25-0,288 (N=27)	2	0,051	0,055	0,004
	4	0,042	0,001	0,001
	8	0,006	0,013	0,012
	16	0,004	0,002	0,013
C) 0,35-0,403 (N=15)	2	0,073	#	0,002
	4	0,074	0,318*	0,009
	8	0,032	0,002	0,007
	16	0,008	0,002	0,010

Nível de significância: * $P < 0,05$.

Ausência de plantas vizinhas de tamanho semelhante à planta focal em um raio de dois metros.

TABELA 4. Coeficientes de determinação (r^2) da análise de regressão linear da medida de interferência (W) contra o número de infrutescências e/ou inflorescências (PROD). $W = \sum VCP_i/D_i$ para vizinhos menores (W_a), iguais (W_b) e maiores (W_c) que a planta focal.

VCP da planta focal (m^3)	Raio de vizinhança (m)	r^2		
		W_a	W_b	W_c
A) 0,15-0,173 (N=16)	2	0,062	0,004	0,020
	4	0,040	0,002	0,017
	8	0,064	0,014	0,033
	16	0,022	0,050	0,079
B) 0,25-0,288 (N=27)	2	0,056	0,070	0,070
	4	0,026	0,005	0,049
	8	0,003	0,014	0,041
	16	0,001	0,005	0,052
C) 0,35-0,403 (N=15)	2	0,001	#	0,002
	4	0,008	0,354*	0,064
	8	0,056	0,008	0,054
	16	0,062	0,001	0,027

Nível de significância: * $P < 0,05$.

Ausência de plantas vizinhas de tamanho semelhante à planta focal em um raio de dois metros.

vizinhos de mesmo tamanho (Tab. 2), o mesmo ocorrendo para o número de folhas ($r^2=0,318$; $P < 0,05$; Tab. 3) e para produção ($r^2=0,354$; $P < 0,05$; Tab. 4). Plantas focais de maior tamanho (0,35-0,403 m³ de VCP) também apresentaram uma ausência de plantas vizinhas de tamanho semelhante em um raio de 2m (Tabs.2-4).

Análise da distância ao vizinho mais próximo e soma dos tamanhos. As correlações entre a soma do VCP e a distância ao vizinho mais próximo encontram-se na Tabela 5. Não houve correlação entre a soma dos tamanhos e a distância aos indivíduos mais próximos.

TABELA 5. Correlação entre a soma dos tamanhos (VCP) e a distância ao vizinho mais próximo. N = 50; r = coeficiente de correlação.

	Vizinho mais próximo							
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°
r	0,20	0,09	0,26	0,12	0,22	0,08	0,04	0,10
P >	0,159	0,519	0,068	0,412	0,118	0,586	0,756	0,485

P: nível de significância.

DISCUSSÃO

Como todas as palmeiras adultas foram consideradas como plantas focais, independentemente de sua posição espacial, o efeito competitivo pode ser recíproco, ou seja, os indivíduos podem estar competindo uns com os outros, devido à agregação. Dessa forma, as observações não podem ser consideradas totalmente independentes (Mitchell-Olds 1987) e os níveis de significância estimados dos coeficientes de determinação podem ter sido influenciados.

O tamanho dos indivíduos é um índice conveniente, embora aproximado, do impacto que qualquer planta pode sofrer de seu vizinho imediato. Ao utilizar nas análises de regressão o tamanho atual e não a taxa de crescimento, assumiu-se a premissa de que o aumento de tamanho em um período de tempo recente foi pequeno em relação ao tamanho inicial. Levantamentos preliminares feitos em mata ombrófila densa montana por Nodari et al. (1987) mostraram que o incremento corrente anual de E. edulis foi pequeno para palmeiras com DAP (diâmetro à altura do peito) acima de 14cm (0,2cm/ano) quando comparado ao incremento de palmeiras com DAP entre 6 e 12cm (0,7-0,9cm/ano), e que a altura não apresentou variações expressivas em crescimento para diferentes classes de DAP, indicando que em plantas adultas o crescimento em um período de tempo curto é pequeno. Nesse caso, ao assumir a premissa acima, o erro introduzido seria muito pequeno.

Os resultados obtidos através da utilização da medida de interferência local (Tab.1) indicam que o efeito competitivo da vizinhança explica muito

pouco a variação no tamanho, produção (número de infrutescências e/ou inflorescências) e número de folhas de adultos focais de E. edulis, embora o efeito da densidade no tamanho das plantas focais tenha sido negativo para vizinhanças de até 2m de raio (Fig.2). Para vizinhanças acima de 8m de raio provavelmente não existe influência competitiva de plantas vizinhas. Os valores significativos de r^2 obtidos para as regressões NFOL X W em tais vizinhanças (Tab. 1) podem ser devidos ao efeito numérico do aumento do número de vizinhos com o aumento da área de vizinhança. Entretanto, ao incorporar à análise o efeito de diferentes tamanhos de plantas focais e vizinhas, constatou-se um efeito competitivo consistente para plantas de tamanho similar dentro de vizinhanças de até 4m de raio. O tamanho, assim como a produção e o número de folhas de palmeiras adultas foram significativamente influenciados pelo efeito competitivo de seus vizinhos mais próximos (Tabs.2-4). A análise de vizinhança envolvendo distância e soma dos tamanhos de vizinhos mais próximos não foi capaz de detectar a existência de competição (Tab.5).

A ausência de resultados positivos mais consistentes pode indicar que:

- 1) palmeiras adultas raramente sofrem a influência de vizinhos mais próximos;
- 2) a heterogeneidade ambiental e/ou eventos passados (como, por exemplo, mortalidade mais intensa em estádios mais jovens) obscureceram os efeitos da competição local nos estádios aqui estudados; e/ou
- 3) a competição interespecífica tem grande influência nos indivíduos dessa espécie; e/ou
- 4) os métodos utilizados não são adequados para avaliar o efeito competitivo de vizinhança.

Devido à agregação de palmeiras adultas e imaturas (ver capítulo 2 para discussão sobre padrão espacial), os efeitos da interferência podem ser mais complexos e difusos. Neste caso, a deficiência das análises empregadas para detectar correlações negativas entre plantas focais e vizinhas pode ser explicada pela interação competitiva entre muitos vizinhos.

Por outro lado, modelos de vizinhança onde o tamanho das plantas vizinhas influencia o tamanho ou crescimento de plantas focais (Weiner 1984), assumem que a competição é simétrica, ou seja, os efeitos competitivos de indivíduos maiores e menores são proporcionais ao seu tamanho (Weiner 1990). Tais modelos, que incorporam informações posicionais (espaciais) mas não incluem graus de assimetria, provavelmente terão sucesso quando aplicados a populações sob competição simétrica, e o inverso quando aplicados a populações sob competição assimétrica em altas densidades (Hara & Wyszomirski 1994). Mesmo modelos que incluem parâmetros que medem o grau de assimetria (por exemplo Thomas & Weiner 1989) são inadequados ou fornecem estimativas fracas do grau de assimetria competitiva (Hara & Wyszomirski 1994). Dessa forma, possíveis interações competitivas de natureza assimétrica (por exemplo, competição por luz (Weiner 1990)) podem não ter sido detectadas devido ao modelo de vizinhança utilizado.

A baixa frequência de indivíduos de E. edulis estabelecidos a distâncias menores que 4m (Fig.3) parece estar indicando que, para essa espécie, os efeitos competitivos provavelmente são mais severos nos estádios anteriores aos aqui estudados. Assumindo que a competição interespecífica seja constante em todos os estádios, o estabelecimento e desenvolvimento de um indivíduo de E. edulis da população estudada estaria condicionado a dois

conjuntos de fatores que produziriam tendências opostas na vizinhança coespecífica. Um conjunto seria o dos fatores abióticos, dos quais pode se destacar o teor de umidade do solo, que deve ser úmido durante o ano todo, mas não permanentemente encharcado. Este conjunto de fatores abióticos produziria uma tendência à agregação em locais de solo úmido, isto é, produziria uma tendência a pequenas distâncias entre indivíduos coespecíficos. O outro conjunto seria o dos fatores bióticos, dentre os quais se destaca a competição intraespecífica, que tenderia a produzir um aumento das distâncias entre indivíduos coespecíficos.

