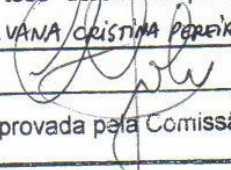


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



SILVANA CRISTINA PEREIRA MUNIZ DE SOUZA

**ESTRATÉGIAS DE REGENERAÇÃO DAS ESPÉCIES
ARBÓREAS DE UM TRECHO DE FLORESTA OMBRÓFILA
DENSE SUBMONTANA DO PARQUE ESTADUAL DE
CARLOS BOTELHO, BRASIL**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <u>SILVANA CRISTINA PEREIRA MUNIZ DE SOUZA</u>  e aprovada pela Comissão Julgadora.
--

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
para a obtenção do título de Doutor em
Biologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

Campinas, 2008

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

So89e

Souza, Silvana Cristina Pereira Muniz de
Estratégias de regeneração das espécies arbóreas de
um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana do
Parque Estadual de Carlos Botelho, Brasil / Silvana Cristina
Pereira Muniz de Souza. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.

Orientador: Carlos Alfredo Joly.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Bancos de sementes. 2. Ecologia vegetal. 3.
Dinâmica da vegetação. 4. Demografia - Aspectos
ambientais. 5. Mata Atlântica. I. Joly, Carlos Alfredo. II.
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

Título em inglês: Regeneration strategy of tree species on a stand of Submontane
Ombrophilous Dense Forest, in the Carlos Botelho State Park, Brazil.

Palavras-chave em inglês: Seed bank; Plant ecology; Vegetation dynamics; Demography –
Environmental aspects; Atlantic Forest (Brazil).

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutora em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Carlos Alfredo Joly, Giselda Durigan, Ivan Schiavini da Silva, Natalia
Macedo Ivanauskas, Flávio Antonio Maës dos Santos.

Data da defesa: 28/01/2008.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 28 de janeiro de 2008.

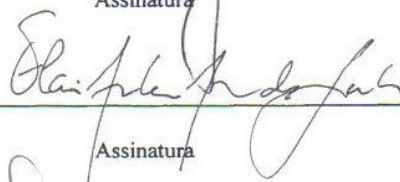
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly (Orientador)



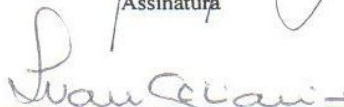
Assinatura

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos



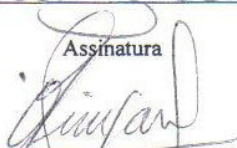
Assinatura

Prof. Dr. Ivan Schiavini da Silva



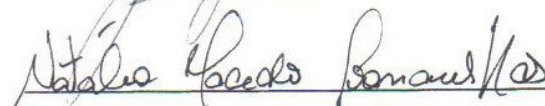
Assinatura

Dra. Giselda Durigan



Assinatura

Dra. Natália Macedo Ivanauskas



Assinatura

Dr. Marcos Pereira Marinho Aida

Assinatura

Prof. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques

Assinatura

Dr. Luis Carlos Bernacci

Assinatura

À Beatriz, com amor

AGRADECIMENTOS

Ao prof. Dr. Carlos Alfredo Joly, pela orientação e confiança.

Ao prof. Dr. Flavio A. M. Santos pela coorientação, discussões e paciência.

A Dra. Giselda Durigan pelas ricas discussões científicas, incentivo e amizade.

Aos membros da pré-banca: Prof. Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos, Prof. Dr. Ivan Schiavini, Dra. Giselda Durigan, Prof. Dra. Marcia Mendes Marques, pelas críticas e sugestões valiosas.

A CAPES e o CNPq, pela bolsa de Doutorado.

A FAEP-UNICAMP (processo no 70/04) pelo financiamento à pesquisa.

Ao projeto Parcelas Permanentes - programa BIOTA-FAPESP, por toda ajuda logística.

Aos professores do Departamento de Botânica, pelas excelentes disciplinas que tive oportunidade de cursar.

Aos especialistas consultados, pela presteza na identificação das espécies: Prof. Dr. Vinícius C. Souza, Prof. Dr. João Semir, Dr. Luís Carlos Bernacci, Dra. Roseli B. Torres, Dra. Natália M. Ivanauskas, M.Sc. Geraldo C. Franco.

Aos funcionários do Parque Estadual de Carlos Botelho, em especial ao Sr. Ademar.

Ao Kiko e aos outros meninos, pela ajuda no campo.

Ao Francisco Carlos Antonioli pela ajuda e idas e vindas ao campo.

A Vivian Cristina dos Santos Hackbart pela ajuda na casa de vegetação com o banco de sementes.

Ao Instituto Florestal, em especial aos pesquisadores José Carlos Molina Max e Osny Tadeu de Aguiar pela compreensão e apoio que possibilitaram a finalização desta tese.

Aos amigos da Floresta Estadual de Assis: Giselda, Honda, Melo, Max, Osmar, Josi, Vivi, Marisa, Wilson, Furlan, Karine e Tarita por terem me acolhido em Assis e me ajudado em tudo que foi possível.

Aos amigos da Dasonomia: Roque, Elaine, Flaviana, Natália, Cibebe, Geraldo, Rejane, João Aurélio, Osny e Baitello, pela rica convivência e apoio.

Aos amigos da Pós da Unicamp: Alessandra Caiafa, Carol Virillo, Valério Melo, Rafael Costa pela conversas, ótimas disciplinas de campo compartilhadas e boas risadas....

A minha mãe querida, pelo amor e apoio incondicional.

A minha irmã (Rose), amiga e companheira de todas as horas.

Ao Bruno por ter participado de todas as fases deste doutorado e ter tido toda a paciência e boa vontade do mundo.

RESUMO GERAL

O banco de sementes da comunidade, a estrutura e a dinâmica populacional de espécies de diferentes grupos ecológicos, definidos de acordo com a tolerância à sombra, foram avaliados em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Submontana. Os objetivos do estudo foram investigar a dinâmica, composição e as características das espécies presentes no banco de sementes; descrever a estrutura e a dinâmica populacional das seguintes espécies arbóreas: i) três colonizadoras de bordas e clareiras - *Alseis floribunda*, *Bathysa australis* e *Rapanea hermogenesii*; iii) três típicas de dossel - *Chrysophyllum viride*, *Quiina glaziovii* e *Tetrastylidium grandifolium*; iii) seis típicas de subosque - *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata* e *Rudgea jasminoides*. A área de estudo localiza-se no interior de uma parcela permanente de 10 ha, subdividida em 256 sub-parcelas de 20 x 20 m, instalada no Parque Estadual de Carlos Botelho (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W), município de Sete Barras, São Paulo. Foram sorteadas 25 sub-parcelas, em cada uma das quais foram coletadas três amostras de solo de 0,25 x 0,25 m, com 0,05 m de profundidade, em março e setembro de 2004 e 2005. As amostras foram incubadas por seis meses, em casa de vegetação sob 70% da luminosidade total. Nas subparcelas sorteadas todos os indivíduos das espécies escolhidas, com altura ≥ 3 cm, foram etiquetados e tiveram registrados a altura e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS), em 2004 e 2005. Analisou-se a distribuição dos indivíduos em classes de DAS e altura e calculou-se: coeficiente de Gini, mortalidade, recrutamento e crescimento. Do banco, germinaram 3.204 sementes ($170,9 \pm 42,6$ sem.m⁻²), de 93 espécies. Dentre as espécies arbóreas germinadas, 21 (97,0% do total de sementes germinadas) são intolerantes à sombra e 13 (3,0% do total de sementes germinadas) são tolerantes. Os resultados confirmaram a hipótese de que as espécies arbustivas e arbóreas

do banco de sementes desta formação florestal são, predominantemente, intolerantes à sombra e zoocóricas. Em relação às estruturas de tamanho, mais de 60% de todos os indivíduos concentraram-se na classe de menor tamanho e todas as espécies apresentaram valores de Coeficiente de Gini superiores a 0,49, indicando baixa equabilidade de tamanhos (alta hierarquia). Apenas duas espécies apresentaram incremento populacional no período, ambas de subosque - *Inga marginata* (0,04) e *Rudgea jasminoides* (0,05) e os maiores descréscimos foram de *Chrysophyllum viride* (-0,17) e *Tetrastylidium grandifolium* (-0,12), devido a altas taxas de mortalidade e baixo recrutamento. O crescimento em altura e diâmetro não diferiu entre os grupos ecológicos. No entanto, foi observada uma tendência de maior crescimento em altura e diâmetro com o aumento da classe de tamanho para todas as espécies. Portanto, não foi possível estabelecer uma relação direta entre a estrutura de tamanho e tolerância à sombra para as populações estudadas e os descritores de dinâmica utilizados. Mortalidade, recrutamento e crescimento não indicaram diferenças entre os grupos ecológicos que justifiquem a separação das espécies realizada *a priori*, reforçando a idéia que os agrupamentos de espécies mascaram diferenças inter e intra-específicas.

Palavras-chave: banco de sementes, estrutura de tamanhos, dinâmica de populações, tolerância à sombra, grupos ecológicos

ABSTRACT

The community seed bank, the structure and population dynamics of species belonging to different ecological groups, defined according to their shade tolerance, were evaluated on a stand of Submontane Ombrophilous Dense Forest. The aims of this study were to investigate the dynamics, composition and characteristics of the species present in the seed bank; to describe the structure and the population dynamics of the following tree species: i) three edge and gap colonizers - *Alseis floribunda*, *Bathysa australis*, *Rapanea hermogenesii*; ii) three typical of the canopy - *Chrysophyllum viride*, *Quiina glaziovii* and *Tetrastylidium grandifolium*; iii) six typical of the understory - *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata* and *Rudgea jasminoides*. The studied area is located within a 10 ha permanent plot, subdivided into 256 20 x 20 m sub-plots, installed in the Carlos Botelho State Park (24°00' to 24°15' S, 47°45' to 48°10' W), Sete Barras municipality, São Paulo state. Twenty-five sub-plots were randomly selected, and in each of these sub-plots three 0.25 x 0.25m soil samples, 0.05 m deep, were collected, in March and September 2004 and 2005. Those samples were incubated for six months, in a green house, under 70% of total light. In the selected sub-plots all individuals of the chosen species that were ≥ 3 cm in height, were tagged and measured for their height and trunk diameter at ground level (DGL), in both years. Distribution of individuals among DGL and height classes was analyzed and Gini coefficient (G), mortality, recruitment and growth rate were calculated. 3,204 seeds from the seed bank germinated ($170,9 \pm 42,6$ seeds.m⁻²), of 93 species. From the tree species that germinated, 21 (97% of the total germinated seeds) are shade intolerant and 13 (3% of the total germinated seeds) are shade tolerant. The results confirm the hypothesis that shrub and tree species that form seed bank in this specific type of forest are predominantly shade

intolerant and zoocoric. Concerning size structures, more than 60% of all individuals were concentrated in the smallest size class and all species presented Gini Coefficient higher than 0.49, indicating low size evenness (high hierarchy). Only two species showed population increment in the period, both from the understory, *Inga marginata* (0.04) and *Rudgea jasminoides* (0.05) and the most expressive decrease were found in *Chrysophyllum viride* (-0.17) e *Tetrastylidium grandifolium* (-0.12), due to high mortality rate and low recruitment. Height and diameter growth did not differ among the ecological groups. However, it was observed a tendency for an increased height and diameter growth related to increase in the size class for all species. Hence, it was not possible to establish a direct relation between size structure and shade tolerance for the studied populations and the dynamics descriptors used. Mortality, recruitment and growth, did not indicate differences among the ecological groups that justify the division of species done *a priori*, reinforcing the idea that species grouping conceal inter and intra-specific differences.

Key words: seed bank, size structure, population dynamics, shade tolerance, ecological groups.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL	1
Área de estudo	3
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	4

CAPÍTULO 1

O BANCO DE SEMENTES E SUAS IMPLICAÇÕES SOBRE A DIVERSIDADE DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSE SUBMONTANA DO PARQUE ESTADUAL DE CARLOS BOTELHO, SÃO PAULO, BRASIL.	11
RESUMO	12
ABSTRACT	13
INTRODUÇÃO.....	15
MATERIAL E MÉTODOS.....	17
RESULTADOS	22
DISCUSSÃO	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30

CAPÍTULO 2

ESTRUTURA POPULACIONAL DE DOZE ESPÉCIES ARBÓREAS DE DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM TRECHO DE FLORESTA OMBRÓFILA DENSE SUBMONTANA.....	49
RESUMO	50
ABSTRACT	51
INTRODUÇÃO.....	52
MATERIAL E MÉTODOS.....	55
RESULTADOS	62
DISCUSSÃO	64
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

CAPÍTULO 3

DINÂMICA POPULACIONAL DE DOZE ESPÉCIES ARBÓREAS DE DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM TRECHO DE FLORESTA OMBRÓFILA Densa SUBMONTANA DO PARQUE ESTADUAL DE CARLOS BOTELHO, SÃO PAULO, BRASIL	87
RESUMO	88
ABSTRACT	89
INTRODUÇÃO.....	91
MATERIAL E MÉTODOS.....	93
RESULTADOS	97
DISCUSSÃO	100
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	105
 CONCLUSÃO GERAL	 127
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	129

INTRODUÇÃO GERAL

Um dos paradigmas mais duradouros na área de ecologia florestal tem sido a classificação das espécies em grupos ecológicos baseados na tolerância à sombra (Swaine & Whitmore 1988, Whitmore 1989, Oldeman & Dijk 1991, Dalling *et al.* 2001). O papel dos agrupamentos ecológicos é reduzir, diante da grande diversidade das florestas tropicais, a variação demográfica e morfológica em poucos eixos (Condit *et al.* 1996) e facilitar respostas ao manejo da comunidade de plantas e animais (Verner 1984, Reader 1988).

Classificações em grupos ecológicos têm sido propostas em grande número para as árvores das florestas tropicais (Whitmore 1978, 1989, 1991; Hubbell & Foster 1986, Swaine & Whitmore 1988, Welden *et al.* 1991, Denslow 1996, Clark & Clark 1999, Köhler *et al.* 2000). Primeiramente, estas classificações foram relacionadas ao requerimento luminoso para germinação e crescimento, associadas a características de produção de diásporos e persistência no banco de sementes (Hopkins & Graham 1983). Mais tarde, foram também relacionadas ao tamanho das sementes (Foster & Janson 1985, Lieberman *et al.* 1985, Hammond & Brown 1995, Grubb & Metcalfe 1996) e a sua longevidade (Lieberman *et al.* 1985, Clark & Clark 1999). Já Swaine & Whitmore (1988) subdividiram as plantas quanto a tolerância à sombra com base na altura máxima das árvores.

A classificação das plantas em grupos ecológicos deve abordar vários aspectos das histórias de vida. Classificações que consideram somente requerimentos para o estabelecimento de plântulas (Swaine & Whitmore 1988) ou, ao contrário, que consideram somente crescimento e mortalidade de plantas bem estabelecidas (Condit *et al.* 1996),

podem menosprezar diferenças ao longo do ciclo de vida e respostas a mudanças ambientais (Dalling *et al.* 2001).

Estudos de estrutura populacional podem, associados a descritores de dinâmica populacional, tais como mortalidade, recrutamento e crescimento em altura e diâmetro, auxiliar na identificação de grupos ecológicos de árvores tropicais quanto ao requerimento luminoso (Whitmore 1975, Connell *et al.* 1984, Hubbell & Foster 1987, Lieberman *et al.* 1990, Taylor *et al.* 1996, Oliveira Filho *et al.* 1997, Gomes *et al.* 2003, Appolinário *et al.* 2005, Nascimento *et al.* 2005).

Diante desta perspectiva, este estudo teve como objetivo investigar alguns aspectos relacionados ao banco de sementes da comunidade, a estrutura e a dinâmica de algumas populações de árvores e a sua relação com a tolerância à sombra. Para tanto, foi avaliada a dinâmica, composição e as características das espécies presentes no banco de sementes de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana e verificados aspectos de estrutura e dinâmica populacional de 12 espécies de diferentes grupos ecológicos, definidos de acordo com a tolerância à sombra.

Considerações sobre os capítulos

O presente estudo foi estruturado em três capítulos interrelacionados. No Capítulo 1 o banco de sementes da comunidade foi analisado com o intuito de investigar a dinâmica, a composição e as características das espécies presentes no banco de sementes.