Como o grau de umidade do solo parece ser um dos fatores mais importantes, presume-se que a competição seja máxima ao nível do sistema subterrâneo. Como as plântulas dependem das reservas da semente até o aparecimento de sua primeira folha fotossintetizante (Belin-Depoux & Queiroz 1988), talvez a competição intraespecífica seja insignificante nesse período. Segundo Carvalho et al. (inédito) a principal causa de mortalidade no estágio de plântulas, para a mesma população estudada, foi a herbivoria. Nos estádios intermediários (infantes e jovens), a competição seria mais intensa, pois períodos de crescimento rápido são acompanhados por um aumento na taxa de mortalidade (Carvalho et al., inédito). A morte ou supressão do crescimento de infantes, jovens e imaturos resultaria em um padrão espacial agregado de adultos em solos úmidos, onde os indivíduos estariam suficientemente afastados de modo a não haver sobreposição das zonas de influência competitiva, que seria detectada apenas entre os indivíduos maiores e de tamanho semelhante, exatamente na zona delimitada pelos 4m de raio que o

sistema radicular de palmeiras adultas de E. edulis pode atingir (Bovi et al. 1978).

Variações nas taxas de crescimento e produção de biomassa de adultos focais devido ao efeito competitivo da vizinhança também podem estar ocorrendo, só que em uma escala temporal maior, e não detectáveis em um modelo estático como o utilizado. A taxa de crescimento e a fecundidade de indivíduos da palmeira Astrocaryum mexicanum parecem ser influenciados por fatores abióticos, principalmente disponibilidade de luz (Piñero & Sarukhán 1982). Em Viola, Solbrig (1981) obteve correlações entre a fecundidade dos indivíduos e o tamanho da planta que, por sua vez, foi afetado substancialmente pela competição e pelo ambiente físico.

Apesar dos valores baixos de r^2 , foi possível detectar tendências do efeito competitivo da vizinhança coespecífica nos adultos focais de E. edulis. Os efeitos da competição, provavelmente ocorrida no passado, estão refletidos apenas na relação entre palmeiras adultas de maior tamanho e seus vizinhos coespecíficos de tamanho semelhante, dentro da zona delimitada pelos 4m de raio. Poucos indivíduos conseguiriam ser recrutados até os estádios estudados a distâncias menores que 2m, devido à possível sobreposição das zonas de influência competitiva, determinadas pelo alcance máximo do sistema radicular de plantas adultas. Respostas mais consistentes em relação às interações competitivas a nível populacional devem ser obtidas utilizando modelos de competição local que levem em conta todos os estádios de desenvolvimento de uma população. Dessa forma, seria necessário analisar a competição intraespecífica de um ponto de vista dinâmico, incluindo variações

tanto temporais como espaciais na produção e aquisição de biomassa, e na reprodução ao longo de gradientes de disponibilidades de recursos.

REFERÊNCIAS

- Aguilera, M. O. & W. K. Lauenroth. 1993. Neighborhood interactions in a natural population of the perennial bunchgrass Bouteloua gracilis. *Oecologia* 94:595-602.
- Alves, M. R. P. & M. E. S. P. Demattê. 1987. Palmeiras: características botânicas e evolução. Fundação Cargill, Campinas.
- Antonovics, J. & D. A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452.
- Bella, I. E. 1971. A new competition model for individual trees. *Forest Science* 17:364-372.
- Belin-Depoux, M. & H. Queiroz. 1988. Contribuição ao estudo ontogenético das palmeiras. Alguns aspectos da germinação de Euterpe edulis Mart. In: Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito 1, Curitiba, 1987. *Anais. CNPF/EMBRAPA*. P. 211-213.
- Bovi, M. L. A. 1978. Cultivo do palmito. In: Curso sobre a industrialização do palmito. ITAL, Campinas.
- Bovi, M. L. A., M. Cardoso & J. Cione. 1978. Sistema radicular do palmito. *Bragantia* 37:85-88.
- Cardoso, M. & M. L. A. Bovi. 1974. Estudos sobre o cultivo do palmito. *Boletim Informativo* 26. Instituto Agônômico, Campinas.
- Carvalho, R. M., F. R. Martins & F. A. M. Santos. (inédito). Leaf ecology of the pre-reproductive stages of the palm Euterpe edulis Mart. (Arecaceae).

- Daniels, R. F. 1976. Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth. *Forest Science* 22:454-456.
- Dias, A. C., M. B. Figliolia, B. V. Moura Netto, J. C. B. Nogueira, A. Dilva, A. C. M. F. Siqueira & G. Yamazoe. 1988. Pesquisa sobre o palmito no Instituto Florestal de São Paulo. In: Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito 1, Curitiba, 1987. *Anais. CNPF/EMBRAPA*. P. 63-74.
- Firbank, L. G. & A. R. Watkinson. 1987. On the analysis of competition at the level of the individual plant. *Oecologia* 71:308-317.
- Fowler, N. L. 1984. The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interactions in Linum. *Journal of Ecology* 72:307-318.
- Galetti, M. 1993. Diet of the scaly-headed parrot (Pionus maximiliani) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25:419-425.
- Hara, T. & T. Wyszomirski. 1994. Competitive asymmetry reduces spatial effects on size-structure dynamics in plant populations. *Annals of Botany* 73:285-297.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London.
- Holdridge, L. R. .1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- Kenkel, N. C. 1990. Spatial competition models for plant populations. *Coenoses* 5:149-158.
- Leão, M. & M. Cardoso. 1974. Instruções para a cultura do palmitreiro. Convênio CIA/SUDELPA.
- Mack, R. N. & J. L. Harper. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal of Ecology* 65:345-363.

- Matthes, L. A. F. 1992. Dinâmica de sucessão secundária em mata após a ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas, São Paulo. Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas.
- Matthes, L. A. F., H. F. Leitão-Filho & F. R. Martins. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo 5, Botucatu, 1985. Anais. Pg. 55-76.
- Mitchell-Olds, T. 1987. Analysis of local variation in plant size. *Ecology* 68:82-87.
- Mithen, R., J. L. Harper & J. Weiner. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of "available area". *Oecologia* 62:57-60.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas.
- Nodari, R. O.; M. P. Guerra; A. Reis & M. S. Reis. 1987. Incremento corrente anual do palmitero. In: Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito 1, Curitiba, 1987. Anais. CNPF/EMBRAPA. P. 175-176.
- Oliveira, J. B., J. R. F. Menk & C. L. Rottta. 1979. Levantamento pedológico semidetalhado dos solos do estado de São Paulo - quadrícula de Campinas. IBGE, Rio de Janeiro.
- Penridge, L. K. & J Walker. 1986. Effect of neighbouring trees on eucalypt growth in a semi-arid woodland in Australia. *Journal of Ecology* 74:925-936.
- Pielou E. C. 1960. A single mechanism to account for regular, random, and aggregated populations. *Journal of Ecology* 48:575-584.

- Pielou, E. C. 1961. Segregation and symmetry in two species populations as studied by nearest-neighbor relationships. *Journal of Ecology* 49:255-269.
- Pielou, E. C. 1962. The use of plant-to-neighbor distances for the detection of competition. *Journal of Ecology* 50:357-367.
- Piñero, D. & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm. *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70:761-472.
- Rizzini, C. T. .1979. Tratado de fitogeografia do Brasil. V. 2. EDUSP e HUCITEC, São Paulo.
- Silva, D. M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de Mestrado. UNICAMP, Campinas.
- 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.
- Tamashiro, J. Y., R. R. Rodrigues & G. J. Shepperd. 1987. Estudo florístico e fitossociológico da Reserva da Mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Relatório de Projeto da FAPESP (inédito).
- Thomas, S. C. & J. Weiner. 1989. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* 80:349-355.
- Uhl, N. W. & Dransfield. J. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press, Lawrence.
- Waller, D. M. 1981. Neighborhood competition in several violet populations. *Oecologia* 51:116-122.

- Weiner, J. 1982. A neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology* 63:1237-1241.
- Weiner, J. 1984. Neighbourhood interference amongst Pinus rigida individuals. *Journal of Ecology* 72:183-195.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 5:360-364.