Nos Capítulos 2 e 3 são apresentados estudos populacionais das seguintes espécies arbóreas, sendo i) três colonizadoras de bordas e clareiras - *Alseis floribunda*, *Bathysa australis* e *Rapanea hermogenesii*; iii) três típicas de dossel - *Chrysophyllum viride*, *Quiina*

glaziovii e *Tetrastylidium grandifolium*; iii) seis típicas de subosque - *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata* e *Rudgea jasminoides*. No Capítulo 2 são descritas e comparadas as estruturas de tamanho das 12 espécies arbóreas e no Capítulo 3 são descritas e comparadas a dinâmica populacional dessas mesmas espécies, a partir da: i) taxa de mortalidade, ii) taxa de recrutamento e iii) crescimento em altura e diâmetro.

Área de estudo

A área de estudo localiza-se no município de Sete Barras, região sul do estado de São Paulo, sobre a vertente atlântica da Serra de Paranapiacaba, no interior do Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB) (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W) (Figura 1).

O PECB possui área total de 37.793,63 ha, ocupados por Floresta Ombrófila Densa Montana (400-1000 m de altitude) e Submontana (30-400 m de altitude), segundo a classificação de Veloso & Góes-Filho (1982). A área de estudo está localizada no trecho de Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota de 300 m), no interior de uma parcela permanente do projeto temático: Dinâmica e Estrutura de Florestas no Estado de São Paulo: 40 ha de Parcelas Permanentes, vinculado ao programa BIOTA - FAPESP.

A parcela estudada está localizada na unidade geomorfológica conhecida como Planalto de Guapiara, apresenta clima quente úmido sem estiagem, classificada como Cfa segundo o sistema de Köppen (1948), com temperaturas inferiores a 18 °C no mês mais frio e superiores a 22 °C no mês mais quente. A área é caracterizada, predominantemente,

por períodos de excedente hídrico, com precipitação média anual de 1582 mm (DAEE), concentrando-se nos meses de outubro a março (Rodrigues 2006) (Figura 2).

No interior da parcela permanente do PECB foram encontrados os seguintes tipos de solo: Cambissolos Háplicos Tb distróficos latossólicos, Cambissolos Háplicos Tb distróficos rasos, Gleissolos Háplicos Tb distróficos típicos e Neossolos Flúvicos. O solo Cambissolo é predominante na parcela, os demais tipos restringindo-se a pequenas manchas (Soares-Junior *et al.* 2004).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APPOLINÁRIO, V., OLIVEIRA FILHO, A.T., GUILHERME, F.A.G. 2005. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous forest. *Revista Brasileira de Botânica* 28:347-360.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9:981–997.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER R.B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7:405–416.
- CONNELL, J.H., TRACEY, J.G. & WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54:141-164.
- DAEE. Departamento de Águas e Energia Elétrica. <http://www.dae.sp.gov.br> (acessado em Agosto de 2007)

- DALLING, J.W., WINTER, K., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? Ecology 82:933-945.
- DENSLOW, J.S. 1996: Functional group diversity and response to disturbance. In Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests (G.H. Orians, R. Dirzo, J.H. Cushman, eds.) Berlin, Springer-Verlag, p.127–151.
- FOSTER, S. & JANSON, C.H. 1985: The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66:773–780.
- GOMES, E.P.C., MANTOVANI, W., KAGEYAMA, P.Y. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in Southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 63:47-60.
- GRUBB, P.J. & METCALFE, D.J. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: Contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. Functional Ecology 10:512–520.
- HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet Neotropical forests. Ecology 76:2544–2561.
- HOPKINS, M.S., GRAHAM, A.W. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. Biotropica 15:90–99.
- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Revista de Biología Tropical 35:7-22.

- HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *In* Community ecology (J. Diamond, T.J. Case, eds.). Harper & Row, New York, p.314–329.
- KÖHLER, P., DITZER, T., HUTH, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591–602.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: con un studio de los climas de la tierra*. Mexico-Buenos Aires: Fondo de cultura economica.
- LIEBERMAN, D., HARTSHORN, G.S., LIEBERMAN, M. & PERALTA, R. 1990. FOREST dynamics at La Selva Biological Station, Costa Rica, 1969-1985. *In* Four neotropical rainforests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven, p.509-521.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., HARTSHORN, G., PERALTA, R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1:97–109.
- NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, W.F., CONDIT, R., LAURANCE, S.G., D'ANGELO, S. & ANDRADE, A.C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* 16:625-634.
- OLDEMAN, R.A.A. & VAN DIJK, J. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical forest trees. *In* Rain forest regeneration and management (A. Gomez-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley, eds.). UNESCO/Parthenon, Paris/Carnforth, France, p.21–65.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T., MELLO, J.M. & SCOLFORO, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131:45-66.
- READER, R. 1988. Using the guild concept in the assessment of tree harvesting effects on understorey herbs: a cautionary note. *Environmental Management* 12:803–808.
- RODRIGUES, R.R. 2006. 40 ha de Florestas do Estado de São Paulo: Uma Experiência Multidisciplinar. 4º Relatório Científico. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>. (acessado em Agosto 2007).
- SOARES-JUNIOR, A.A., VIDAL-TORRADO, P., SILVA, A.C. 2004. Mapeamento ultradetalhado dos solos do Parque Estadual “Carlos Botelho” destinado ao Projeto Diversidade, Dinâmica e Conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86.
- TAYLOR, D.M., HAMILTON, A.C., WHYATT, J.D., MUCUNGUZI, P. & BUKENYA-ZIRABA, R. 1996. Stand dynamics in Mpanga Research Forest Reserve, Uganda, 1968-1993. *Journal of Tropical Ecology* 12:583-597.
- VELOSO, H.P. & GOES-FILHO, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica ecológica da vegetação neotropical., Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL, série vegetação, Salvador, p.1-80.

- VERNER, J. 1984. The guild concept applied to management of bird populations. *Environmental Management* 8:1–14.
- WELDEN, C.W., HEWETT, S.W., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. 1991: Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72:35–50.
- WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- WHITMORE, T.C. 1978: Gaps in the forest canopy. *In* Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson, M.H. Zimmerman, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p.639–655.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536–538.
- WHITMORE, T.C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. *In* Rainforest regeneration and management (A. Gomez-Pompa, T.C. Whitmore, M. Hadley, eds.). UNESCO and the Parthenon Publishing Group, Carnforth, UK, p.67–89.

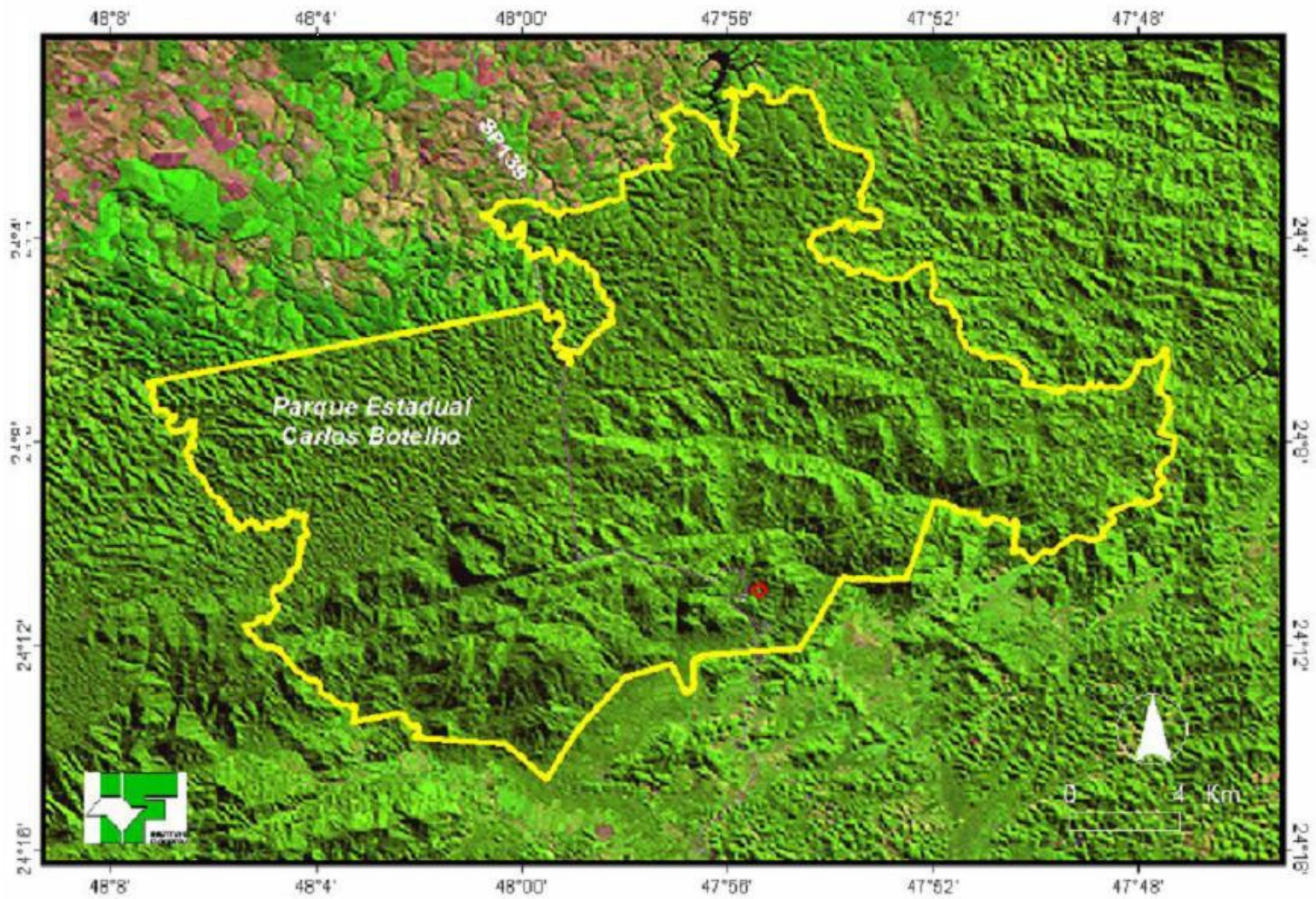


Figura 1. Mapa com a localização do Parque Estadual de Carlos Botelho, São Paulo. Fonte Instituto Florestal

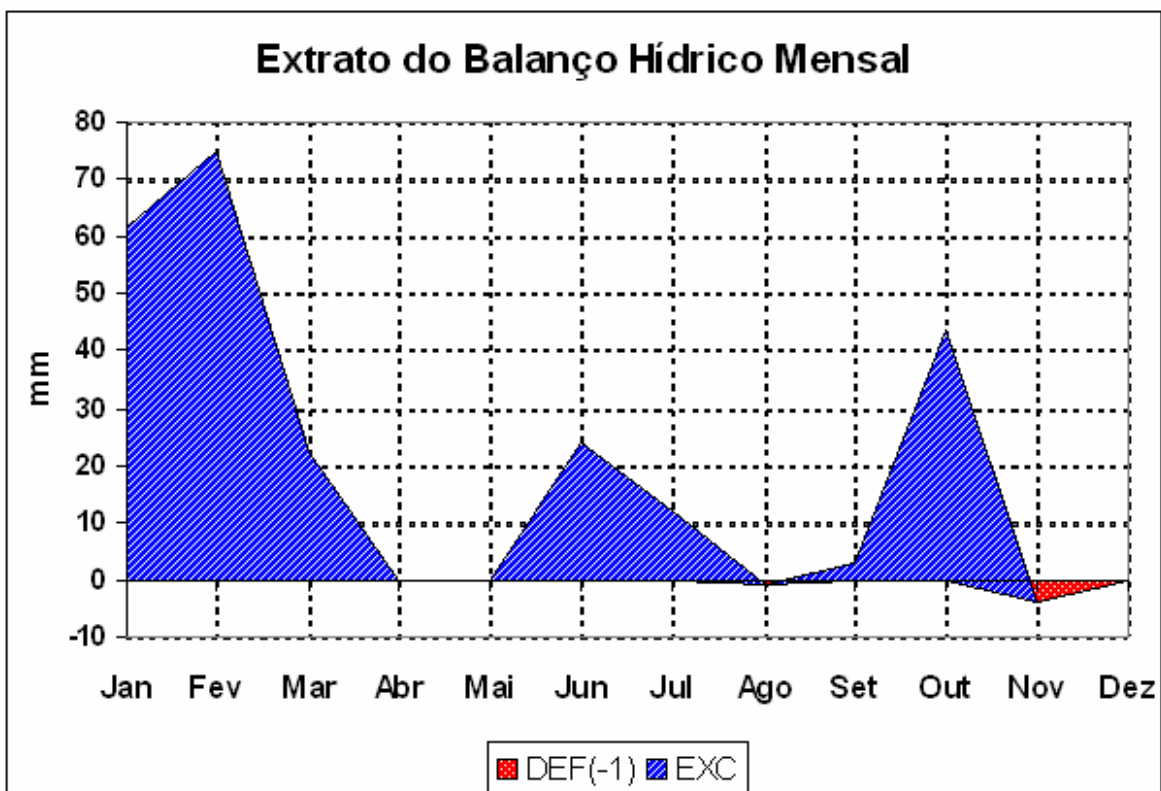


Figura 2. Balanço hídrico mensal do período de 1943-1948, 1953-1970. Posto de Sete Barras, coordenadas 24°38'S 47°91'W. Fonte DAEE.

CAPÍTULO 1

**O BANCO DE SEMENTES E SUAS IMPLICAÇÕES SOBRE A
DIVERSIDADE DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA
SUBMONTANA DO PARQUE ESTADUAL DE CARLOS
BOTELHO, SÃO PAULO, BRASIL.**

RESUMO

O banco de sementes nas florestas tropicais está envolvido em processos como: estabelecimento de populações e manutenção da diversidade de espécies. Este estudo teve como objetivo investigar a dinâmica, a composição e as características das espécies presentes no banco de sementes e testar as seguintes hipóteses: i) no banco de sementes a riqueza de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra é maior do que a riqueza de espécies tolerantes à sombra, ii) no banco de sementes há um predomínio de indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra, iii) a composição florística do banco de sementes é variável no tempo. A área de estudo localiza-se no Parque Estadual de Carlos Botelho, município de Sete Barras/SP, no interior de uma parcela permanente de 10 ha, subdividida em 256 sub-parcelas de 20 x 20 m. Destas, foram sorteadas 25 sub-parcelas, em cada uma das quais foram coletadas três amostras de solo de 0,25 x 0,25 m, com 0,05 m de profundidade, em março e setembro de 2004 e 2005. As amostras foram incubadas por seis meses, em casa de vegetação sob 70% da luminosidade total. Das quatro amostragens realizadas em março e setembro de 2004 e 2005, germinaram 3.204 sementes ($170,9 \pm 42,6$ sem.m⁻²) de 93 espécies. As espécies arbóreas apresentaram o maior número de sementes germinadas com 49,8% do total de sementes, seguidas das herbáceas (39,4%), lianas (5,2%), epífitas (4,5%), arbustivas (0,7%) e indeterminadas (0,4%). Entre as espécies arbustivas e arbóreas germinadas, 21 (97,0% do total de sementes germinadas) são intolerantes à sombra e 13 (3,0% do total de sementes germinadas) são tolerantes. As espécies arbustivas e arbóreas mais abundantes foram: *Cecropia glaziovii* (56,2 sem.m⁻²), *Bathysa australis* (4,7 sem.m⁻²), *Hyeronima alchorneoides* (4,0 sem.m⁻²) e *Alchornea*

glandulosa (3,9 sem.m⁻²). A síndrome de dispersão predominante, considerando o número de sementes e de espécies, foi a zoocórica. A similaridade florística entre coletas (índice de Sørensen) foi baixa, sendo observada também alta variação espacial das espécies que compõem o banco. Ocorreu sazonalidade (variação na quantidade de sementes germinadas entre estações do ano) e variação entre anos (apenas entre as coletas de verão). Com base nestes resultados aceitou-se as hipóteses de que os indivíduos das espécies arbustivas e arbóreas que formam banco de sementes na Floresta Ombrófila Densa Submontana são predominantemente intolerantes à sombra e a sua composição florística varia no tempo. Portanto, a composição florística do banco de sementes permite a colonização de áreas, principalmente aquelas que apresentam alguma luminosidade, com alta diversidade florística.