Capítulo 2

PADRÃO ESPACIAL DE INDIVÍDUOS IMATUROS EM RELAÇÃO A ADULTOS EM UMA POPULAÇÃO DE Euterpe edulis MART. (ARECACEAE)

RESUMO: Os padrões espaciais de indivíduos adultos, imaturos, e imaturos em relação a adultos da palmeira Euterpe edulis Mart. foram examinados em uma área brejosa de 1 ha localizada na Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Diferenças entre o padrão espacial de imaturos e adultos foram testadas através da comparação entre as distribuições de frequência relativa cumulativa de distâncias observadas e esperadas, onde a hipótese nula foi a de distribuições iguais. Foram mapeados 249 adultos e 35 imaturos. O índice de agregação de Clark & Evans indicou padrões espaciais agregados para adultos, imaturos e imaturos em relação a seus adultos mais próximos. A distância média entre adultos não apresentou diferenças significativas em relação à distância média entre imaturos e adultos, enquanto que a distância média entre imaturos foi significativamente maior do que a distância média entre adultos. A comparação entre a distribuição esperada das distâncias imaturo-adulto e a distribuição observada das distâncias entre adultos não apresentou diferenças significativas. O mesmo ocorreu na comparação entre a distribuição esperada das distâncias imaturo-imaturo e a distribuição observada das distâncias entre adultos. A agregação entre adultos e imaturos e a ausência de diferenças entre as distribuições de frequência sugerem a inexistência de um padrão de aumento do tamanho dos indivíduos com o aumento da distância. Palmeiras imaturas e adultas estariam agregadas em consequência do arranjo espacial de locais favoráveis para o estabelecimento e desenvolvimento dos indivíduos, principalmente em relação ao teor de umidade do solo da área estudada.

Palavras-chave: padrão espacial; palmeiras; Euterpe edulis; padrão; floresta semidecídua; Brasil.

ABSTRACT: Spatial patterns of adults, immatures and immatures to the nearest adult of the palm, Euterpe edulis Mart. were examined in one hectare of swampy area located at Santa Genebra Reserve (Campinas, SP). Differences in spatial patterns between immature and adult palms were tested by comparing observed and expected cumulative frequency distribution of distances under the null hypothesis of equal distributions. 249 adults and 35

immature palms were mapped. Clark & Evans' index showed aggregation for adults, immatures and for immatures to the nearest adult. Mean distance between adults was not significantly different from mean distance between immatures and adults, whereas mean distance between immatures was significantly greater than mean distance between adults. Comparisons between the expected distribution of distances' immature-adult and observed distribution of distances between adults did not show significant differences. The same result was attained by the comparison between the expected distribution of distances between immatures and the observed distribution of distances between adults. Clumped patterns for adults and immature palms, and the absence of differences between cumulative distribution of distances suggested no pattern of size increasing with distance increasing. Adult and immatures would be clumped in favorable microsites, which present main suitable conditions of soil moisture.

Key words: spatial pattern; palms; Euterpe edulis; pattern; semideciduous forest; Brazil.

INTRODUÇÃO

O padrão espacial de indivíduos pertencentes a uma população de plantas reflete a ocorrência no espaço das condições de que depende o seu crescimento (Goodall 1970). O arranjo espacial das plantas parentais, o padrão de dispersão das sementes, a variação do recrutamento no espaço, a influência de fatores de mortalidade e as interações competitivas intra e interespecíficas são fatores que influenciam o padrão espacial dos indivíduos em uma população (Hutchings 1986).

De acordo com a hipótese de Janzen (1970) e Connell (1971), a mortalidade da progênie de espécies arbóreas tropicais seria mais intensa próximo às plantas parentais, devido à ação de predadores específicos de sementes e plântulas, além de patógenos. A chance de estabelecimento dos indivíduos de uma mesma espécie aumentaria a uma certa distância da planta-mãe, permitindo então o estabelecimento de indivíduos de outras espécies a

distâncias menores. Essa situação levaria a um padrão espacial relativamente uniforme dos indivíduos adultos de uma mesma espécie e à coexistência de um grande número de espécies arbóreas nas florestas tropicais. Entretanto, a maioria dos estudos sobre padrão espacial de espécies arbóreas, principalmente nos neotrópicos, tem demonstrado que o padrão mais freqüente é o agregado, ocorrendo também, mas com menor freqüência, o padrão aleatório e raramente o uniforme (Hubbell 1979, 1980, Sterner et al. 1986). A agregação de árvores adultas tem sido usada para rejeitar o modelo de mortalidade proposto por Janzen e Connell (Hubbell 1979, Fleming & Heithaus 1981). Processos alternativos geradores de espaçamento, como uma grande especialização em microhabitats, ou a baixa freqüência de condições adequadas para uma regeneração com sucesso (como, por exemplo, a ocorrência de clareiras) têm sido apontados como mais importantes na determinação do padrão espacial de populações de espécies arbóreas (Hubbell 1979, Sterner et al. 1986).

Segundo Clark & Clark (1984), mesmo com uma alta taxa de mortalidade próximo à árvore parental, a alta densidade de sementes nas proximidades de adultos, devido à chuva de sementes, produzirá um padrão espacial agregado da progênie. Dessa forma, para testar a hipótese de Janzen-Connell, o mais importante é saber se os indivíduos adultos estão mais ou menos agrupados do que seria esperado caso a mortalidade dos indivíduos mais jovens ocorresse ao acaso. Se existir um componente espacial relacionado à dispersão, sobrevivência ou crescimento, as diferenças no padrão espacial de diferentes estádios ontogenéticos devem ser evidentes (Sterner et al. 1986). Se os adultos estiverem menos agrupados do que o

esperado, alguns processos que levam a um padrão espacial uniforme, como proposto por Janzen e Connell, podem ser inferidos. Por outro lado, se os adultos estiverem mais agrupados do que o esperado, os processos alternativos podem ser considerados mais importantes na determinação do padrão espacial das espécies.

O presente estudo tem como objetivos determinar o padrão espacial de indivíduos adultos e imaturos de uma população da palmeira Euterpe edulis Mart. e verificar a existência ou não de diferenças no padrão espacial de imaturos em relação a adultos.

ÁREA DE ESTUDO E MÉTODOS

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (RMSG) (ver Fig. 1, cap.1), situada no município de Campinas (22° 49'45"S e 47° 06'33"W; 575-585m de altitude), estado de São Paulo. Uma descrição mais detalhada da área e da metodologia de campo encontram-se no capítulo 1.

Os critérios adotados para a determinação do estágio de adulto foram baseados em Silva (1991), que registrou indivíduos com DAS mínimo de 12,1cm se reproduzindo na área de estudo. No presente estudo, foram considerados adultos indivíduos de E. edulis que possuíssem 12,1cm ou mais de DAS, ou características reprodutivas, como presença de infrutescências ou inflorescências. Dentro do estágio de adultos, os indivíduos que se apresentaram inflorescências e/ou infrutescências foram classificados como adultos reprodutores. Foram considerados imaturos os indivíduos com diâmetro ao nível do solo (DAS) entre 10 e 12cm.

A escolha do DAS mínimo de 10cm para imaturos foi baseada no fato de que grande parte dos imaturos com DAS entre 10 a 12 cm eram da mesma altura ou mesmo maiores do que algumas palmeiras adultas. Entretanto, não foi encontrado nenhum indivíduo com menos de 12cm de DAS que apresentasse sinais recentes de reprodução. Apesar da classificação adotada não abranger todos os possíveis imaturos e adultos, presume-se que ela seja adequada para a maioria dos indivíduos de E. edulis da área de estudo.

Para determinar o padrão espacial dos indivíduos adultos e imaturos de Euterpe edulis na Reserva de Santa Genebra, foi utilizado o índice de agregação de Clark & Evans (1954). Esse índice representa a medida do grau em que a distribuição observada dos indivíduos de uma população se desvia de uma distribuição aleatória esperada. O índice de Clark & Evans (R) é baseado na distância ao vizinho mais próximo: a razão entre a distância média observada (r_o) e a distância média esperada (r_e) serve como uma medida do desvio da aleatoriedade ($R = r_o/r_e$). Valores de R próximos a 1 indicam um padrão espacial aleatório ou ao acaso. Em condições de máxima agregação, $R=0$ e valores que se aproximam de 2,149 indicam condições de espaçamento regulares. A significância de qualquer valor de R diferente de 1 foi testada através do desvio padrão de uma distribuição normal (ver Clark & Evans 1954).

A existência de diferenças no padrão espacial de indivíduos imaturos em relação a adultos foi testada através do método de Hamill & Wright (1986). Esse método é baseado na comparação entre as distribuições de frequência relativa cumulativa de distâncias observadas e esperadas.

Considerando a distribuição de sementes como sendo leptocúrtica, onde se espera que 80% das sementes caiam até 10m da planta-mãe, a distribuição esperada de sementes pode ser obtida pela expressão (Hamill & Wright 1986):

$$F(d) = 1 - \exp[0,1 \ln(0,2) d],$$

ou

$$F(d) = 1 - (0,2 d)^{0,1}$$

onde:

d = distância

$F(d)$ = frequência relativa cumulativa de sementes até a distância d .