Palavras-chave: banco de sementes, regeneração natural, tolerância à sombra, grupos ecológicos.

ABSTRACT

In tropical forests, the seed bank is involved in processes such as: population settlement, maintenance of species diversity. The aim of this study was to evaluate the dynamics, composition and characteristics of the species present on the seed bank and testing the following hypothesis: i) in the seed bank the shade intolerance trees and shrub species richness are greater than the shade tolerance species, ii) in the seed bank there are shade intolerance individuals predominance, iii) seed bank composition varies in time. The studied area is located in the Carlos Botelho State Park, Sete Barras Municipality, São Paulo State, within

a 10 ha permanent plot, subdivided into 256 20 x 20 m sub-plots. Twenty five sub-plots were randomly selected, and in each of these sub-plots three 0.25 x 0.25m soil samples, 0.05 m deep, were collected, in March and September 2004 and 2005. Those samples were incubated for six months, in a green house, under 70% of total light. From the four samplings taken in March and September 2004 and 2005, 3.204 seeds germinated (170.9 ± 42.6 seeds.m⁻²), of 93 species. Tree species were the most abundant (49.8%), followed by herbs (39.4%), lianas (5.2%), epiphytes (4.5%), shrub species (0.7%) and indeterminate species (0.4%). Among the trees and shrub species germinated, 21 (97.0% of the germinated seeds) are shade intolerant and 13 (3.0% of the germinated seeds) are tolerant. The most abundant tree and shrub species were *Cecropia glaziovii* (56.2 seeds.m⁻²), *Bathysa australis* (4.7 seeds.m⁻²), *Hyeronima alchorneoides* (4.0 seeds.m⁻²) and *Alchornea glandulosa* (3.9 seeds.m⁻²). Zoocoric dispersal syndrome regard the number of seed was the predominant. Floristic similarity between the samples was small (Sørensen index), in addition a temporal variation was observed. Seasonality occur (variation in the quantity of germinated seeds depending on the seasons of the year) and variation between years (only in the summer samples). Based on these results, we accepted the hypothesis that the individuals of trees and shrubs species which form the seed bank in the Submontane Ombrophilous Dense Forest are predominantly shade intolerant and the floristic composition variation through the time. Thus, floristic composition of the seed bank allows the colonization of areas, especially those presented some luminosity, with high floristic diversity.

Keys-words: seed bank, natural regeneration, shade-tolerance, ecological groups.

INTRODUÇÃO

O banco de sementes é caracterizado como um depósito de elevada densidade de sementes viáveis, presentes na superfície ou no interior do solo de determinada área, constituindo-se em um sistema dinâmico de entradas e saídas (Fenner 1985; Garwood 1989; Dalling *et al.* 1998).

Estudos sobre os processos naturais que influenciam a dinâmica florestal têm mostrado que o banco de sementes é uma das principais fontes de recrutamento de novos indivíduos na sucessão secundária (Hall & Swaine 1980, Hopkins & Grahlan 1983, 1987; Young *et al.* 1987, Butler & Chazdon 1998).

Nas florestas tropicais o banco de sementes está envolvido em, pelo menos, quatro processos nos níveis de população e de comunidade; o estabelecimento de populações, a manutenção da diversidade de espécies, o estabelecimento de grupos ecológicos e a restauração da riqueza de espécies durante a regeneração da floresta após distúrbios naturais ou antrópicos (Harper 1977, Solbrig 1980, Uhl *et al.* 1988, Garwood 1989).

Segundo Whitmore (1988), o banco de sementes do solo das florestas tropicais abriga, basicamente, sementes de espécies pioneiras e secundárias iniciais. Estas espécies permanecem aptas a germinar por muito tempo, em resposta à alteração da floresta (Bazzaz & Pickett 1980). As espécies não pioneiras, em geral, germinam logo após dispersadas e vão compor o banco de plântulas, outro componente da regeneração natural (Lopes *et al.* 2006).

Alguns estudos têm demonstrado que o banco de sementes apresenta variação no espaço (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990). Alterações temporais na composição florística da comunidade, variações sazonais na frutificação e nos tipos de síndrome de dispersão, influenciam na abundância de sementes, espécies e formas de vida disponíveis no solo durante o ano e entre anos (Young *et al.* 1987, Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Dalling *et al.* 1997, 1998, Dalling & Denslow 1998).

O conhecimento da distribuição, quantificação e composição populacional do banco de sementes do solo resulta em valiosa ferramenta para o entendimento da evolução das espécies, permitindo que sejam feitas várias inferências sobre o processo de regeneração natural (Martins & Silva 1994, Almeida 2000).

A regeneração a partir do banco de sementes apresenta como principal fator limitante a luz, diante da inexistência de restrições hídricas e nutricionais das florestas tropicais, em especial em Floresta Ombrófila Densa (Chazdon 1988, Poorter *et al.* 2005). Estas condições têm levado a uma visão dicotômica da floresta, na qual dois microhabitats existiriam – as clareiras e o subosque, e uma separação genérica das espécies em tolerantes e intolerantes à sombra (Swaine & Whitmore 1988). As sementes das espécies intolerantes à sombra são geralmente fotoblásticas e germinam apenas quando submetidas à luz vermelha. Para as espécies oportunistas e tolerantes à sombra a qualidade da luz é indiferente, o que possibilita a germinação sob o dossel ou sob luz solar direta (Vázquez-Yanes & Smith 1982, Kageyama & Viana 1991).

Dentro deste contexto, o presente estudo teve como objetivo investigar a dinâmica, a composição e as características das espécies presentes no banco de sementes e testar as

seguintes hipóteses: i) no banco de sementes a riqueza de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra é maior do que a riqueza de espécies tolerantes à sombra, ii) no banco de sementes há um predomínio de indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra, iii) a composição florística do banco de sementes é variável no tempo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Localiza-se no município de Sete Barras, região sul do estado de São Paulo, sobre a vertente atlântica da Serra de Paranapiacaba, no interior do Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB) (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W). Nessa área a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota de 300 m). O presente estudo foi conduzido no interior de uma parcela permanente de 10 ha. Dados adicionais sobre a vegetação, clima e solo estão descritos na Introdução geral.

Delineamento experimental

A parcela permanente consiste em uma área contínua de 320 x 320 m (10,24 ha), subdividida em 256 sub-parcelas de 20 x 20 m (400 m²). Foram sorteadas, dentre as 256, 25 sub-parcelas em que foram efetuadas as coletas de solo (Figura 1).

Para o estudo do banco de sementes foram realizadas duas amostragens de solo por ano, uma no final do verão (março) e a outra no final do inverno (setembro), em 2004 e 2005.

Para definir o local da primeira coleta em cada sub-parcela foram sorteadas coordenadas x e y dentro de cada sub-parcela. As demais coletas foram realizadas adjacentes a coleta inicial.

Em cada período de coleta, foram retiradas, ao acaso, três amostras de solo de cada sub-parcela, totalizando 75 amostras. As amostras foram coletadas com um molde metálico de 0,25 x 0,25 m (0,0625 m²), com 0,05 m de profundidade, desprezando-se a serapilheira, totalizando área de 4,69 m² e volume de 0,23 m³ de solo em cada coleta.

Método

Para verificar a presença de sementes viáveis e quantificar o número de indivíduos no solo foi utilizado o método de incubação (Simpson *et al.* 1989, Heerdt *et al.* 1996).

O solo coletado foi acondicionado em sacos plásticos pretos, devidamente identificados e transportados até a casa de vegetação da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Na casa de vegetação, cada amostra de solo foi revolvida separadamente e colocada em bandeja plástica perfurada. A cada sete bandejas com solo coletado na floresta foi adicionada uma bandeja com areia lavada, totalizando 10 bandejas controle.

O solo incubado foi mantido na casa de vegetação da UNICAMP, que é revestida com plástico transparente, sob condições de alta luminosidade (70% da luminosidade total). Foram aplicadas três irrigações diárias, automatizadas, de modo a manter as condições adequadas à germinação do maior número possível de sementes. Mensalmente, pelo período de seis meses para cada coleta, realizou-se a avaliação da germinação nas bandejas.

A cada três meses de avaliação, todas as plântulas identificadas foram retiradas e o solo revolvido para promover a germinação de sementes que pudessem ter ficado enterradas.

Para confirmar a identificação botânica das plantas germinadas, pelo menos um indivíduo de cada espécie foi transplantado para saco de polietileno e seu desenvolvimento acompanhado até que fosse possível herborizar o material para identificação segura. A classificação do material foi realizada com base no sistema APG II (Souza & Lorenzi 2005).

A identificação e a classificação de todo o material foi realizada mediante consulta a especialistas, material de herbário e literatura especializada. Após a identificação do material, as espécies foram classificadas por forma de vida baseado na divisão de Aubréville (1963), mas adaptada de acordo com as observações de campo, definidas a seguir:

- i) árvore – planta lenhosa, com altura igual ou superior a 3 m.
- ii) arbusto – planta pequena e de base lenhosa, que ramifica abaixo de 0,3m de altura.
- iii) palmeira – planta que apresenta caule do tipo estipe.
- iv) erva – toda a planta herbácea e terrestre, que compõe o estrato herbáceo.
- v) liana – para esta categoria foi utilizada a definição de Kim (1996), para a qual o termo liana refere-se a toda planta de hábito escandente de forma ampla, tanto herbácea quanto lenhosa.
- vi) epífita – nesta categoria foram incluídas apenas as epífitas vasculares verdadeiras (Dislich 1996). São plantas que se estabelecem diretamente sobre

o tronco, galhos ou ramos ou, em casos especiais, diretamente sobre as folhas de outras.

- vii) hemiepífita – planta que se apresenta na condição epifítica durante apenas uma parte do ciclo de vida. As hemiepífitas foram divididas em hemiepífitas primárias e secundárias (Dislich 1996). As hemiepífitas primárias germinam sobre o forófito e lançam raízes nutricionais ao solo, além de raízes de fixação, com o tempo essas plantas tornam-se uma árvore de grande porte. As hemiepífitas secundárias são plantas que germinam no solo e se comportam inicialmente como trepadeiras. À medida que crescem e vão subindo pelo suporte, a parte posterior do caule apodrece e as plantas perdem conexão com o solo.

Em relação a essa divisão, para facilitar a análise dos dados as palmeiras e hemiepífitas primárias foram agrupadas com as árvores. As hemiepífitas secundárias foram agrupadas com as epífitas, no grupo designado genericamente de epífitas.

Todas as espécies também foram classificadas pela síndrome de dispersão das sementes em: espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas, com base em van der Pijl (1982).

O grupo das espécies arbustivas e arbóreas também foram classificadas em grupos ecológicos, segundo as estratégias de regeneração em: i) intolerantes à sombra, equivalente às pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), composto por espécies cujas sementes podem germinar somente em clareiras em que a luz atinge diretamente a superfície do solo pelo menos em parte do dia; ii) tolerantes à sombra, equivalente às não pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), composto por espécies que germinam em condições de sombra no interior

da floresta. A classificação das espécies em pioneiras e não pioneiras foi realizada mediante consulta à literatura (Gandolfi 1991, 2000; Tabarelli & Mantovani 1997, Sztutman & Rodrigues 2002, Oliveira-Filho *et al.* 2004, Alves & Metzger 2006, Bernacci *et al.* 2006). As demais formas de vida não foram classificadas quanto a esta característica devido à inexistência de informações.

Análise dos dados

Os dados obtidos (número de indivíduos por unidade amostral) foram testados quanto à normalidade pelo “Teste de Lilliefors” (Campos 1993) e a homogeneidade de variância pelo “Teste de Bartlett” (Zar 1999). Foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para comparar a densidade de sementes entre as coletas, já que os dados não apresentaram normalidade e homogeneidade de variância, mesmo quando transformados em raiz quadrada e $\log(n+1)$.

A similaridade florística entre as coletas foi avaliada entre as espécie arbustivas e arbóreas e entre as demais formas de vida, pelo índice de Sørensen (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), utilizando-se o pacote FITOPAC (Shepherd 1995).

Avaliou-se a similaridade entre as 25 parcelas para cada coleta pelo método de distância euclidiana simples, utilizando-se os dados densidade das espécies.

Para as espécies com mais de um indivíduo em cada coleta, foi calculada a distribuição espacial pelo índice de Morisita padronizado (I_p) segundo formulário descrito por Krebs (1998). A distribuição, com 95% de confiança, foi considerada agregada quando os valores foram iguais ou acima de 0,5 e uniforme quando os valores foram menores ou iguais a -0,5. Dentro deste limite de valores a distribuição foi considerada aleatória (Krebs 1998).

Para verificar a estrutura temporal do banco de sementes, investigou-se, por meio de dendrogramas, a existência de parcelas que formaram grupos consistentes durante as diferentes coletas. Os dendrogramas foram construídos pelo método de Ward (variância mínima), a partir de matrizes de similaridades calculadas pela distância euclidiana simples, utilizando-se, para tanto, os dados de abundância das espécies presentes nas 25 parcelas em cada coleta. Para esses cálculos foi utilizado o pacote FITOPAC (Shepherd 1995)

A proporção entre as espécies arbustivas e arbóreas tolerantes e intolerantes à sombra foi testada a partir de um teste de χ^2 de aderência, com o nível de significância de 5%.

RESULTADOS

Nas quatro coletas de solo (18,75 m²), germinaram 3.204 sementes, de 93 espécies, resultando em densidade absoluta de $170,9 \pm 42,6$ sem.m⁻². As espécies mais abundantes foram: *Cecropia glaziovii* (56,2 sem.m⁻²), *Begonia cucullata* (25,2 sem.m⁻²), *Celosia grandifolia* (22,3 sem.m⁻²) e *Mikania glomerata* (6,1 sem.m⁻²) (Tabela 1).

Considerando todas as coletas, as árvores foram as mais abundantes (em número de sementes germinadas) com densidade relativa de 49,8%, seguidas das ervas (39,4%), lianas (5,2%), epífitas (4,5%), arbustos (0,7%) e indeterminadas (0,4%). Em relação ao número de espécies as árvores também apresentaram o maior número com 32 espécies, seguidas pelas ervas (29), epífitas (12), lianas (11), arbustos (5) e indeterminadas (4) (Tabela 2).

A coleta de verão de 2005 foi a que apresentou o maior número de sementes, seguida da coleta de inverno de 2004, inverno de 2005 e verão de 2004. O maior número de

espécies foi encontrado na coleta de verão de 2005, seguida pela coleta de inverno de 2005, inverno de 2004 e verão de 2004 (Tabela 3).

Foram encontradas diferenças significativas no número de sementes germinadas entre as coletas do banco de sementes de inverno e verão em 2004 e 2005. Entre as coletas de verão, em março de 2004 e março de 2005, também foram encontradas diferenças significativas, indicando variação no número de sementes germinadas entre anos (Tabela 4).

Os valores de similaridade florística entre coletas, considerando todas as formas de vida, foram menores que 0,5, indicando que a composição florística do banco de sementes foi distinta entre as coletas (Tabela 5). Considerando separadamente, as espécies arbustivas e arbóreas das demais formas de vida, foi observado menores valores de similaridade entre as espécies arbustivas e arbóreas do que entre as demais formas de vida (Tabela 6).

Conseqüentemente, o banco de sementes apresentou grande variação na composição de espécies entre as coletas (Figuras 2-5). Em todas as coletas observamos a existência de dois grupos de parcelas. No entanto, apenas a separação da parcela B7 é constante ao longo do tempo, enquanto as demais variam, formando grupos distintos a cada coleta. A manutenção da parcela B7 como um grupo isolado se deve à presença de *Celosia grandifolia*, formando um banco homogêneo e permanente neste ponto da floresta, diferente do que ocorre no restante da comunidade.

A distribuição espacial agregada (índice de agregação maior que 0,5 calculado pelo índice de Morisita padronizado) foi atribuída a 38 espécies, em pelo menos uma coleta. Destas, 68% possuem síndrome de dispersão zoocórica, 21% anemocórica e 11% autocórica (Tabela 1).

A síndrome de dispersão predominante, considerando o número de sementes germinadas e de espécies foi a zoocórica (57 espécies e 55,5% do total das sementes germinadas), seguida pela a anemocórica (28 espécies e 13,7% do total das sementes germinadas) e a autocórica (8 espécies, mas com 30,8% do total das sementes germinadas) (Figura 6).