A distribuição esperada de frequência relativa cumulativa de sementes foi comparada com as distribuições observadas das distâncias de imaturos em relação a adultos, e de imaturos em relação a imaturos.

A distribuição esperada de frequência relativa das distâncias imaturo-adulto, quando comparada com a de adulto-adulto, foi considerada igual à observada. O mesmo foi feito com a distribuição de frequência de distâncias imaturo-imaturo quando comparada com a distribuição de adulto-adulto.

As distribuições de frequência relativa cumulativa foram comparadas através do teste D de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1981), onde a hipótese nula é a de distribuições iguais. A significância da diferença entre duas distribuições de frequência relativa cumulativa foi testada através da comparação entre valores esperados e observados. Quando a curva observada se encontra acima da curva esperada, os indivíduos estão mais agrupados do que o esperado, e quando a curva observada se encontra abaixo da curva esperada, os indivíduos estão mais dispersos que o esperado.

RESULTADOS

Foram mapeados 299 indivíduos de *E. edulis*, sendo 249 adultos, 35 imaturos e 15 adultos ocorrentes fora e próximos aos limites da parcela. Foram classificados como reprodutores 67,07% do total de adultos. O índice de Clark & Evans (R) indicou agregação para adultos, imaturos, e para imaturos em relação a seus adultos mais próximos (Tab.1; Fig. 1).

A distância média entre imaturos foi significativamente maior do que a distância média entre adultos ($t=-3,225$; $gl=34$; $P<0,005$). Houve também diferenças significativas entre as distâncias médias entre imaturos e entre adultos reprodutores ($t=-2,561$; $gl=34$; $P<0,05$), o mesmo ocorrendo quando comparada a distância média entre imaturos com a distância média entre imaturos e adultos ($t=-4,095$; $gl=34$; $P=0,000$) (Tabs. 1 e 2). Essas diferenças indicam que indivíduos imaturos estão mais próximos a adultos do que a indivíduos de sua própria classe.

Apesar de a distância média entre adultos ser maior do que a distância média entre imaturos e adultos, a diferença não foi significativa ($t=0,747$; $gl=34$; $P>0,05$), o mesmo ocorrendo quando foi comparada a distância média entre adultos reprodutores com a distância média entre imaturos e adultos ($t=1,941$; $gl=34$; $P>0,05$) (Tabs.1 e 2).

Entretanto, a distância média entre adultos reprodutores foi significativamente maior que a distância entre todos os adultos ($t=3,349$; $gl=166$; $P=0,001$), indicando que indivíduos que se reproduzem em uma mesma estação tendem a estar mais afastados.

Os resultados parecem indicar a existência de diferenças nas probabilidades de estabelecimento com o aumento do tamanho, não relacionadas à distância. No caso de indivíduos imaturos, tende a ocorrer

TABELA 1. Valores do índice de agregação de Clark & Evans (R), e das distâncias médias entre pares de adultos, adultos reprodutores, imaturos, e imaturos em relação a adultos para uma população de Euterpe edulis Mart.

Classes tamanho	de Vizinho mais próximo	No de pares de distância	R	Distância média (m)
adulto	adulto	249	0,70*	2,232
imaturado	imaturado	35	0,66*	5,563
imaturado	adulto	35	0,21*	1,751
adulto#	adulto#	167	-	2,612

* $P < 0,01$ para valores de R diferentes de 1.

adultos reprodutores.

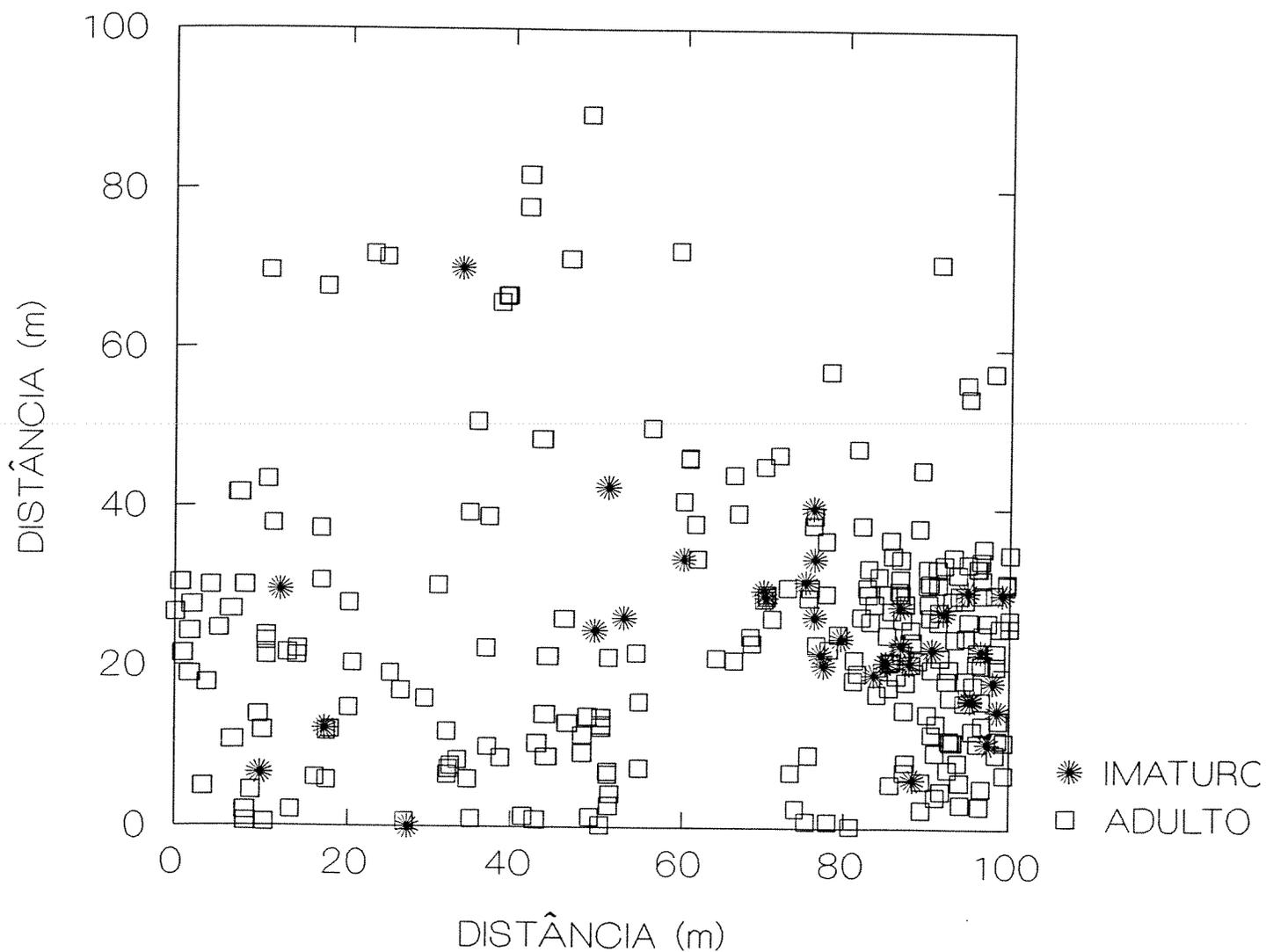


FIGURA 1. Localização de indivíduos de *Euterpe edulis* Mart. em uma área de 100 x 100 m na floresta inundada ou brejo da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

TABELA 2. Comparação das distâncias médias entre adultos (ad-ad), adultos reprodutores (ad-ad#), imaturos (im-im), e imaturos em relação a adultos (im-ad), através do test-t de Student (Sokal & Rohlf 1981).