Dentre as espécies arbustivas e arbóreas, as que apresentaram os maiores valores de densidade relativa no banco de sementes foram aquelas classificadas como intolerantes à sombra: *Cecropia glaziovii* (56,2%), *Bathysa australis* (4,7%), *Hyeronima alchorneoides* (4,0%) e *Alchornea glandulosa* (3,9%) (Tabela 1).

Analisando-se a composição do banco de sementes sob o aspecto de tolerância à sombra, dentre as espécies arbustivas e arbóreas, o grupo das espécies intolerantes foi o mais abundante, com 97,0% de todas as sementes germinadas no banco, enquanto as espécies tolerantes foram representadas por apenas 3,0% das sementes germinadas (Tabela 1, Figura 7A). Não foram encontradas diferenças significativas entre o número de espécies intolerantes (21 espécies) e tolerantes à sombra (13 espécies) ($\chi^2 = 1,88$; gl = 1; p = 0,170) (Figura 7B).

DISCUSSÃO

A densidade de sementes germinadas registradas nas quatro coletas apresentou valores intermediários, se comparado a outros estudos conduzidos em áreas preservadas em Florestas Ombrófila Densa. Garwood (1989), em estudo de revisão sobre o banco de sementes em florestas tropicais encontrou, em média, menos de 500 sem.m⁻²; Putz &

Appanah (1987), em área de floresta na Malásia, encontraram um banco com 131 sem.m⁻². A densidade do banco de sementes depende de vários fatores: estrutura da floresta, composição de espécies, chuva de sementes, duração da dormência das sementes e, principalmente, do estado de conservação e intensidade de perturbação da área estudada (Garwood 1989, Dalling *et al.* 1997, 1998). As áreas perturbadas apresentam densidades superiores às áreas preservadas, como no estudo realizado por Baider *et al.* 2001, que encontrou 11.000 sem.m⁻² e Souza (2002) que encontrou 1.556 sem.m⁻². A alta densidade encontrada nestes estudos é decorrente do predomínio de espécies herbáceas no banco de sementes, em média 75%, segundo Garwood (1989).

O número de espécies encontrado no presente estudo foi alto. Um dos fatores que elevou o número de espécies foi a inclusão, na análise, de sementes germinadas de todas as formas de vida: apenas 39% das espécies germinadas foram classificadas como de árvores ou arbustos, os 61% restante foi composto pelas demais formas de vida.

A maior densidade de sementes foi observada na coleta de verão de 2005, que foi significativamente maior que a coleta de verão em 2004. Esta diferença foi devida à alta germinação de apenas uma espécie, *Begonia cucullata*, que não foi registrada nas coletas anteriores, mas foi a de maior densidade absoluta na coleta de verão de 2005. O aparecimento de *B. cucullata* em alta densidade em apenas uma coleta deve decorrer da provável reprodução em pulsos desta espécie.

Embora tenha sido constatada sazonalidade no banco de sementes, este padrão sazonal não deve ser decorrente da fenologia, já que Morellato *et al.* (2000), em estudo comparando a fenologia das espécies arbóreas de diferentes trechos da floresta pluvial atlântica no sudeste do Brasil, inclusive em área próxima à Parcela Permanente de Carlos

Botelho, no Parque Estadual de Intervalos (núcleo Saibadela), não verificaram padrão sazonal para a frutificação. A sazonalidade encontrada no banco de sementes provavelmente se deve à predominância de espécies intolerantes à sombra, somada à viabilidade das sementes no banco, que é influenciada por patógenos, predação (Orozco-Segovia *et al.* 1993) e dormência das sementes (Whitmore 1998).

Os valores de similaridade florística entre coletas encontrados foram baixos. Um único grupo se manteve durante as quatro coletas, predominantemente influenciado pela presença de *Celosia grandifolia*, espécie herbácea com síndrome de dispersão autocórica, característica ecológica que pode explicar o seu alto índice de agregação que, por consequência, limita a sua sombra de dispersão. Esta aparente desvantagem em relação às demais espécies amostradas é compensada pela grande produção de sementes viáveis, garantindo a esta espécie maiores oportunidades de estabelecimento em uma eventual clareira na sua área de dispersão.

Estes resultados corroboram a hipótese inicial deste estudo de que a composição florística do banco de sementes é, em grande parte, variável no tempo.

A abundância de espécies arbustivas e arbóreas no banco de sementes foi comparável à de outros estudos com banco de sementes em áreas tropicais conservadas, como o realizado em área de Floresta Estacional Semidecídua por Grambone-Guaratini & Rodrigues (2002) que obtiveram de 64,7-86% de espécies arbustivas e arbóreas; na Costa Rica, Lawton & Putz (1988) obtiveram 77% de espécies arbustivas e arbóreas e, no México, Williams-Linera (1993) encontrou 59,2% de espécies lenhosas. A abundância de sementes de espécies herbáceas foi maior do que a de espécies arbustivas e arbóreas na

coleta de verão de 2005, em virtude da alta densidade de sementes da espécie *Begonia cucullata*.

Foi observado predomínio de espécies zoocóricas no banco de sementes. O predomínio de espécies que dependem de mecanismos bióticos de dispersão é comum em florestas tropicais (Howe & Smallwood 1982). Nestas florestas ocorrem riquezas elevadas de árvores e arbustos pioneiros zoocóricos, como os pertencentes aos gêneros *Cecropia* (Cecropiaceae), *Piper* (Piperaceae), *Solanum* (Solanaceae), *Rapanea* (Myrsinaceae) (Whitmore 1998, Gómez-Pompa *et al.* 1991).

Considerando o número de sementes, dentre as espécies herbáceas houve um predomínio daquelas com dispersão autocórica, em decorrência da presença de duas espécies: *Celosia grandifolia* e *Begonia cucullata*. A espécie *C. grandifolia* foi encontrada com alta abundância em todas as coletas, enquanto a espécie *B. cucullata* foi encontrada com alta abundância apenas nas duas últimas coletas.

Embora a porcentagem, em número de sementes germinadas de espécies autocóricas tenha sido a mesma das espécies anemocóricas, o número de espécies anemocóricas foi mais de três vezes maior, indicando que a estratégia de formação de banco de sementes é mais comum entre espécies autocóricas, que são na sua maioria espécies herbáceas de ciclo de vida curto, do que em anemocóricas.

Os indivíduos oriundos de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra apresentaram dominância no banco de sementes. Desta forma, aceita-se a hipótese deste estudo, de que as espécies arbustivas e arbóreas que formam banco de sementes são predominantemente intolerantes à sombra. Este resultado tem sido freqüente em estudos com o banco de sementes. Baider *et al.* 1999, estudando o banco de sementes de um trecho

de Floresta Ombrófila Densa Montana madura, verificaram que 98% dos indivíduos amostrados no banco eram de espécies pioneiras. Por outro lado, merece destaque o fato de que o desequilíbrio entre esses grupos é muito maior quando se compara o número de indivíduos (mais de 30 vezes maior para intolerantes em relação às tolerantes) do que se comparando o número de espécies (menos de duas vezes maior).

As espécies intolerantes à sombra geralmente apresentam sementes pequenas e de baixa biomassa (Ressel *et al.* 2004). Vários autores já relacionaram estas características com a formação de banco de sementes (Harper 1977, Baider *et al.* 1999, Baider *et al.* 2001). Entre as vantagens adaptativas, comumente conferidas a essa característica, estão: menor pressão de predação, menor vulnerabilidade ao ataque de fungos e maior facilidade de incorporação ao estoque do solo (Orozco-Segovia *et al.* 1993).

Outra relação importante tem sido encontrada entre o peso das sementes e características cotiledonares de posição, textura e exposição, que, segundo Ressel *et al.* (2004), podem ser correlacionados com os grupos sucessionais. As espécies de estágios sucessionais iniciais investem em produzir grande quantidade de sementes leves, com peso inferior a 0,1g, ou seja, com pouca ou nenhuma capacidade de armazenamento, de modo que estas espécies geralmente possuem cotilédones expostos e fotossintetizantes, que rapidamente assumem a função de nutrir a plântula em desenvolvimento, sendo uma das causas destas espécies serem predominantemente intolerantes à sombra. Por outro lado, as espécies de estágios finais de sucessão apresentam sementes mais pesadas ($\geq 1,5g$) e investem em poucas sementes, porém ricas em reservas nutritivas, o que confere reservas suficientes e certa independência em relação à luminosidade, para o estabelecimento de plântulas (Whitmore 1998).

A dormência das sementes também parece estar correlacionada com o estágio sucessional das espécies, pois é mais comum nas sementes das espécies pioneiras do que nas espécies pertencentes aos estádios finais de sucessão (Whitmore 1998, Bazzaz & Pikett 1980). A dormência possibilita a viabilidade das sementes enterradas no solo por longo período. Entre as espécies pioneiras, a duração da dormência das sementes presentes no solo varia bastante. Experimentos nos quais foi estimada a sobrevivência de sementes mostraram que 100% das sementes de algumas espécies pioneiras podem permanecer viáveis no solo sem germinar pelo período de dois anos, sendo que nestes casos o sucesso reprodutivo da espécie pode aumentar em até 2.000% (Murray 1986). Já outras espécies apresentam marcada redução na germinabilidade depois de um ano (Hopkins & Graham 1987) ou em um período menor, como observado neste estudo, no qual a composição florística variou no tempo entre coletas.

Espécies de hábito arbóreo, consideradas pioneiras ou intolerantes à sombra, como *Cecropia glaziovii*, *Bathysa australis* e as grandes pioneiras, como *Alchornea triplinervia*, *Alchornea glandulosa*, *Hyeronima alchorneoides*, encontradas no local deste estudo, são comuns em bancos de sementes (Baider *et al.* 1999). Em um número elevado de estudos em florestas tropicais, espécies arbóreas têm sido encontradas, em especial pioneiras e grandes pioneiras (Guevara & Gómez-Pompa 1972, Hall & Swaine 1980, Enright 1985, Lawton & Putz 1988, Hopkins *et al.* 1990, Baider *et al.* 1999), representando entre 18% e 98% do total de espécies encontradas no banco.

A partir deste estudo foi possível constatar que a composição do banco em uma mesma comunidade varia entre estações do ano e entre anos, mantendo-se a predominância de espécies intolerantes à sombra. Considerando-se a Floresta Ombrófila Densa

Submontana como uma formação predominantemente perenifólia, conclui-se que parte da diversidade da regeneração de espécies desta formação depende de um contínuo processo de formação e colonização de clareiras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, D.S. 2000. Recuperação ambiental da mata atlântica. Editus, Ilhéus.
- ALVES, L.F., METZGER, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6:1-26.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1990. Seed bank and seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.
- ARAÚJO, M.M., OLIVEIRA, F.A., VIEIRA, I.C.G., BARROS, P.L.C. & LIMA, C.A.T. 2001. Densidade e composição florística do banco de sementes do solo de florestas sucessionais na região do Baixo Rio Guamá, Amazônia Oriental. *Scientia Forestalis* 59:115-130.
- AUBREVILLE, A. 1963. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires in milieu tropicale. *Ibidem* 3:221-226.
- BAIDER, C., TABARELLI, M., MANTOVANI, W. 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59:319-328.
- BAIDER, C., TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 2001. The soil seed bank during atlantic forest regeneration in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 61:35-44.

- BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review on Ecology and Sistematics* 11:287-310.
- BERNACCI, L.C., FRANCO, G.A.D.C., ARBOCZ, C.F., CATHARINO, E.L.M., DURIGAN, G., METZGER, J.P. 2006. O efeito da fragmentação florestal na composição e riqueza de árvores na região da reserva do Morro Grande (Planalto de Ibiúna, SP). No prelo. *Revista do Instituto Florestal* 18:123-168.
- BUTLER, B.J. & CHAZDON, R.L. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30:214-222.
- CAMPOS, H. 1993. Estatística experimental não-paramétrica. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.
- CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importante to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research* 18:1-63.
- DALLING, J.W. & DENSLOW, J.S. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science* 9:669-678.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D & GARWOOD, N.C. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13:659-680.
- DALLING, J.W. SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79:564-578.
- DISLICH, R. 1996. Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da reserva da Cidade Universitária “Armando Salles de Oliveira”, São Paulo, SP.

- Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ENRIGHT, N. 1985. Evidence of a soil seed bank under rain forest in New Guinea. Melbourne. *Australian Journal Ecology* 10:67-71.
- FENNER, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London.
- GANDOLFI, S. 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do aeroporto internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GARWOOD, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. *In Ecology soil seed banks* (M.A. Leck, T. Parker & R.S. Simpson, eds.). Academic Press, San Diego, p.148-209
- GÓMEZ-POMPA, A. & WHITMORE, T.C. & HADLEY, M. 1991. Tropical rain forest: regeneration and management. Blackwell, New York.
- GROMBONE-GUARATINI, M.T. & RODRIGUES, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18:759-774.
- GUEVARA, S.S., GÓMEZ-POMPA, A. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. *Journal of Arnold Arboretum* 53:312-335.
- HALL, J.B. & SWAINE, M.D. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12:256-263.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.

- HEERDT, G.N.J., VERWEIJ, G.L., BAKKER, R.M., BAKKER, J.P. 1996. An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10:144-151.
- HOPKINS, M.S. & GRAHAN, A.W. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15:90-99.
- HOPKINS, M.S. & GRAHAM, A.W. 1987. The viability of seeds of rainforest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 12:97-108.
- HOPKINS, M.S., TRACEY, J.G. & GRAHAM, A.W. 1990. The size and composition of soil seed banks in remnant patches of three structural rainforest types in North Queensland, Australia. Melbourne. *Australian Journal Ecology* 15:43-50.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- KAGEYAMA, P.Y. & VIANA, V.M. 1991. Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais. *In* Simpósio Brasileiro sobre Tecnologia de Sementes, 2, Atibaia. Anais, Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, p.197-215.
- KIM, A.C. 1996. Lianas da Mata Atlântica do estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- KREBS, C.J. 1998. Ecological methodology. Addison Welsey Longman, Menlo Park.
- LAWTON, R.O. & PUTZ, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69:764-777.

- LOPES, P.L., SOUZA, V.C, ANDRADE, L.A., DORNELAS, G.V. & BRUNO, R.L.A. 2006. Estudo do banco de sementes em povoamentos florestais puros e em uma capoeira de Floresta Ombrófila Aberta, no município de Areia, PB, Brasil. *Acta botanica brasílica* 20:105-113.
- MARTINS, C.C. & SILVA, W.R. 1994. Estudos de bancos de sementes do solo. *Informativo Abrates* 4:49-56.
- MORELLATO, P.C.L., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.C., ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. Aims and methods in vegetation ecology. New York, John Wiley and Sons.
- MURRAY, K.G. 1986. Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. *In* Frugivores and seed dispersal (A. Estrada & T.H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, p.187-198.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CARVALHO, A.C., VILELA, E.A., CURI, N. & FONTES, A.L. 2004. Diversity and structure of the tree community of a fragment of tropical secondary forest of the Brazilian Atlantic Florest domain 15 and 40 years after logging. *Revista Brasileira de Botânica* 27:685-701.
- OROZCO-SEGOVIA, A., SANCHEZ-CORONADO, M.E. & VÁZQUEZ-YANES, C. 1993. Light environment and phytochrome – controlled germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7:585-590.

- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F.J. & WÖLL, H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256-267.
- PUTZ, F.E. & APPANAH, S. 1987. Buried seeds, newly dispersed seed, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19:326-333.
- RESSEL, K., GUILHERME, R.A.G., SCHIAVINI, I. & OLIVEIRA, P.E. 2004. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica* 27:311-323.
- SHEPHERD, G.J. 1995. FITOPAC 1. Manual do usuário. Departamento de Botânica. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SIMPSON, R.L., LECK, M.A., PARKER, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. *In Ecology of soil seed banks* (M.A. Leck, V.T. Parker, R.L. Simpson, eds.). Academic Press, San Diego, p.3-7.
- SOLBRIG, O.T. 1980. Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley.
- SOUZA, S.C.P.M. 2002. Análise de alguns aspectos de dinâmica florestal em uma área degradada no interior do Parque Estadual do Jurupará, Ibiúna, São Paulo. Dissertação de mestrado, Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.
- SOUZA, V.C., LORENZI, H. 2005. Botânica sistemática: Guia ilustrado para a identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Instituto Plantarum, Nova Odessa.

- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio* 75:81-86.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R.R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera Açú, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25:161-176.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20:57-66.
- UHL, C., CLARK, K & MARQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & SMITH, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* 92:477-485.
- VELOSO, H.P. & GOES-FILHO, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica ecológica da vegetação neotropical. Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL, série vegetação, Salvador, p.1-80.
- WHITMORE, T.C. 1988. Forest dynamics and questions of scale. *In* Rain forest Regeneration and Management (M.E. Hadley, ed.), Int. Union of Biology Science, Paris, p.13-17.
- WHITMORE, T.C. 1998. An introduction to tropical rain forests. Oxford: University Press Inc., New York.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1993. Soil seed banks in four low mountain forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9:321-337.

YOUNG, K.R, EWEL, J.J., BROWN, B.J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.

ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Tabela 1. Lista das espécies germinadas no banco de sementes de Carlos Botelho com a densidade absoluta (sem.m⁻²), índice de agregação por coleta, forma de vida, síndrome de dispersão e tolerância a sombra. DA=densidade absoluta, FV=forma de vida, I_p=índice de agregação de Morisita, SD=síndrome de dispersão, TS=tolerância à sombra, A=árvore, E=epífita, H=erva, I=intolerante à sombra, L=liana, M=hemiepífita primária, N=indeterminada, P=palmeira, S=arbusto, Z=zoocórica, T=tolerante à sombra, U=autocórica, W=anemocórica.

Famílias	Coletas	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I _p	I _p	I _p	I _p
	Espécies				1	2	3	4	Total	1	2	3	4
Acanthaceae	<i>Aphelandra ornata</i> (Ness) T. Anderson	H	U	-	2,8	0,9	3,6	1,5	2,2	0,58	-0,07	0,66	0,51
Amaranthaceae	<i>Celosia grandifolia</i> Moq.	H	U	-	23,0	22,4	24,7	19,2	22,3	0,54	0,55	0,61	0,55
Annonaceae	<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	A	Z	T	0,4	0,9	0,0	0,0	0,3	0,61	-	-	-
Araceae	<i>Monstera adansonii</i> Schott	E	Z	-	0,0	0,4	0,0	0,6	0,3	-	1,00	-	-0,05
	<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadrusz & Mayo	E	Z	-	0,0	0,0	0,6	0,0	0,2	-	-	-0,02	-
	<i>Philodendron</i> sp.	E	Z	-	0,0	0,0	0,9	0,0	0,2	-	-	0,52	-
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	E	Z	-	0,0	0,0	0,0	0,4	0,1	-	-	-	1,00
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	P	Z	T	0,0	4,9	0,0	0,6	1,4	-	0,50	-	-0,05
	<i>Geonoma elegans</i> Mart.	P	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Baccharis cf trinervis</i> Pers.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	S	W	I	0,4	0,6	0,2	0,0	0,3	-0,02	-0,05	-	-
	<i>Baccharis</i> sp.2	N	W	-	1,7	0,2	0,0	0,0	0,5	-0,16	-	-	-
	<i>Baccharis</i> sp.3	N	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	H	W	-	0,4	0,0	0,0	0,0	0,1	-0,02	-	-	-
	<i>Conysa bonariensis</i> (L.) Cronquist	H	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Erechtites</i> sp.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
	<i>Eupatorium laevigatum</i> Lam.	H	W	-	1,5	0,0	0,0	0,0	0,4	-0,35	-	-	-
	<i>Mikania glomerata</i> Spreng.	L	W	-	3,0	7,5	11,9	2,1	6,1	-0,19	0,52	0,51	0,51
	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera	H	W	-	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Vernonia polyanthes</i> Less	A	W	I	0,6	0,0	0,0	0,6	0,3	0,59	-	-	-0,05
	<i>Vernonia scorpioides</i> (Lam.) Pers.	H	W	-	0,2	1,3	1,3	0,0	0,7	-	0,56	0,56	-
	<i>Vernonia</i> sp.1	N	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Begoniaceae	<i>Begonia cucullata</i> Willd.	H	U	-	0,0	0,0	79,1	21,5	25,2	-	-	0,51	0,51
	<i>Begonia fischeri</i> Schrank	H	U	-	0,2	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Begonia radicans</i> Vell.	L	U	-	0,0	0,0	1,9	0,4	0,6	-	-	0,53	-0,02
Boraginaceae	<i>Cordia sylvestris</i> Fresenius	A	Z	I	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	0,59
Bromeliaceae	<i>Canistropsis bilbergioides</i> (Schult. f.) Leme	E	W	-	0,0	0,4	0,4	0,0	0,2	-	-0,02	-0,02	-

Tabela 1 - continuação

Famílias	Coletas	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I _p	I _p	I _p	I _p
	Espécies				1	2	3	4	Total	1	2	3	4
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	A	Z	I	0,0	0,6	0,6	0,0	0,3	-	0,59	1,00	-
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	A	W	I	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	E	Z	-	0,2	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Convolvulaceae	<i>Ipomoea grandiflora</i> (L.f.) Lam.	L	W	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Costaceae	<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	H	Z	-	0,2	0,6	0,6	0,0	0,4	-	-0,05	-0,05	-
Cucurbitaceae	<i>Sicyos polyacanthus</i> Cogn.	L	Z	-	0,2	0,6	0,0	0,0	0,2	-	-0,05	-	-
Cyperaceae	<i>Cyperus luzulae</i> (L.) Rottb. ex Retz.	H	W	-	0,0	0,0	4,9	6,0	2,7	-	-	0,84	0,64
	<i>Pleurostachys stricta</i> Kunth	H	W	-	0,0	0,0	1,3	0,0	0,3	-	-	-0,11	-
	<i>Pleurostachys urvillei</i> Brong.	H	Z	-	0,0	0,0	4,9	2,8	1,9	-	-	0,80	0,60
Dilleneaceae	<i>Davilla</i> sp.	L	Z	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	A	Z	I	0,2	15,4	0,0	0,2	3,9	-	0,51	-	-
	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	A	Z	I	5,5	0,0	0,2	0,4	1,5	0,50	-	-	-0,02
	<i>Croton macrobothrys</i> Baill.	A	Z	I	1,7	0,0	1,3	0,9	1,0	0,75	-	0,60	0,52
	<i>Dalechampia brevipes</i> Müll. Arg.	L	Z	-	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax	A	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	A	Z	I	3,0	0,0	1,9	3,0	2,0	-0,05	-	0,53	-0,44
Fabaceae-Cercideae	<i>Bauhinia microstachya</i> (Raddi) J.F. Macbr	L	U	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Gesneriaceae	<i>Nematanthus striatus</i> (Handro) Chautems	E	Z	-	0,2	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Iridaceae	<i>Trimezia martinicensis</i> (Jacq.) Herb.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
Juncaceae	<i>Juncus microcephalus</i> Kunth	H	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Loganiaceae	<i>Spigelia beyrichiana</i> Cham & Schltdl.	H	Z	-	0,0	0,0	0,9	1,3	0,5	-	-	0,52	0,53
Marantaceae	<i>Calathea communis</i> Wand.& S. Vieira	H	Z	-	3,6	2,1	2,8	0,9	2,3	0,52	0,51	0,63	0,52
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia polyantha</i> Delpino	E	Z	-	0,4	0,0	0,0	4,9	1,3	1,00	-	-	-0,47
Melastomataceae	<i>Clidemia blepharodes</i> DC.	E	Z	-	0,2	0,0	0,6	0,0	0,2	-	-	-0,05	-
	<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	E	Z	-	0,0	10,2	4,3	5,1	4,9	-	0,51	-0,08	0,52
	<i>Miconia cinnamomiifolia</i> (Jacq.) Triana	A	Z	I	0,0	1,9	0,0	0,2	0,5	-	0,51	-	-
	<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	A	W	I	0,0	10,7	1,7	2,3	3,7	-	0,52	-0,16	-0,23
Menispermaceae	<i>Cissampelos andromorpha</i> DC.	L	Z	-	0,2	0,0	1,1	2,1	0,9	-	-	-0,09	-0,48
Moraceae	<i>Dorstenia hirta</i> Desv.	H	Z	-	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Myrsinaceae	<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	A	Z	I	0,2	2,8	1,5	1,5	1,5	-	-0,52	0,54	-0,14
Myrtaceae	<i>Eugenia mosenii</i> (Kasusel) Sobral	A	Z	T	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	-	-0,02	-	-
	<i>Eugenia pruinosa</i> D. Legrand	A	Z	T	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
	<i>Eugenia riedeliana</i> O. Berg.	A	Z	T	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-

Tabela 1 - continuação

Famílias	Coletas	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I _p	I _p	I _p	I _p
	Espécies				1	2	3	4	Total	1	2	3	4
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	A	Z	T	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Olacaceae	<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill.) Sleumer	A	Z	T	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Orchidaceae	Morfo sp1	E	W	-	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	-	-0,02	-	-
Passifloraceae	<i>Passiflora edulis</i> Sims	L	Z	-	0,2	1,3	0,2	0,0	0,4	-	0,53	-	-
	<i>Passiflora organensis</i> Gardner	L	Z	-	0,0	0,0	0,4	0,2	0,2	-	-	-0,02	-
Phyllanthaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	A	Z	I	1,1	2,6	7,9	4,7	4,1	-0,09	0,51	0,51	0,50
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.	S	Z	-	0,9	0,9	1,1	0,9	0,9	0,52	-0,07	0,50	-0,07
	<i>Piper</i> sp.1	H	Z	-	0,0	1,3	1,3	0,9	0,9	-	-0,11	-0,11	-0,07
	<i>Piper</i> sp.2	H	Z	-	1,7	3,4	3,0	2,8	2,7	0,60	0,52	0,52	0,62
	<i>Pothomorphe umbellata</i> (L.) Miq.	H	Z	-	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Poaceae	<i>Chusquea oligophylla</i> Rupr.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
	<i>Setaria gracilis</i> Kunt	H	W	-	0,0	0,0	0,4	0,0	0,1	-	-	-0,02	-
Rubiaceae	<i>Alseis floribunda</i> Schott	A	W	I	0,0	0,0	0,6	0,0	0,2	-	-	0,52	-
	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil) Benth. & Hook. f.	A	W	I	0,4	16,0	0,2	2,3	4,7	-0,02	0,63	-	0,54
	<i>Coccocypselum krauseanum</i> Standl.	H	Z	-	0,2	0,0	0,2	0,4	0,2	-	-	-	-0,02
	<i>Manettia paraguariensis</i> Chodat	L	Z	-	0,0	0,4	0,2	0,6	0,3	-	-0,02	-	-0,05
	<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	S	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	S	Z	T	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	A	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,2	0,1	-	-	-	-
Salicaceae	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	A	Z	I	0,0	0,9	0,0	0,6	0,4	-	-0,07	-	0,59
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	A	Z	I	0,6	0,4	1,7	0,6	0,9	-0,05	-0,02	0,60	0,59
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	A	Z	T	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	-	-0,02	-	-
Schlegeliaceae	<i>Schlegelia ramizii</i> Sandwith	E	Z	-	0,0	0,2	0,6	0,0	0,2	-	-	-0,05	-
Solanaceae	<i>Brunfelsia pauciflora</i> (Cham. & Schltld.) Benth.	S	Z	-	3,4	0,0	0,2	0,2	1,0	-0,51	-	-	-
	<i>Cestrum cf intermedium</i> Sendtn.	A	Z	I	0,4	0,0	1,9	0,6	0,7	-0,02	-	-0,18	0,59
	<i>Cyphomandra divaricata</i> (Mart.) Sendtn.	A	Z	I	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Solanum</i> sp.	N	Z	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
	<i>Solanum swartzianum</i> Roem. & Schult.	A	Z	I	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
	<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	H	Z	-	0,6	0,0	0,2	1,5	0,6	-0,05	-	-	0,56
Thyphaceae	<i>Typha</i> sp.	H	Z	-	0,0	0,0	0,0	3,4	0,9	-	-	-	-0,51
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathl.	A	Z	I	65,7	57,6	50,1	51,4	56,2	0,50	0,50	0,50	0,50
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	M	Z	T	0,2	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Violaceae	<i>Noisettia orchidiflora</i> (Rudge) Gingins	H	Z	-	0,0	3,4	0,9	0,2	1,1	-	0,51	0,52	-

Tabela 2. Porcentagem de sementes e número de espécies em cada coleta e porcentagem de sementes germinadas e número de espécies total por forma de vida no banco de sementes do Parque Estadual de Carlos Botelho. esp = número de espécies.

Coletas	2004				2005				Total	
	Verão		Inverno		Verão		Inverno			
	sem (%)	esp	sem (%)	esp	sem (%)	esp	sem (%)	esp	sem (%)	esp
Árvores	63,7	13	66,0	15	31,4	18	47,1	21	49,8	32
Arbustos	3,1	3	0,4	3	0,2	4	0,1	3	0,7	5
Ervas	28	11	21,1	12	58	18	41,8	17	39,4	29
Lianas	3,1	5	5,6	4	7,0	7	3,9	7	5,2	11
Epífitas	0,7	3	6,8	6	3,1	6	7,1	4	4,5	12
Indeterminadas	1,4	1	0,1	1	0,3	3	0,0	0	0,4	4
Total	36		41		56		52		93	

Tabela 3. Número de sementes, número de espécies e densidade absoluta das sementes germinadas em cada coleta do banco de sementes do Parque Estadual de Carlos Botelho.

	2004		2005	
	Verão	Inverno	Verão	Inverno
Número de sementes	590	823	1064	727
Número de espécies	36	41	56	52
Densidade absoluta (sem.m ⁻²)	125,87	175,57	226,99	155,09

Tabela 4. Valores de (p) encontrados com o teste de Kruskal-Wallis para o número total de sementes germinadas em cada coleta no banco de sementes no Parque Estadual de Carlos Botelho. (ns – não significativo)

		2004		2005	
		Verão	Inverno	Verão	Inverno
2004	Verão		0,0030	0,0000	0,0372
2004	Inverno			0,0456	0,3110 (ns)
2005	Verão				0,0027

Tabela 5. Similaridade florística de Sørensen para todas as formas de vida calculado entre as coletas do banco de sementes do Parque Estadual de Carlos Botelho.

		2004		2005	
		Verão	Inverno	Verão	Inverno
2004	Verão		0,36	0,40	0,33
2004	Inverno			0,32	0,28
2005	Verão				0,49

Tabela 5. Similaridade florística de Sørensen entre o grupo das espécies arbustivas e arbóreas (A) e entre as demais formas de vida (D) calculado entre as coletas do banco de sementes do Parque Estadual de Carlos Botelho.