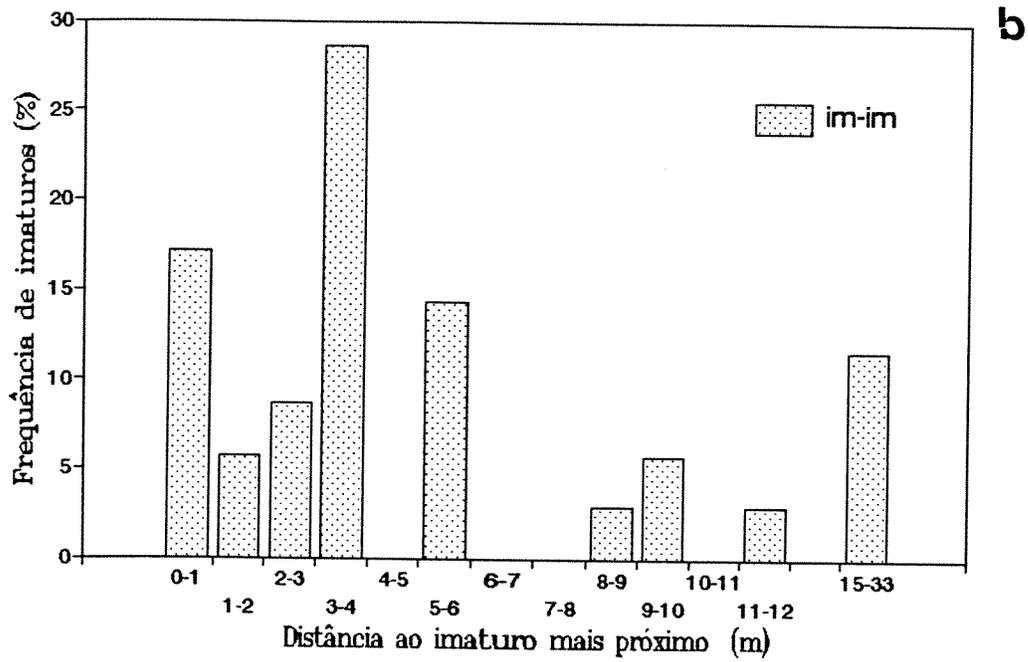
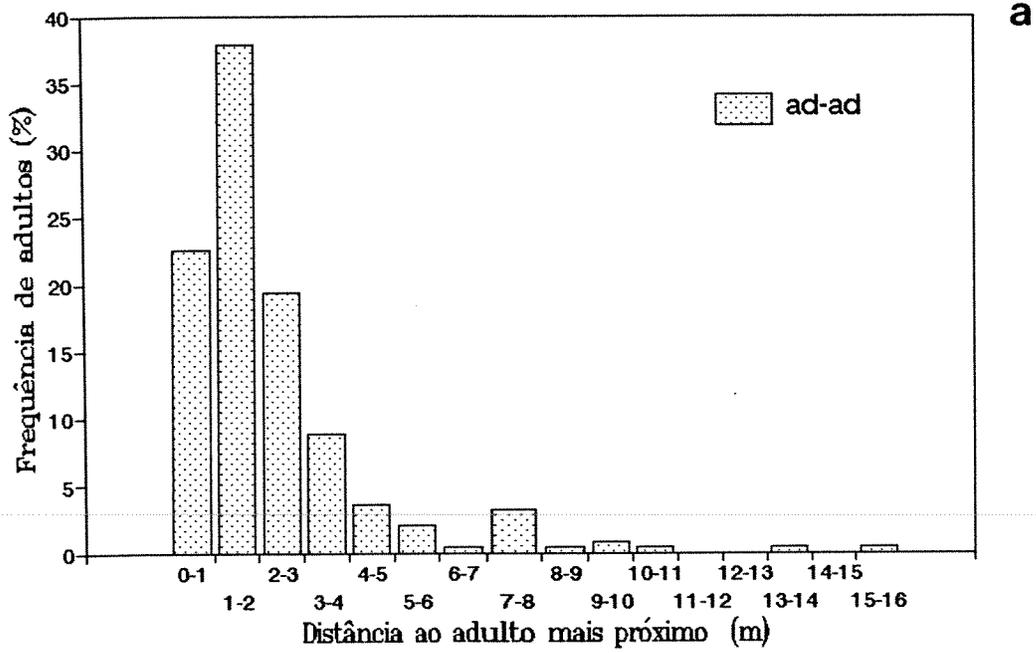
	AD-AD	IM-IM	IM-AD	AD-AD#
AD-AD	-	P < 0,005	NS*	P < 0,001
IM-IM		-	P=0,000	P < 0,05
IM-AD			-	NS*
AD-AD#				-

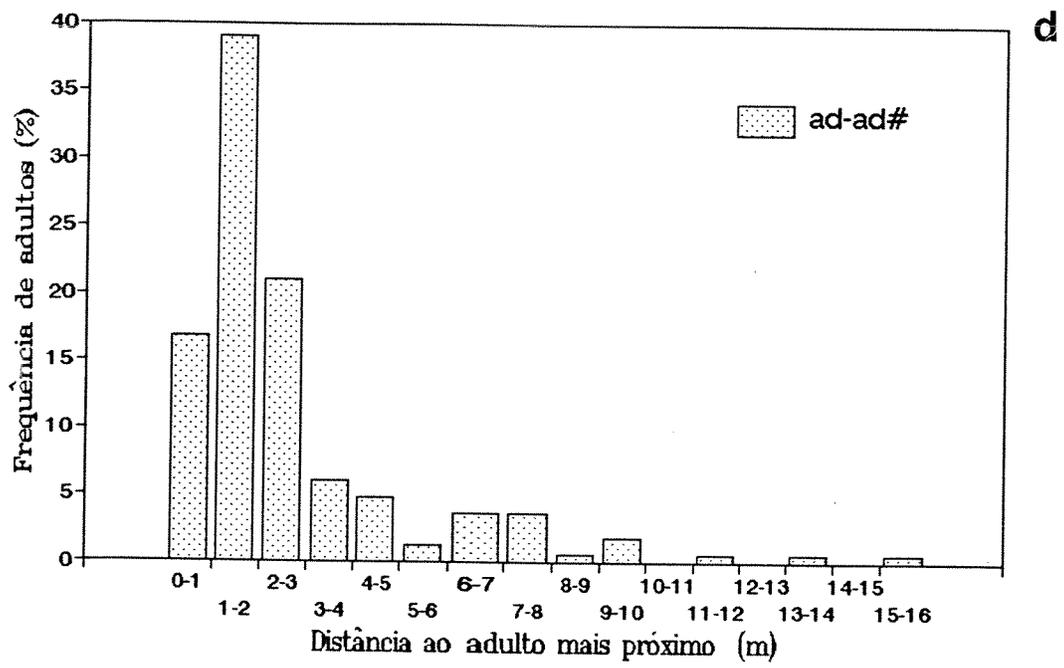
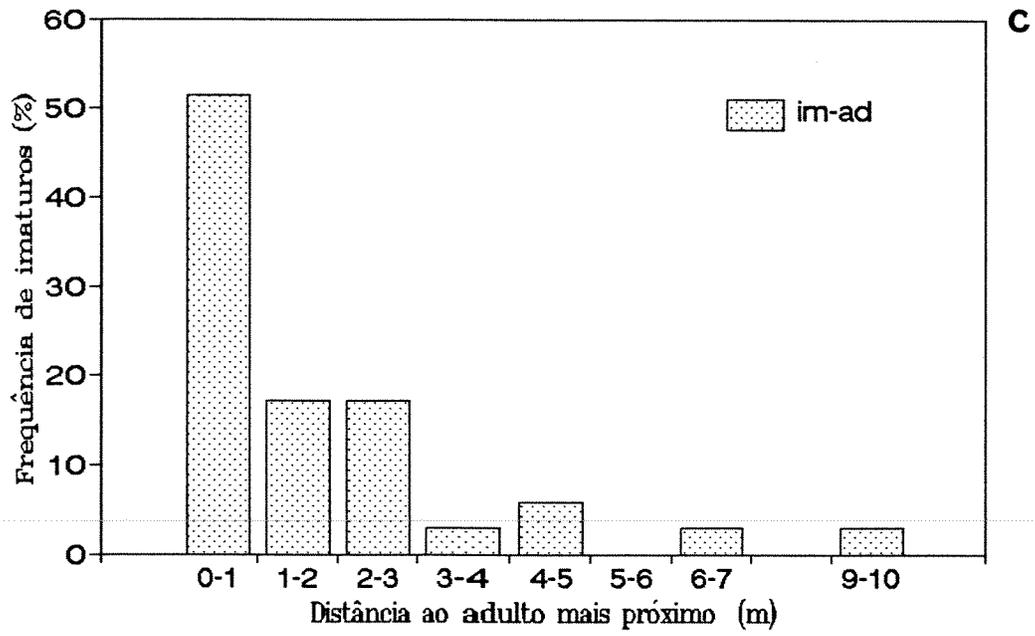
* NS: diferença entre valores de distância média não significativos ($P > 0,05$).

um maior espaçamento. O recrutamento para classes de tamanho superiores diminui a distância entre os indivíduos, indicando uma tendência à agregação de adultos, possivelmente devido à distribuição de locais adequados ao estabelecimento e crescimento.

Na figura 2a, observa-se um maior número de adultos até 3m de distância em relação a seu vizinho coespecífico mais próximo. Entre indivíduos imaturos (Fig. 2b), houve uma variação na frequência de

FIGURA 2: Número de indivíduos de Euterpe edulis por classe de distância em relação ao vizinho mais próximo: a) adultos em relação a adultos; b) imaturos em relação a imaturos; c) imaturos em relação a adultos; d) adultos reprodutores em relação a adultos reprodutores. (Floresta inundada ou brejo da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP). *ad*: adulto; *im*: imaturo; *ad#*: adulto reprodutivo.



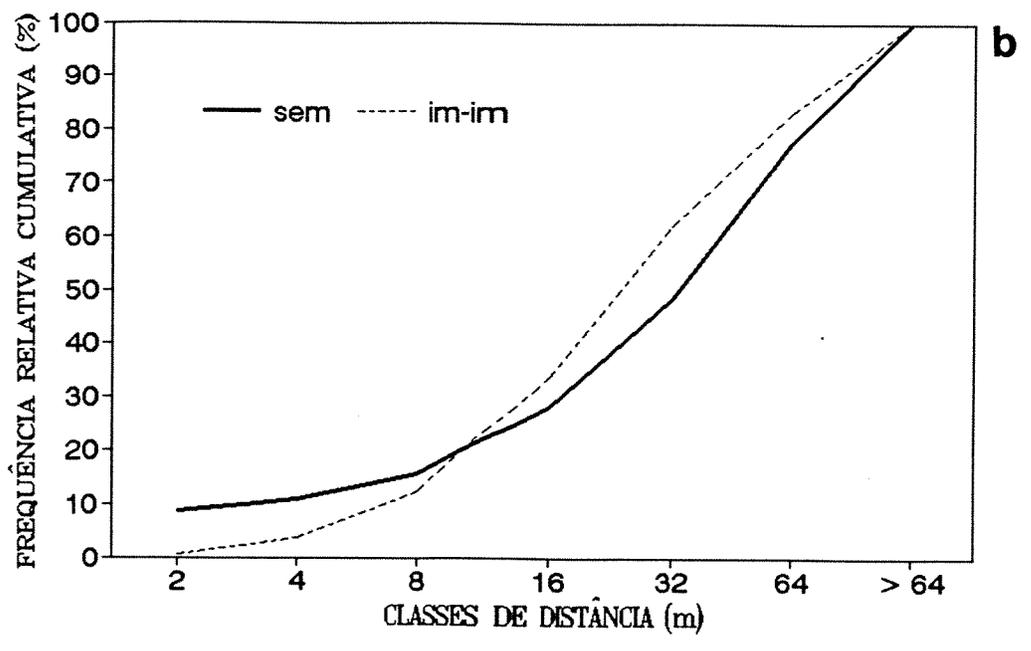
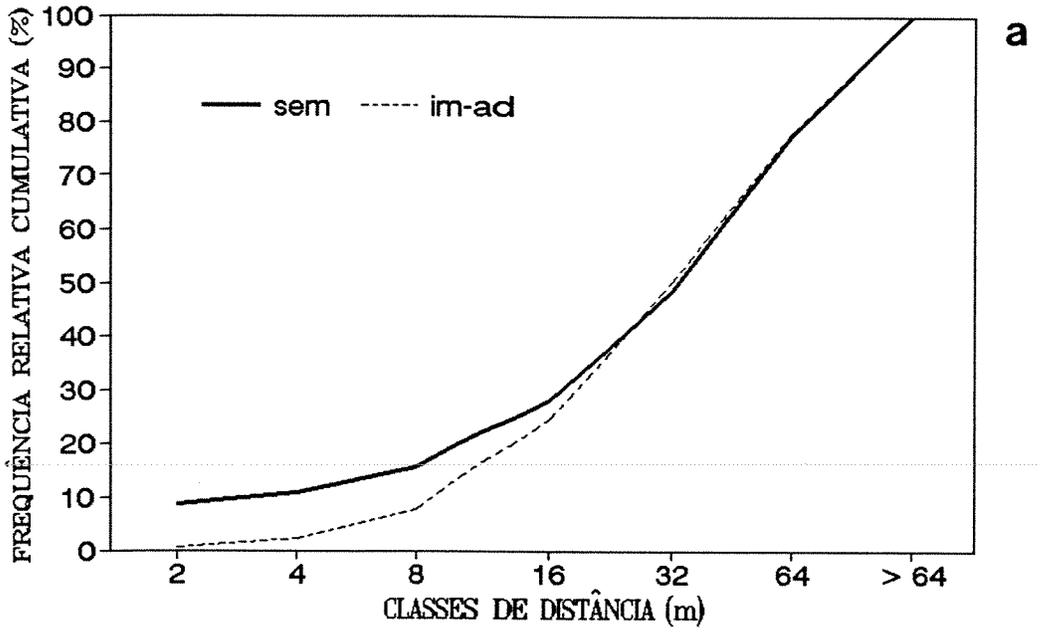


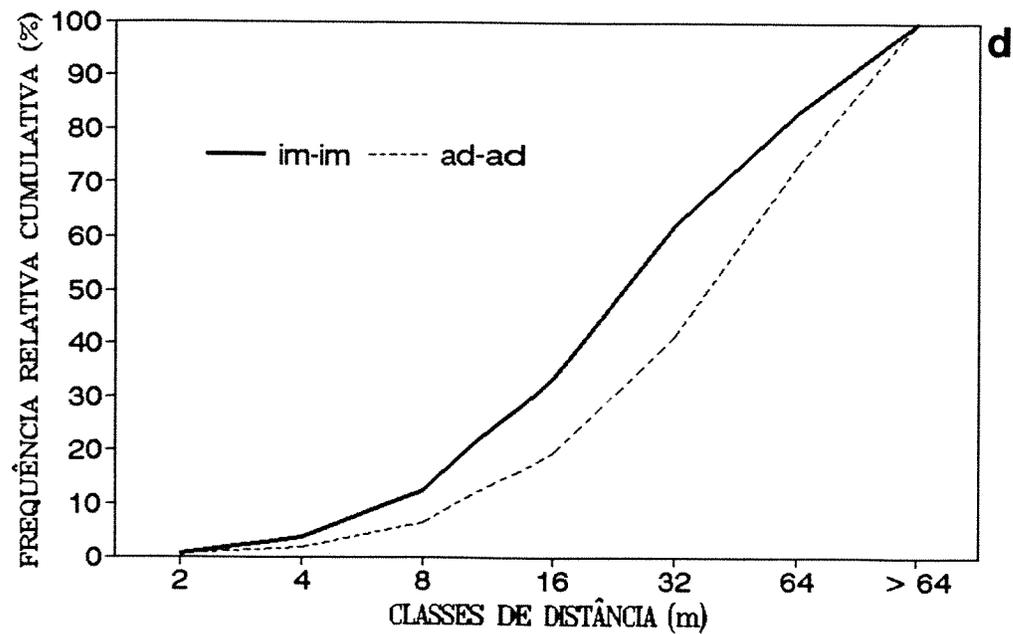
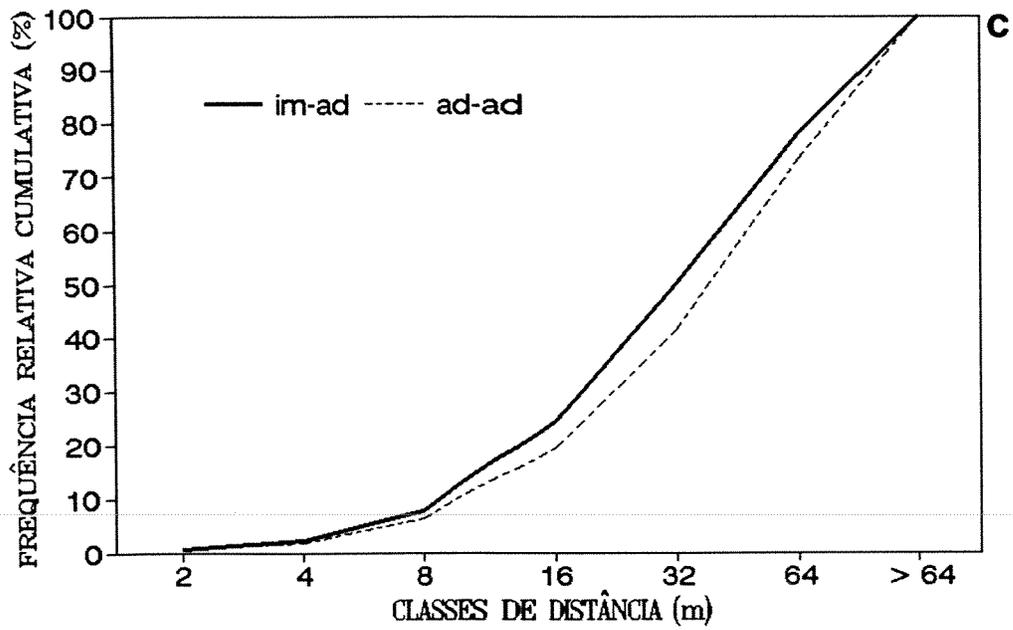
indivíduos nas primeiras classes de distância (0-3m), ocorrendo maior número de indivíduos entre 3 e 5m de distância a seu vizinho coespecífico mais próximo. O número de imaturos foi máximo a distâncias de até 1 metro dos adultos mais próximos, tendendo a diminuir com o aumento da distância ao adulto mais próximo (Fig. 2c). O número de adultos reprodutores também foi maior nas primeiras classes de distância (0-3 m) (Fig. 2d).