		2004		2005			
		Verão		Inverno		Verão	
						Inverno	
		A	D	A	D	A	D
2004	Verão	0,25	0,55	0,32	0,49	0,28	0,40
2004	Inverno			0,21	0,51	0,24	0,42
2005	Verão					0,33	0,59

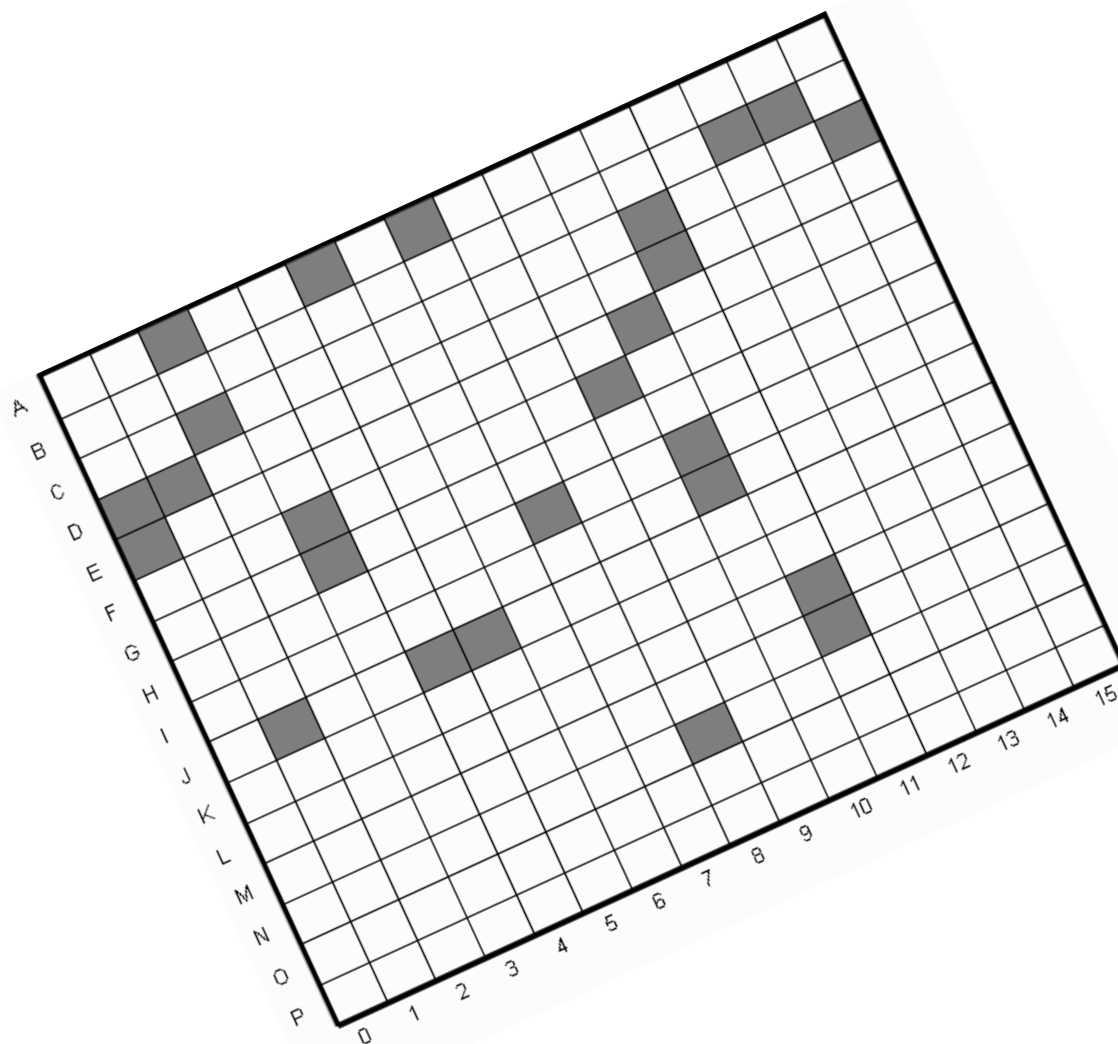


Figura 1. Esquema da grade de sub-parcelas da parcela permanente do Parque Estadual de Carlos Botelho, São Paulo. Em destaque as sub-parcelas sorteadas.

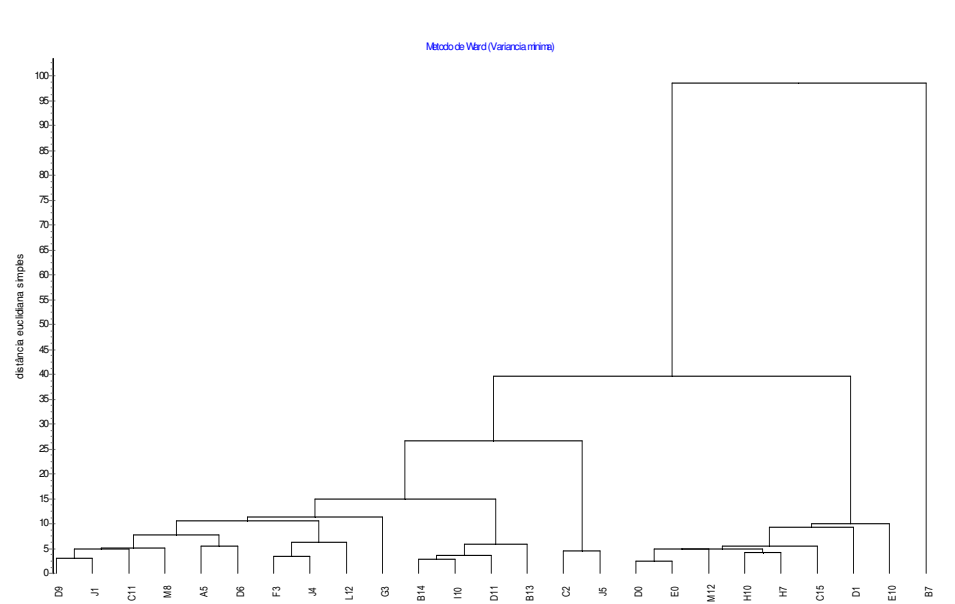


Figura 2. Dendrograma construído pelo método de Ward sobre a matriz de distância euclidiana entre as parcelas onde foram realizadas as coletas de solo no verão de 2004, no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, SP.

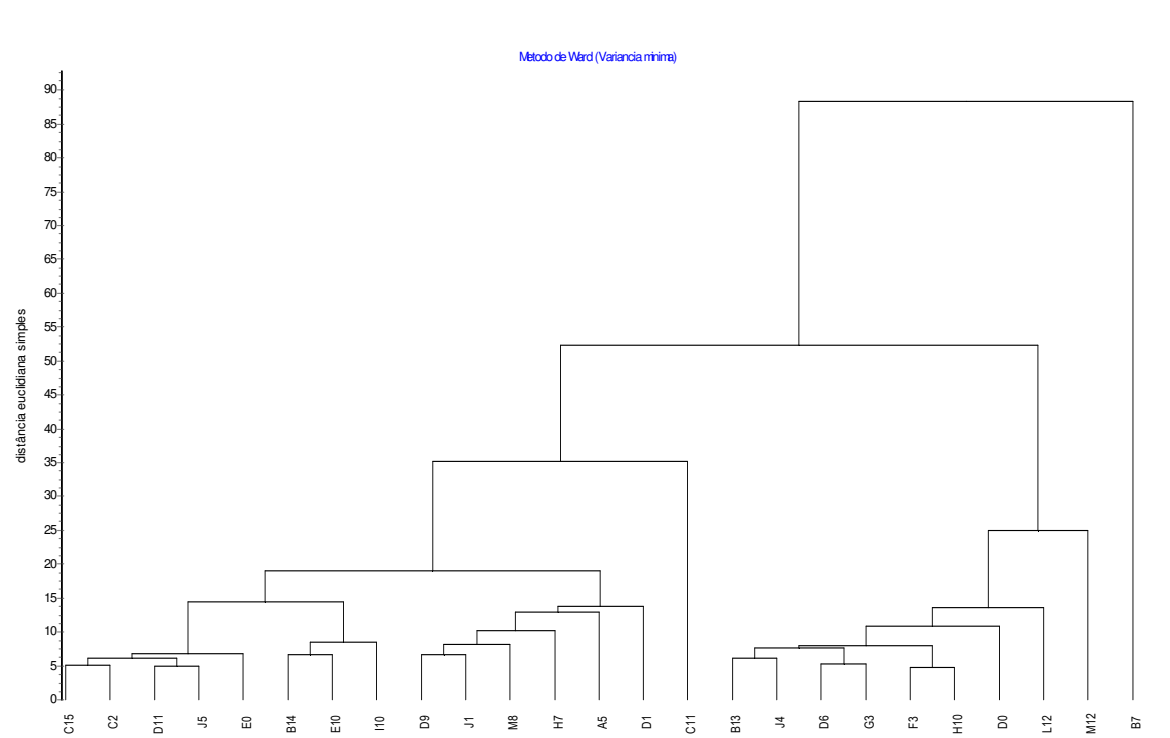


Figura 3. Dendrograma construído pelo método de Ward sobre a matriz de distância euclidiana entre as parcelas onde foram realizadas as coletas de solo no verão de 2005, no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, SP.

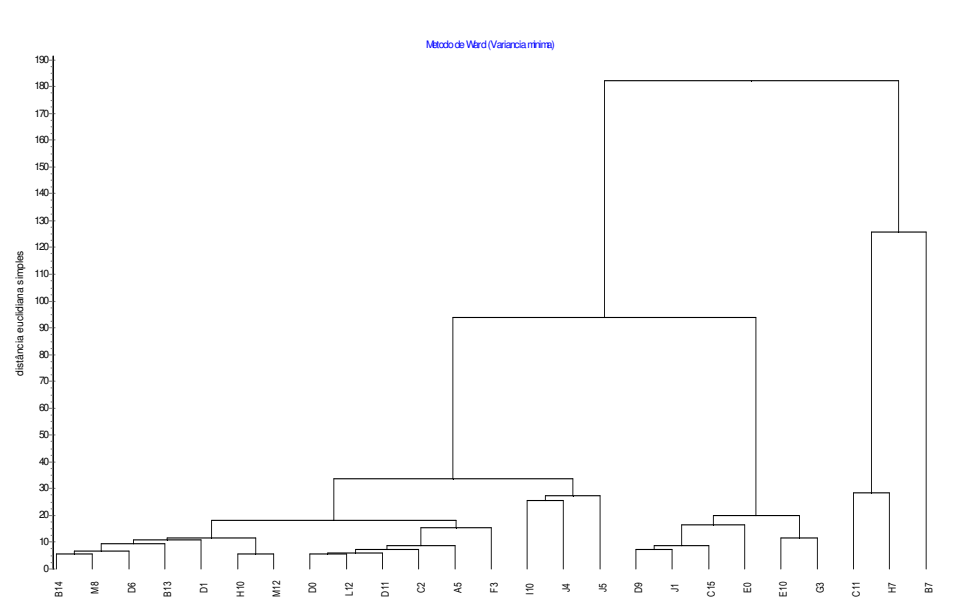


Figura 4. Dendrograma construído pelo método de Ward sobre a matriz de distância euclidiana entre as parcelas onde foram realizadas as coletas de solo no inverno de 2004, no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, SP.

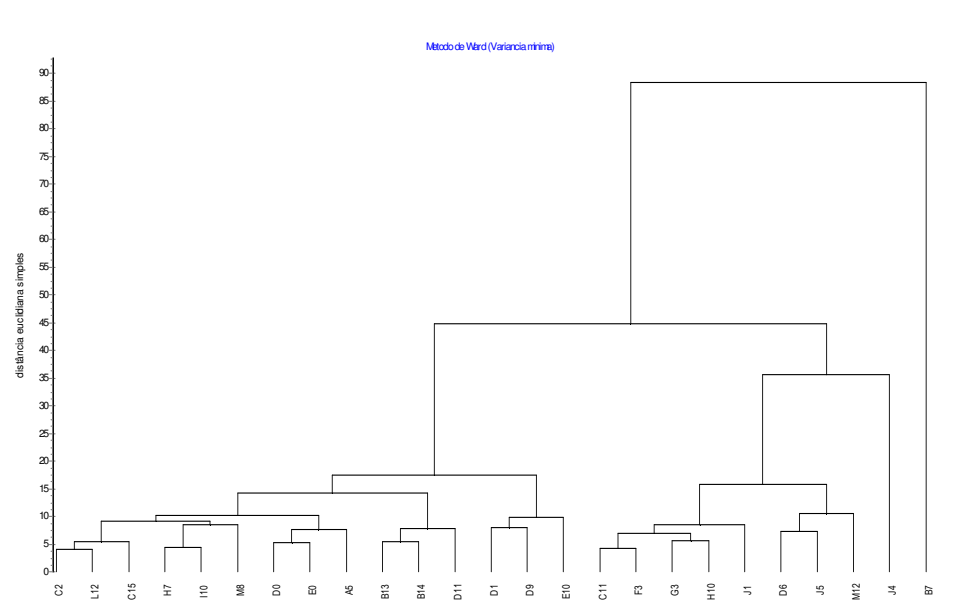


Figura 5. Dendrograma construído pelo método de Ward sobre a matriz de distância euclidiana entre as parcelas onde foram realizadas as coletas de solo no inverno de 2005, no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, SP.

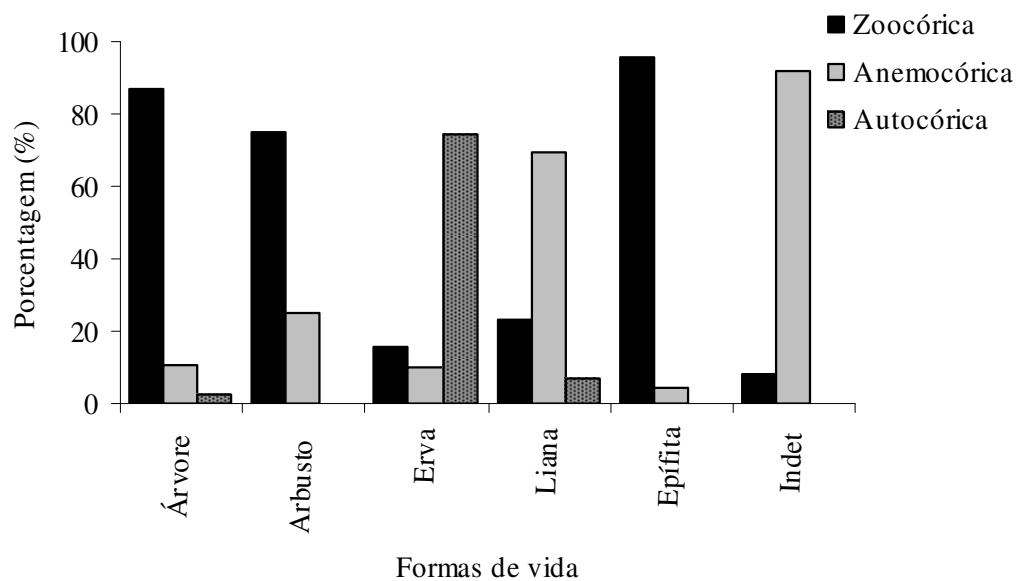


Figura 6. Porcentagem do número de indivíduos por mecanismo de dispersão para cada forma de vida encontrada no banco de sementes do Parque Estadual de Carlos Botelho.

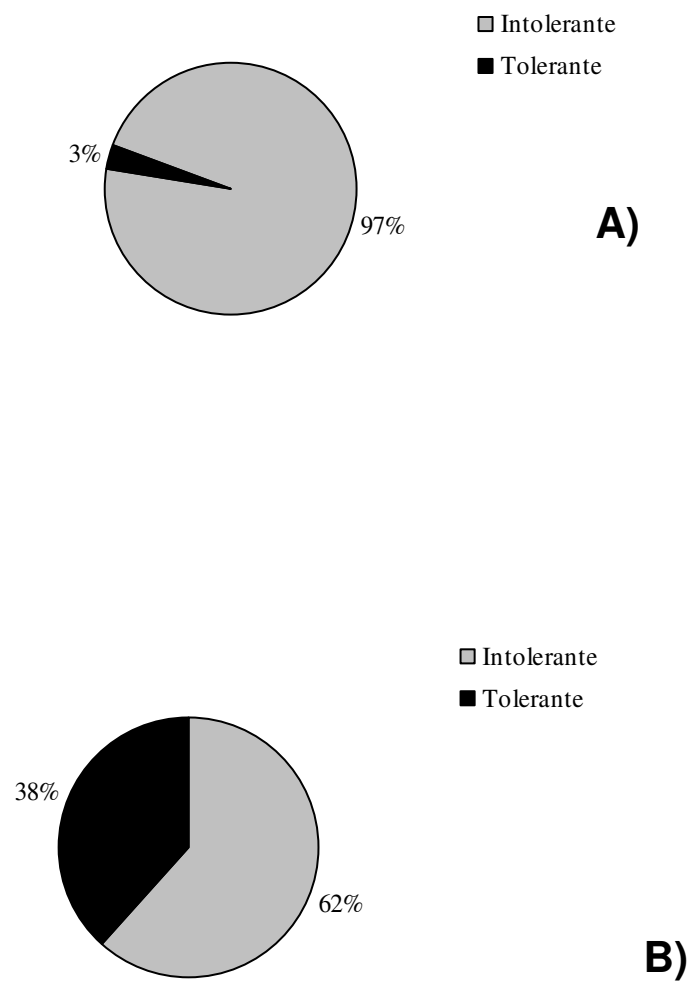


Figura 7. Porcentagem de número de sementes de espécies arbustivas e arbóreas separadas por tolerância à sombra (A) e de número de espécies arbustivas e arbóreas separadas por tolerância à sombra (B) no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo.