A comparação entre a distribuição de frequência relativa cumulativa esperada de sementes e a distribuição de frequência relativa cumulativa observada das distâncias imaturo-adulto (Fig. 3a) não mostrou diferenças significativas ($D=0,09$; $P>0,05$). Também não houve diferença significativa entre a distribuição esperada de sementes e a distribuição observada das distâncias imaturo-imaturo ($D=0,06$; $P>0,05$) (Fig 3b). O mesmo ocorreu na comparação entre a distribuição esperada das distâncias imaturo-adulto e a distribuição observada das distâncias entre adultos ($D=0,04$; $P>0,05$) (Fig 3c). A distribuição relativa cumulativa esperada das distâncias imaturo-imaturo também não apresentou diferenças em relação à distribuição observada das distâncias entre adultos ($D=0,10$; $P>0,05$) (Fig. 3d).

A ausência de diferenças sugere a inexistência de uma padrão de aumento do tamanho dos indivíduos com o aumento da distância.

FIGURA 3: Distribuições de frequência relativa cumulativa de Euterpe edulis em diferentes classes de tamanho: a) sementes (esperada) e imaturo-adulto (observada); b) sementes (esperada) e imaturo-imaturo (observada); c) imaturo-adulto (esperada) e adulto-adulto (observada); d) imaturo-imaturo (esperada) e adulto-adulto (observada). *sem*: semente; *im*: imaturo; *ad*: adulto.





DISCUSSÃO

Segundo Clark & Clark (1984), caso exista um efeito da distância sobre as probabilidades de estabelecimento, isso deve estar refletido na distância mediana entre os diferentes estádios de desenvolvimento dos indivíduos em uma população. Dessa forma, espera-se um aumento da distância mediana com o aumento do tamanho dos indivíduos. Esses autores sugerem então a comparação da distância mediana entre jovens de diferentes estádios como um indicador do efeito da distância sobre o recrutamento de novos indivíduos. No presente estudo, os dados referem-se à distância média entre os indivíduos e refletem uma amostra instantânea no tempo. As distribuições obtidas foram apenas entre imaturos, entre adultos e entre imaturos e adultos. Os resultados não indicam diferenças na distância média entre estádios ou, quando indicam (adultos-adultos x imaturos-imaturos; imaturos-adultos x imaturos-imaturos) sugerem que efeitos diferentes podem estar ocorrendo em várias etapas do desenvolvimento dos indivíduos, algumas vezes levando a um maior espaçamento (no caso de distâncias entre imaturos) e, posteriormente, a uma maior agregação (imaturos-adultos x adultos-adultos).

A ausência de diferenças entre a distribuição de frequência relativa cumulativa da distância entre imaturos e a de adultos também indica a inexistência de um padrão de aumento da distância com o aumento do tamanho dos indivíduos (Fig. 3). Na escala utilizada, parece não existir um componente espacial operando nas probabilidades de estabelecimento dentro dos estádios de desenvolvimento amostrados.

Diversos fatores interagem para determinar a densidade e o padrão espacial de populações de plantas, como por exemplo a dispersão de sementes, a sobrevivência de sementes e plântulas, o arranjo temporal e espacial de microssítios que determinam a padrão de estabelecimento dos indivíduos, a distribuição de clareiras no caso de espécies pioneiras e secundárias, e a competição intra- ou interespecífica (revisão em Harper 1977).

Quando fatores abióticos são mais importantes na determinação da estrutura espacial dos indivíduos adultos de uma população, a mortalidade pode ser negativamente dependente da densidade. Nessa situação, espera-se uma maior taxa de mortalidade nos limites da distribuição da população, onde as condições são menos favoráveis e o recrutamento provavelmente é menor. A dependência negativa da mortalidade em relação à densidade sugere que o padrão espacial dos adultos será mais agregado do que o de indivíduos mais jovens, como, por exemplo, de plântulas (Hutchings 1986). Fatores edáficos ou topográficos, quando combinados com uma distribuição leptocúrtica de sementes e com uma heterogeneidade na distribuição de microssítios, podem levar a essa situação.

Hamill & Wright (1986) utilizaram simulações baseadas na distribuição de jovens e adultos para prever a distribuição de jovens em relação à hipótese nula de mortalidade ao acaso de jovens e em relação a outras cinco hipóteses alternativas. Em uma dessas hipóteses, assumiram que as manchas de recursos para uma população seriam permanentes e que essas manchas incluiriam adultos. O resultado dessa simulação foi uma tendência de jovens e adultos a ocorrerem nos mesmos agrupamentos, ou seja, jovens estariam agrupados tanto em relação a adultos quanto a jovens. Padrões espaciais

resultantes dessa simulação seriam análogos aos resultantes de uma distribuição leptocúrtica de sementes, ou aos resultantes da distribuição heterogênea de recursos no ambiente em virtude de fatores edáficos ou topográficos.

Silva (1991), estudando essa mesma população através da amostragem por parcelas aleatórias, obteve correlações positivas entre a densidade de imaturos e a densidade de adultos por parcela. Além disso, também encontrou um padrão espacial agregado para imaturos e adultos, utilizando o índice de dispersão de Morisita. Ao classificar suas unidades de amostragem (parcelas de 5 x 5m) de acordo com seu grau de umidade, constatou que imaturos e adultos se concentravam nas parcelas mais úmidas. Na área brejosa da RMSG, E. edulis ocorre preferencialmente em locais úmidos que ficam entre poças e cursos de água pois, apesar de requerer certa umidade no solo, essa espécie não consegue viver em locais completamente cobertos pela água. Segundo Bovi et al. (1978), o sistema radicular de E. edulis alcança uma profundidade de até 1,30m, e cerca de 58% de suas raízes se concentram nos primeiros 20cm de profundidade, sendo baixa sua resistência à seca. Em condições naturais, a germinação das sementes de E. edulis é lenta e heterogênea, devido à polpa oleaginosa que envolve o endocarpo fibroso da semente, e à presença de um poro vegetativo seroso, dificultando a germinação (Bovi 1990). Solos muito úmidos, como o da área de estudo, facilitariam a decomposição da testa oleaginosa, acelerando assim sua decomposição. Dessa forma, indivíduos imaturos e adultos estariam agregados em consequência da distribuição espacial de microssítios favoráveis para o estabelecimento e desenvolvimento dos indivíduos (Harper 1977).

Segundo Antonovics & Levin (1980), a distribuição heterogênea desses locais pode levar à agregação. A presença de indivíduos imaturos próximos a adultos (distância média $< 2\text{m}$ - ver Tab.1) mostra que a mortalidade da progênie, representada por esses imaturos, próxima a adultos não é completa. As probabilidades de sobrevivência não estariam, então, relacionadas ao efeito da distância em relação à planta-mãe, mas sim ao estabelecimento em locais favoráveis.