CAPÍTULO 2

ESTRUTURA POPULACIONAL DE DOZE ESPÉCIES ARBÓREAS DE DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM TRECHO DE FLORESTA OMBRÓFILA DENSA SUBMONTANA

RESUMO

O estabelecimento e o desenvolvimento das espécies arbóreas tropicais são limitados pela interação de fatores bióticos e abióticos, destacando-se a luminosidade. O presente estudo teve como objetivo caracterizar a estrutura populacional de 12 espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos, classificadas de acordo com a tolerância à sombra, visando testar a hipótese de que existe relação entre a estrutura de tamanhos e a tolerância à sombra. A área de estudo localiza-se no Parque Estadual de Carlos Botelho (24°00'a 24°15'S, 47°45'a 48°10'W), município de Sete Barras, São Paulo no interior de uma parcela permanente de 10,24 ha, subdividida em 256 sub-parcelas de 20 x 20 m. As espécies selecionadas foram i) três colonizadoras de bordas e clareiras: *Alseis floribunda*, *Bathysa australis*, *Rapanea hermogenesii*; ii) seis típicas de subosque: *Guapira opposita*, *Eugenia cuprea*, *Handroanthus serratifolius*, *Garcinia gardneriana*, *Inga marginata*, *Rudgea jasminoides* e iii) três típicas de dossel: *Tetrastylidium grandifolium*, *Quina glaziovii*, *Chrysophyllum viride*. Das 256 sub-parcelas foram sorteadas 25, onde todos os indivíduos das espécies escolhidas, com altura ≥ 3 cm, foram etiquetados e tiveram registrados a altura e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS). Para cada espécie analisou-se a distribuição dos indivíduos em classes de DAS e altura, e calculou-se o coeficiente de Gini (G). Foram amostrados 5.663 indivíduos, dos quais 78% apresentaram altura inferior a 1,30 m e 90% apresentaram DAS inferior a 4,8 cm. Mais de 60% de todos os indivíduos concentraram-se na classe de menor tamanho. Todas as espécies apresentaram estruturas de tamanho com baixa equabilidade de tamanhos - alta hierarquia (Coeficiente de Gini superior a 0,49). Somente as espécies *E. cuprea*, *G. opposita*, *G. gardneriana*, *H. serratifolius*, *Q. glaziovii* e

R. jasminoides apresentaram, para as alturas, um bom ajuste ao modelo exponencial negativo ($P > 0,05$), estrutura esperada para espécies típicas de subosque. A estrutura de tamanho das demais espécies não esteve de acordo com os modelos esperados para as espécies de dossel e colonizadoras de bordas e clareiras. Não foi possível estabelecer uma relação direta entre a estrutura de tamanho e tolerância à sombra para as populações estudadas, rejeitando-se a hipótese deste estudo. Os resultados obtidos enfatizam a limitação dos estudos de estrutura de tamanhos como indicadores de grupos ecológicos.

Palavras chave: estrutura de tamanho, grupos ecológicos, tolerância à sombra, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Establishment and development of tropical tree species are limited by the interaction of biotic and abiotic factors, especially light conditions. The main goal of this study was to characterize population structure of 12 tree species belonging to different ecological groups, classified according to shade tolerance, aiming to test the hypothesis of the existence of a relationship between size structure and shade tolerance. The studied area is located in the Carlos Botelho State Park (24°00'to 24°15' S, 47°45'to 48°10' W), Sete Barras municipality, São Paulo state, within a 10.24 ha permanent plot, subdivided into 256 20 x 20 m sub-plots. Selected species were: i) three edge and gap colonizers: *Alseis floribunda*, *Bathysa australis*, *Rapanea hermogenesii*; ii) six that are typical of the understory: *Guapira opposita*, *Eugenia cuprea*, *Handroanthus serratifolius*, *Garcinia*

gardneriana, *Inga marginata*, *Rudgea jasminoides*; iii) three typical of the canopy: *Tetrastylidium grandifolium*, *Quiina glaziovii*, *Chrysophyllum viride*. From 256 sub-plots, 25 were randomly selected, where all individuals from the chosen species (height ≥ 3 cm), were tagged and measured for their height and trunk diameter at ground level (DGL). For each species, the distribution of individuals among DGL and height classes were analyzed and Gini coefficient (G) was calculated. From the 5.410 individuals sampled, 78% were lower than 1.30 m height and 90% showed DGL < 4.8 cm. More than 60% of all individuals were concentrated in the smallest size class. All species presented structure size with low size evenness - high hierarchy (Gini Coefficient was higher than 0.49). Only *E. cuprea*, *G. opposita*, *G. gardneriana*, *Q. glaziovii* and *H. serratifolius* presented, for the height structure, a good fit to the negative exponential model ($P > 0.05$), which is expected in the understory species. The size structure of the remaining species did not match the models expected for canopy species and edge and gap colonizer species. It was not possible to establish a direct relationship between size structure and shade tolerance for the studied populations, thus, rejecting the initial hypothesis of this study. The results emphasize the limitation of size structure studies as indicators of ecological groups.

Key words: population structure, ecological groups, shade-tolerance, Atlantic forest.

INTRODUÇÃO

A estrutura de uma população de plantas resulta da ação de fatores bióticos e abióticos sobre as taxas de crescimento e mortalidade dos seus membros e dos seus

antepassados. Reflete também as oportunidades de recrutamento no passado e o risco de mortalidade a que cada recrutado foi exposto (Hutchings 1997).

Entre os processos bióticos há os de ordem populacional e os de ordem sinecológica. Do ponto de vista populacional, os fatores genéticos e ecológicos 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 (Hutchings 1997, Silvertown & Doust 1993). Do ponto de vista sinecológico, as clareiras naturais que se formam pela queda de árvores liberam recursos antes indisponíveis, promovendo a germinação de muitas sementes e o crescimento de jovens árvores estabelecidas (Swaine *et al.* 1987).

Os processos reguladores do tamanho dos indivíduos de uma população podem ocorrer em conjunto, ou um deles pode ser mais determinante que outros (Hutchings 1997). Patógenos, parasitas e herbívoros podem provocar a morte, principalmente de plantas menores (Swaine *et al.* 1987). No entanto, populações diferentes e indivíduos em microsítios diferentes podem responder de diversos modos a esses fatores (Rabotnov 1985).

A distribuição dos indivíduos de espécies arbóreas em classes de tamanho é freqüentemente utilizada para representar a estrutura de uma floresta (Whitmore 1975, Harper 1977). Todavia, autores como Johnson *et al.* (1994) e Condit *et al.* (1998) apontaram dificuldades de se fazer inferências sobre tendências populacionais através de dados pontuais de distribuição dos indivíduos em classes de tamanho. Entretanto, o formato da curva de distribuição de populações de espécies arbóreas em classes de tamanho também tem sido largamente utilizado para interpretar as características das populações e classificar as espécies em categorias ou grupos ecológicos de tolerância à sombra (Panetta 1979,

Hartshorn 1980). Na estrutura de espécies tolerantes à sombra, é esperado um maior número de jovens em relação aos adultos (Hubbell & Foster 1987), em decorrência da capacidade dos indivíduos jovens sobreviverem por longos períodos no subosque da floresta e beneficiarem-se de eventuais aumentos na intensidade luminosa. Já para as espécies que necessitam de luz nos estádios iniciais, há a expectativa de que a regeneração seja infreqüente, devido à imprevisibilidade de locais adequados para que esta ocorra e, portanto, o número de indivíduos pequenos pode ser muito baixo (Whitmore 1975). Estas diferentes formas de distribuição dos indivíduos em classes de tamanho representariam estratégias ecológicas contrastantes, ou extremos de um gradiente de resposta à luz.

Espécies intolerantes à sombra podem apresentar curvas de distribuição dos indivíduos em classes de tamanho do tipo sigmoidal ou normal (Panetta 1979, Bongers *et al.* 1988, Poorter *et al.* 1996), já que seu recrutamento estaria associado a grandes perturbações (Hubbell 1979, Hubbell & Foster 1987). Espécies de dossel e emergentes geralmente apresentam distribuição dos indivíduos em classes de tamanho variável e flutuante, com algumas classes pouco freqüentes em relação às demais (Gentry & Terborgh 1990, Poorter *et al.* 1996). Já espécies de subosque apresentam distribuição com predominância de indivíduos nas classes menores e poucos nas maiores (Solbrig 1981). Esta forma de distribuição pode ser representada por uma curva do tipo “J invertido”, e estaria associada a tolerância à sombra (Knight 1975).

Nas florestas tropicais a radiação que atinge o solo da floresta em áreas sob dossel contínuo corresponde a somente 1-3% da radiação total incidente sobre o dossel (Chazdon 1988). Nestas circunstâncias, muitas espécies germinam em condições de sombra, onde a luz é o principal fator limitante ao crescimento das plântulas. Espécies tolerantes à sombra

podem germinar, crescer e sobreviver em condições de pouca luminosidade, enquanto espécies intolerantes à sombra necessitam de ambiente iluminado para germinação e/ou estabelecimento das plântulas (Whitmore 1996).

Assim, o estudo de populações de espécies arbóreas pela distribuição dos indivíduos em classes de tamanho pode servir de base para a construção inicial de hipóteses, modelos e predições. Pode, também, oferecer uma contribuição importante para planos de manejo e recuperação.

Dentro deste contexto, este estudo teve como objetivo caracterizar a estrutura populacional de 12 espécies arbóreas, divididas em três grupos ecológicos: três espécies colonizadoras de bordas e clareiras, seis espécies típicas de subosque e três espécies de dossel, ocorrendo em área de Floresta Ombrófila Densa Submontana, visando testar a hipótese de que a distribuição de tamanho dos indivíduos está relacionada à tolerância das espécies à sombra.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área escolhida para o estudo localiza-se no município de Sete Barras, região sul do estado de São Paulo, sobre a vertente atlântica da Serra de Paranapiacaba, no interior do Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB) (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W). Nessa área a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota de 300 m) (Veloza & Góez-Filho 1982). O estudo foi conduzido no interior de uma parcela

permanente de 10 ha. Dados adicionais sobre a vegetação, clima e solo estão descritos na Introdução geral.

Espécies estudadas

Foram selecionadas as seguintes espécies: *Alseis floribunda* Schott. (Rubiaceae), *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) Benth & Hook.f. (Rubiaceae), *Rapanea hermogenesii* Jung-Mend & Bernacci (Myrsinaceae), *Chrysophyllum viride* Mart.& Eichler (Sapotaceae), *Quiina glaziovii* Engl. (Quiinaceae), *Tetrastylidium grandifolium* (Baill.) Sleumer (Olacaceae), *Eugenia cuprea* (O.Berg) Mattos (Myrtaceae), *Garcinia gardneriana* (Planch.&Triana) Zappi (Clusiaceae), *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae), *Inga marginata* Willd (Fabaceae – Mimosoideae), *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll.Arg. (Rubiaceae) e *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S.O. Grose (Bignoniaceae).

As espécies foram selecionadas baseando-se no levantamento fitossociológico realizado na parcela permanente do PECB (Rodrigues 2006). Os critérios utilizados para a escolha das espécies foram abundância, facilidade de identificação em todos os estádios de desenvolvimento e por serem representantes dos seguintes grupos ecológicos, com base na tolerância à sombra: i) colonizadoras de clareiras e/ou bordas, ii) espécies de subosque e iii) espécies de dossel.

Foram consideradas como colonizadoras de clareiras e/ou bordas as espécies intolerantes à sombra, fotoblásticas, geralmente classificadas como pioneiras ou secundárias iniciais. Entre as espécies típicas de subosque estão aquelas tolerantes à sombra, que germinam e completam o seu ciclo de vida no subosque, geralmente classificadas como secundárias tardias. Como espécies típicas de dossel foram enquadradas

as tolerantes à sombra nas fases iniciais do seu desenvolvimento, mas que podem alcançar e compor o dossel florestal ou a condição emergente, geralmente classificadas como secundárias tardias.

A classificação sucessional das espécies foi realizada mediante observações de campo (altura máxima dos adultos, estratégia de regeneração, local preferencial de regeneração) e a consulta a diferentes fontes bibliográficas. No entanto, em alguns casos há discordância entre os diversos autores ou ausência de informações sobre a classificação sucessional da espécie. Nestes casos, as observações de campo prevaleceram na classificação das espécies.

Espécies colonizadoras de clareiras e/ou bordas

Alseis floribunda: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como tarumã (Machado 2005). Presente no estrato superior, é freqüente na borda das matas (Yamamoto 2001). Apresenta frutos com cápsulas deiscentes e dispersão anemocórica e é classificada como secundária inicial (Yamamoto 2001).

Bathysa australis: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como cauassú, fumo-do-diabo ou fumão (Germano-Filho 1999). Floresce durante os meses de dezembro a março e os frutos deiscentes amadurecem quase simultaneamente até maio (Lorenzi 1992), apresentando dispersão anemocórica. As sementes são fotoblásticas, não apresentam dormência e a germinação máxima de 50% ocorre em um período de 7 dias (Souza & Joly 2004). No interior da parcela permanente foram encontrados indivíduos grandes e

reprodutivos em áreas de clareiras e na borda da mata. Está entre as espécies de maior densidade na parcela permanente do PECB (Rodrigues 2006).

Rapanea hermogenesii: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como capororocaçu, capororoca-carvalho, pororoca-do-mato. Apresenta frutos zoocóricos. No interior da parcela permanente foram observados indivíduos predominantemente em áreas de clareiras. Classificada como secundária inicial por Bernacci *et al.* (2006).

Espécies típicas de dossel

Chrysophyllum viride: árvore, perenifólia, conhecida popularmente como aguai, caxeta-amarela. Floresce de outubro a janeiro e apresenta frutificação de agosto a dezembro. Possui dispersão zoocórica (Reitz 1968). No interior da parcela permanente do PECB foram observados indivíduos adultos no dossel.

Quiina glaziovii: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como juvarana, catuteiro-vermelho, quina-do-mato. Floresce de outubro a novembro e frutifica de dezembro a março, apresenta frutos zoocóricos (Reitz 1965). No interior da parcela permanente do PECB, foram observados indivíduos adultos no dossel.

Tetrastylidium grandifolium: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como mandegaú (Hanazaki *et al.* 2006). Frutifica de setembro a fevereiro (observações de campo) e apresenta frutos zoocóricos. É amplamente dispersa por toda a parcela, tendo sido observada alta abundância de indivíduos pequenos no subosque. Está entre as espécies de

maior abundância na parcela permanente do PECB (Rodrigues 2006). Classificada por Sztutman & Rodrigues (2002) como espécie típica de dossel.

Espécies típicas de subosque

Eugenia cuprea: árvore de pequeno a médio porte, perenifólia, popularmente conhecida como murtinha. Apresenta dispersão zoocórica. Foi a espécie da família Myrtaceae mais comum no subosque da parcela permanente do PECB, com ocorrência agregada (Duarte 2003, Rodrigues 2006). Classificada como espécie clímax que depende de luz para o seu desenvolvimento (Oliveira-Filho *et al.* 2004), no entanto, na área de estudo os indivíduos foram observados, predominantemente, no subosque .

Garcinia gardneriana: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como bacupari. Floresce de agosto a setembro e frutifica de dezembro a fevereiro, apresenta dispersão zoocórica (Lorenzi 1992). Foi observada em grande abundância no subosque da parcela permanente do PECB (Rodrigues 2006). Classificada como secundária tardia (Leitão-Filho 1993), tolerante à sombra de subosque (Tabarelli & Mantovani 1997) e espécie umbrófila (Bernacci *et al.* 2006).

Guapira opposita: árvore ou arvoreta, perenifólia, popularmente conhecida como maria-mole ou maria-faceira (Lorenzi 1992). Floresce durante os meses de julho a outubro e os frutos amadurecem de novembro a fevereiro. Espécie zoocórica (Lorenzi 1992). Está entre as espécies de maior abundância na parcela permanente do PECB. Sua classificação sucessional apresenta divergências. Gandolfi (2000) a classificou como secundária inicial,

Oliveira-Filho *et al.* (2004) como tolerante à sombra e Alves & Metzger (2006) como secundária tardia. No interior da parcela permanente do PECB, foi observada predominantemente no subosque.

Inga marginata: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como ingá (Lorenzi 1992). Apresenta síndrome de dispersão zoocórica e, segundo Sanchotene (1985), observa-se boa germinação de sementes em locais úmidos e sombrios. Foi observada em grande abundância no subosque da parcela permanente no interior do PECB. Classificada como secundária tardia (Gandolfi 2000) e tolerante à sombra (Oliveira-Filho *et al.* 2004).