Muita controvérsia existe na literatura em relação às hipóteses, premissas e previsões assumidas pelo modelo de Janzen-Connell (Schupp 1992). Grande parte dos estudos existentes testa empiricamente se o padrão espacial ou de mortalidade de determinada espécie se ajusta ou não ao modelo de Janzen-Connell. Evidências empíricas favoráveis ao modelo são encontradas em diversos trabalhos, indicando uma alta taxa de mortalidade de sementes ou plântulas próximo a adultos e um aumento do recrutamento de plântulas com o aumento da distância em relação a adultos (Janzen 1972, Augspurger 1983a, b, Clark & Clark 1984, e outros). Evidências contrárias ao modelo indicam padrões agrupados para a população e para jovens em relação a adultos (Richard & Williamson 1975, Hubbell 1979, Forman & Hahn 1980, Fleming & Heithaus 1981, Fleming & Williams 1990, Bridges & Gibson 1992, Condit et al. 1992, Burkey 1994, Gibson & Menges 1994). Por outro lado, outros estudos rejeitam as premissas assumidas pelo modelo, principalmente em relação à redução na probabilidade de recrutamento próximo a adultos (Condit et al. 1992) e aos mecanismos que levam à mudança de padrão espacial com o aumento do tamanho ou idade. A regra de espaçamento implícita no modelo de Janzen-Connell (sementes e plântulas

agupadas, adultos distribuídos regularmente ou aleatoriamente) pode ter outras causas além da ação de predadores de sementes ou plântulas, como por exemplo, a abundância de adultos levando à interferência no estabelecimento de indivíduos mais jovens (Henriques & Sousa 1989, Oliveira et al. 1989), ou a competição entre plântulas por luz, água ou nutrientes (Clark & Clark 1984).

Em contraste com os testes empíricos, as implicações a nível populacional do modelo de Janzen-Connell têm recebido pouca atenção (Schupp 1992). Implícita no modelo está a idéia de que a ação de predadores e herbívoros que respondem à distância ou à densidade ajudaria a manter a população em níveis relativamente baixos. O mecanismo de espaçamento gerado por esses fatores agiria como uma força estabilizadora negativamente dependente da densidade. Entretanto, a existência de tal mecanismo de espaçamento não seria suficiente para levar à regulação populacional ou à coexistência de espécies (Schupp 1992). Processos operando na escala de sementes e plântulas ao redor de árvores adultas não operam necessariamente a nível populacional (Connell & Sousa 1983, Schupp 1988, 1992). Dessa forma, fatores abióticos, atuando em escalas espaciais e temporais maiores, podem ser mais importantes na determinação da estrutura espacial de populações do que processos que ocorrem a nível local. Padrões relacionados a queda de árvores (Richards & Williamson 1975), à distribuição de microhabitats (Forman & Hahn 1980) e fatores edáficos e topográficos (Kahn 1987, este estudo) podem gerar padrões espaciais agregados.

É possível que os mecanismos de espaçamento previstos no modelo de Janzen-Connell tenham atuado em estádios anteriores aos aqui observados, mas provavelmente não foram determinantes no padrão espacial de imaturos e

adultos. Processos dependentes de distância podem agir de maneira diferencial nas probabilidades de estabelecimento de indivíduos de diferentes estádios de desenvolvimento podendo, em alguns casos, gerar padrões espaciais semelhantes (Santos 1991).

A agregação de indivíduos adultos e imaturos de E. edulis na área estudada parece estar sendo determinada predominantemente por fatores abióticos relacionados a distribuição espacial de locais favoráveis ao estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos. Nesse caso, os "processos alternativos" geradores de espaçamento propostos por Hubbell (1980) podem ser considerados mais importantes. Entretanto, outros fatores que levam à agregação devem ser considerados, como a dispersão restrita de sementes, a ausência de grandes herbívoros na RMSG, a variação na produção de sementes no espaço e no tempo, e a interferência com outras espécies presentes na área.

REFERÊNCIAS

- Antonovics, J. & D. A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452.
- Augspurger, C. K. 1983a. Seed dispersal of the tropical tree, Platypodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-771.
- Augspurger, C. K. 1983b. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Bovi, M. L. A. 1990. Pré-embebição em água e porcentagem e velocidade de emergência de sementes de palmitero. *Bragantia* 49:11-22.
- Bovi, M. L. A., M. Cardoso & J. Cione. 1978. Sistema radicular do palmitero. *Bragantia* 37:85-88.
- Bridges, J. M. & D. J. Gibson. 1992. Effect of fire on tree spatial patterns in a tallgrass prairie landscape. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119:300-307.
- Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* 97:533-540.
- Clark, D. A. & D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124:769-788.
- Clark, P. J. & F. C. Evans. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35:445-453.

- Condit, R., S. P. Hubbell & R. B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140:261-286.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P. J. den Boer and G. R. Gradwell, eds. *Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*. Oosterbek, 1970, PUDOC, Wageningen. P. 298-310.
- Connell, J. H. & W. P. Sousa. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121:789-824.
- Fleming, T. H. & E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13 (supplement):45-53.
- Fleming, T. H. & Williams, C. F. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:163-178.
- Forman, R. T. T. & D. C. Hahn. 1980. Spatial patterns of trees in a Caribbean semievergreen forest. *Ecology* 61:1267-1274.
- Gibson, D. J. & E. S. Menges. 1994. Population structure and spatial pattern in the dioecious shrub *Ceratiola ericoides*. *Journal of Vegetation Science* 5:337-346.
- Goodall, D. W. 1970. Statistical plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:99-124.
- Hamill, D. N. & S. J. Wright. 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology* 67:952-957.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.

- Henriques, R. P. B. & E. C. L. G. Sousa. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of Carapa guianensis in northeastern Brazil. *Biotropica* 21:204-209.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- Hutchings, M. J. 1986. The structure of plant populations. In: Crawley, M. J., ed. *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. P. 97-136.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D. H. 1972. Escape in space by Sterculia apelata seeds from the bug Dysdercus fasciatus in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53:350-361.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia* 43:251-259.
- Oliveira, P. E. A. M., J. F. Ribeiro & M. I. Gonzales. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de Kielmeyera coriacea Mart. de cerrados de Brasília. *Revista brasileira de Botânica* 12:39-47.
- Richards, P. & G. B. Williamson. 1975. Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest. *Ecology* 56:1226-1229.
- Santos, F. A. M. 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no estado de São Paulo. Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas.

- Schupp, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51:71-78.
- Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist* 140:526-530.
- Silva, D. M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de Mestrado. UNICAMP, Campinas.
- Sokal, R. R. & J. E. Rohlf .1981. *Biometry*. 2nd. Freeman, San Francisco.
- Sterner, R. W., C. A. Ribic & G. E. Schatz. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74:621-633.

CONCLUSÃO

A compreensão de como as plantas respondem à proximidade de seus vizinhos é essencial se se deseja conhecer os processos que regulam o tamanho de uma população e a abundância de seus indivíduos. No presente estudo, foram utilizados modelos espaciais de competição que incorporam informações sobre as interações entre plantas focais adultas e sua vizinhança coespecífica, e foi determinado o padrão espacial de palmeiras imaturas e adultas através de métodos de distância. Os resultados parecem indicar que, para a população em estudo, inexistiu um efeito intraespecífico negativo de distância e densidade atuando sobre os indivíduos, ou seja, levando à mortalidade e ao espaçamento.

Os efeitos da competição, provavelmente ocorrida no passado, estão refletidos apenas na relação entre palmeiras adultas maiores e seus vizinhos coespecíficos de tamanho semelhante, dentro da zona delimitada pelos 4m de raio. Os possíveis efeitos competitivos da vizinhança coespecífica resultariam em um território, ou zona de influência ao redor das plantas focais, onde poucos indivíduos conseguiriam se estabelecer a distâncias menores que 2m, possivelmente devido à sobreposição das zonas de influência competitiva, determinada pelo alcance máximo do sistema radicular das plantas adultas.

A agregação de palmeiras adultas e imaturas na área estudada parece estar sendo determinada predominantemente por fatores abióticos relacionados à distribuição espacial de locais favoráveis ao estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos, principalmente em relação ao teor de umidade do solo.

Em resumo, o padrão espacial de imaturos e adultos não fornece evidências claras de interferência intraespecífica negativa, ou seja, os possíveis efeitos competitivos intraespecíficos não têm um efeito determinante no espaçamento entre os indivíduos de Euterpe edulis. Dessa forma, os processos que promovem agregação, como a distribuição espacial de sítios favoráveis, seriam constantes na ontogenia dos indivíduos, enquanto que os processos de espaçamento (herbivoria, competição, predação, parasitismo) atuariam com intensidades diferentes nos diferentes estádios ontogenéticos da população de Euterpe edulis Mart. estudada.