Handroanthus serratifolius: árvore, decídua, popularmente conhecida como ipê-amarelo (Gandolfi 1991). Floresce durante os meses de agosto a novembro, com a planta totalmente desprovida de folhagem, os frutos deiscentes amadurecem de outubro a dezembro (Lorenzi 1992), apresenta dispersão anemocórica. Classificada como secundária inicial por Gandolfi (1991) e na área de estudo os indivíduos foram observados predominantemente no subosque.

Rudgea jasminoides: árvore, perenifólia, popularmente conhecida como jasmim-domato, zoocórica. Está entre as espécies de maior abundância da parcela permanente no PECB (Rodrigues 2006). Classificada como tolerante à sombra (Oliveira-Filho *et al.* 2004), secundária tardia (Alves & Metzger 2006) e umbrófila (Bernacci *et al.* 2006).

Delineamento experimental

Para este estudo, foram sorteadas 25 sub-parcelas, dentre as 256 dos 10 ha da Parcela Permanente, totalizando 1 ha de área amostral. Para o sorteio das sub-parcelas foram consideradas apenas aquelas sobre o solo Cambissolo Háplico Tb distrófico latossólico. Nestas unidades amostrais todos os indivíduos das espécies selecionadas, com altura ≥ 3 cm, foram marcados com fita plástica numerada, tiveram registrados a altura (estimada para indivíduos maiores que 2 m e medida com metro duplo, para os menores) e o DAS (diâmetro do caule no nível do solo) utilizando um paquímetro (precisão de 0,1 mm) ou uma fita métrica para medir o perímetro, no caso de indivíduos de maior diâmetro.

A amostragem para avaliação da estrutura das populações foi realizada no período de outubro a dezembro de 2004.

Análise dos dados

Os indivíduos de cada espécie foram divididos em classes de tamanho com base em diâmetros e alturas. O mesmo número de classes foi utilizado para todas as espécies. A divisão das classes foi realizada levando-se em consideração a amplitude de tamanho dos indivíduos, para possibilitar a comparação da estrutura de tamanho das populações de diferentes espécies. Todos os indivíduos foram divididos, a princípio, em cinco classes de tamanho, com intervalos variáveis, dependendo da amplitude dos dados. Como houve acúmulo de indivíduos na primeira classe de tamanho, optou-se por subdividir esta primeira classe em mais seis classes de tamanho para verificar em detalhe a estrutura de tamanhos dos indivíduos menores.

Para cada distribuição do número de indivíduos em classes de tamanho foi calculada a função exponencial negativa ($y = a.e^{-bx}$), onde y = número de indivíduos e x = classe de tamanho. A partir da função exponencial negativa gerada foram calculados os valores esperados de número de indivíduos para cada classe de tamanho para uma curva exponencial negativa. O ajuste dos valores observados aos esperados foram testados por um teste de Kolmogorov-Smirnov, para verificar se a distribuição do número de indivíduos observados diferia daquela em que a distribuição de classes de tamanho seguiria o formato de “J-invertido”.

Foi calculado o coeficiente de Gini para os dados de altura e diâmetro dos indivíduos. O coeficiente de Gini é uma medida de concentração de tamanho ou de biomassa numa dada população, variando de 0 a 1, sendo que quanto mais próximo de 1, maior é a desigualdade de tamanhos (Weiner & Solbrig 1984). Para os cálculos foi utilizado o programa Wingini versão 2.0 (Flavio Antonio Maës dos Santos, Departamento de Botânica, Unicamp).

RESULTADOS

A distribuição em classes de tamanho das 12 espécies foi realizada a partir do levantamento de 5.663 indivíduos em 1 ha. Destes, 694 indivíduos pertencem ao grupo das colonizadoras de bordas e clareiras, 2.000 indivíduos de dossel e 2.969 indivíduos de subosque.

A distribuição dos indivíduos das espécies colonizadoras de clareiras e bordas em classes de tamanho (altura e diâmetro) se assemelhou mais ao modelo exponencial negativo do que aos modelos esperados para este grupo, normal ou sigmoidal. No entanto, as

espécies desse grupo apresentaram diferenças significativas entre o valor observado e o esperado para o modelo exponencial negativo (Figuras 1 e 5, Tabela 1). Na redistribuição dos indivíduos da primeira classe de tamanho (altura e diâmetro), apenas as espécies *A. floribunda* e *Bathysa australis* apresentaram um bom ajuste ao modelo exponencial negativo (Figuras 1 e 5, Tabela 1).

A distribuição dos indivíduos das espécies de dossel em classes de tamanho (altura e diâmetro) assemelhou-se mais ao modelo exponencial negativo do que a qualquer outro modelo esperado para este grupo: modelo normal, sigmoidal ou bimodal. Apenas a espécie *Quiina glaziovii* apresentou bom ajuste ao modelo exponencial negativo na distribuição em classes de altura (Figura 2, Tabela 1). Na distribuição de tamanhos considerando apenas os indivíduos menores (primeira classe de tamanho), a espécie *Q. glaziovii* apresentou bom ajuste ao modelo exponencial negativo para a distribuição entre classes de altura e diâmetro e a espécie *C. viride* apresentou bom ajuste apenas para a altura. (Figuras 2 e 6, Tabela 1).

Na distribuição dos indivíduos em classes de tamanho (altura) para as espécies de subosque, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Rudgea jasminoides* e *Handroanthus serratifolius* apresentaram bom ajuste ao modelo exponencial negativo. Na distribuição de tamanhos considerando apenas os indivíduos menores (primeira classe de tamanho), as espécies *E. cuprea*, *G. gardneriana*, *R. jasminoides* e *H. serratifolius* apresentaram bom ajuste ao modelo exponencial negativo (Figuras 3 e 4, Tabela 1).

Na distribuição das espécies de subosque em classes de tamanho (diâmetros), apenas as espécies de subosque *Garcinia gardneriana* e *Handroanthus serratifolius* apresentaram bom ajuste ao modelo exponencial negativo (Figuras 6 e 7, Tabela 1). Na distribuição de tamanhos considerando apenas os indivíduos menores (primeira classe de

tamanho), apenas as espécies *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana* e *Handroanthus serratifolius* se ajustaram ao modelo exponencial negativo (Figuras 6 e 7).

A estrutura das populações de todas as espécies, tanto considerando altura como diâmetro, apresentam mais de 67% dos indivíduos na primeira classe de tamanho, indicando alta desproporcionalidade entre a primeira e as demais classes, sendo a distribuição dos indivíduos nas demais classes variável entre espécies. (Figuras 1-8).

Os valores obtidos para o coeficiente de Gini foram altos, indicando alta desigualdade entre as classes de tamanho (alta hierarquia), para todas as espécies. Não foi encontrada relação entre desigualdade de tamanho e tolerância à sombra. A espécie *Eugenia cuprea* apresentou os menores valores de coeficiente de Gini, tanto para diâmetro (0,514) como para altura (0,490). Já a espécie *Chrysophyllum viride* foi a que apresentou o maior valor para diâmetro (0,824) e também a maior diferença entre o valor do coeficiente obtido para diâmetro (0,824) e altura (0,669). A espécie com o maior intervalo de confiança do coeficiente de Gini, para a altura e para o diâmetro, foi *Alseis floribunda* (diâmetro e altura) (Figuras 9 e 10).

DISCUSSÃO

As espécies que compõem o grupo das colonizadoras de clareiras e bordas (*Alseis floribunda*, *Bathysa australis* e *Rapanea hermogenesii*) apresentaram alta concentração de indivíduos na primeira classe de tamanho. Não foi observado o formato sigmoidal ou normal esperado (Bongers *et al.* 1988, Oliveira-Filho *et al.* 1996, Poorter *et al.* 1996, Lobo-Faria 1998), que apresenta estruturas de tamanho semelhantes e predominância de indivíduos nas classes de tamanho intermediárias. Esta estrutura, segundo Knight (1975) e

Hubbell (1979), seria resultante da reduzida capacidade de sobrevivência de indivíduos jovens sob sombreamento. Os efeitos do sombreamento para as espécies estudadas refletiram na baixa densidade relativa de *A. floribunda* e *B. australis*. A espécie *R. hermogenesii* apresentou densidade relativa maior, decorrente de um evento reprodutivo em data próxima à coleta de dados (observação pessoal).

As espécies do grupo de dossel, *Chrysophyllum viride*, *Quiina glaziovii*, e *Testrastyliidium grandifolium*, também apresentaram alta concentração de indivíduos na primeira classe de tamanho. Não foi observada a estrutura populacional esperada para este grupo. Geralmente, nas espécies de dossel e emergentes a distribuição dos indivíduos em classes de tamanho é variável e flutuante, com algumas classes de tamanho pouco frequentes em relação às demais. Essas classes pouco frequentes estariam associadas a uma variação temporal nas taxas de sobrevivência e recrutamento, devido a grandes perturbações e/ou diferentes demandas de luz durante a ontogenia dos indivíduos (Clark & Clark 1987). A estrutura da população de *Q. glaziovii* apresentou bom ajuste ao modelo exponencial negativo, sugerindo que embora seja frequente no estrato intermediário da floresta (Reitz 1965), ela tolera às condições de baixa intensidade luminosa do subosque.

Das seis espécies de subosque analisadas, cinco (*Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Rudgea jasminoides* e *Handroanthus serratifolius*) apresentaram o padrão esperado, com distribuição dos indivíduos do tipo “J-invertido” para a altura (distribuição exponencial negativa). Esta estrutura populacional é comumente associada a espécies com alta capacidade regenerativa, tolerantes à sombra e com baixas taxas de mortalidade devido à alta taxa de recrutamento para as classes de tamanho seguintes (Knight 1975, Whitmore 1984, Sato *et al.* 1994, Tanouchi & Yamamoto 1995).

Todas as espécies estudadas apresentaram em comum a elevada concentração de indivíduos na primeira classe de tamanho e alta desigualdade na distribuição, com uma diminuição drástica do número de indivíduos na passagem da primeira classe para as demais. O acúmulo de indivíduos na primeira classe pode ocorrer devido à baixa taxa de crescimento nessa fase, aumentando o tempo de permanência na classe. Harper (1977) e Silvertown & Doust (1993) denominaram esta drástica redução de “efeito gargalo”. Se a primeira classe de tamanho é realmente uma classe na qual se acumulam indivíduos, a passagem para a próxima classe estaria condicionada a alguma alteração nas condições do microssítio.

A espécie *Inga marginata*, do grupo das espécies de subosque, não apresentou bom ajuste ao modelo exponencial negativo, provavelmente por ter apresentado um evento reprodutivo em data próxima a coleta de dados (observações pessoais), aumentando a proporção de indivíduos pequenos em relação as outras classes de tamanho. Da mesma forma, a época de realização do censo pode ter sido decisiva na determinação da estrutura das espécies do grupo das colonizadoras de bordas e clareiras, que também não apresentaram a curva de distribuição dos indivíduos entre classes de tamanho com o formato esperado. Vários são os fatores que podem ter contribuído para este padrão, entre eles, o fato das espécies consideradas não apresentarem reprodução anual ou supra-anual.

Considerando apenas os indivíduos pequenos (primeira classe de tamanho) foi possível observar que não há classes de tamanho vazias. O detalhamento também permitiu verificar que algumas espécies ainda possuíam alta concentração de indivíduos na primeira classe de tamanho, estrutura que pode sugerir uma reprodução recente ou estratégias de regeneração dessas espécies, como a manutenção de um banco de indivíduos pequenos e/ou

plântulas, em vez de banco de sementes. Dentre as 12 espécies estudadas, apenas para as espécies *Alseis floribunda* e *Bathysa australis* foi encontrado mais de um indivíduo no banco de sementes, caracterizando-as como espécies constituintes do banco de sementes (ver Cap.1).

A formação de um banco de indivíduos pequenos e/ou plântulas é esperada pela literatura para espécies tolerantes à sombra, em alguma fase do seu desenvolvimento (Lopes *et al.* 2006), como foi observado para *Inga marginata*, *Guapira opposita* e *Tetrastylidium grandifolium*. A espécie *Rapanea hermogenesii*, espécie enquadrada no grupo das colonizadoras de bordas e clareiras, cuja estratégia de regeneração, usualmente, caracteriza-se pela formação de banco de sementes (Baidar *et al.* 1999, Souza 2002), também apresentou uma alta concentração de indivíduos pequenos, esta estrutura pouco comum para espécies colonizadoras de bordas e clareiras. Evidências experimentais mostram que espécies intolerantes à sombra e tolerantes à sombra podem germinar sob uma larga extensão de condições ambientais (Keyereh *et al.* 1999, Pearson *et al.* 2002), contradizendo as idéias clássicas (Swaine & Whitmore 1988). A seleção ocorre, entretanto, principalmente nos estádios mais avançados do ciclo de vida, quando as espécies estão crescendo rumo ao dossel (Poorter *et al.* 2005).

Em ambientes nos quais não existem restrições hídricas, como é o caso da área estudada, fatores como a disponibilidade de energia fotossinteticamente ativa passam a ser o fator que determina as diferenças de crescimento, a permanência em uma dada classe de tamanho, a probabilidade de recrutamento para classes de maior tamanho e a distribuição espacial das espécies arbustivas e arbóreas dentro das florestas tropicais úmidas (Chazdon 1988, Poorter *et al.* 2005).

As espécies que dependem de luz em algum estágio de seu desenvolvimento ficariam estacionadas na primeira classe de tamanho, ora no banco de plântulas, ora no banco de jovens, à espera de condições de luminosidade apropriadas ao seu desenvolvimento. A alta concentração de indivíduos no banco de jovens e/ou plântulas sugere a existência de restrições nas taxas de recrutamento entre essas classes devido à baixa disponibilidade de luz e a fatores estocásticos como, por exemplo, danos físicos. Nestas condições a manutenção da estrutura da população na área de estudo pode ser explicada pelo lento crescimento dos indivíduos, que faz com que permaneçam numa mesma classe de tamanho até que as condições de luminosidade se tornem favoráveis.

Os valores do Coeficiente de Gini foram altos para todas as espécies, tanto para as classes de diâmetro como para classes de altura, indicando baixa equabilidade de tamanhos (alta hierarquia). Tanouchi & Yamamoto (1995), em estudo realizado em uma floresta no sudoeste do Japão, também obtiveram altos valores para o coeficiente de Gini para a maior parte das espécies estudadas, independentemente do seu grupo funcional. Os menores valores, no presente estudo, embora ainda altos, foram observados para as espécies de subosque, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana* e *Guapira opposita*, indicando menor desigualdade de tamanhos e melhor adaptação às condições de luminosidade do microssítio.

A espécie *Chrysophyllum viride* apresentou valores para o coeficiente de Gini discrepantes entre a altura e o diâmetro, indicando que os diâmetros desta espécie estão distribuídos de forma mais desigual do que as alturas, apresentando maior hierarquia. Este resultado pode estar relacionado com a estratégia da espécie, que, sendo típica de dossel, em função da estratificação luminosa do interior da floresta, investe, proporcionalmente,

mais no crescimento em altura do que em diâmetro. Resultados semelhantes foram obtidos por Dacinguer (1996), que estudou duas espécies de *Croton*, caracterizadas geralmente como pioneiras, mas que são capazes de ocupar tanto áreas abertas como áreas sombreadas das florestas.

Apenas cinco espécies típicas de subosque apresentaram a distribuição dos indivíduos entre classes de tamanho esperada. Além dos fatores discutidos acima, para o grupo das espécies colonizadoras de clareiras e bordas e o grupo das espécies típicas de dossel, o fato de não ter sido observada a estrutura esperada *a priori* para o grupo pode ser devido, também, à inclusão de indivíduos muito menores do que os usualmente amostrados em estudos desta natureza.

Outro ponto a ser discutido é o de que as extrapolações realizadas a partir do estudo da estrutura das populações com base em classes de tamanho têm limitações. Alguns estudos, entre eles Knight (1975), Whitmore (1975), Condit *et al.* (1998) e McLaren (2005) ressaltam que não se pode dizer que exista uma relação direta entre as estruturas de tamanhos e a dinâmica das espécies. Portanto, uma compreensão mais detalhada das estratégias de regeneração depende da realização de trabalhos de dinâmica populacional.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, L.F., METZGER, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6:1-26.
- BAIDER, C., TABARELLI, M., MANTOVANI, W. 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59:319-328.
- BERNACCI, L.C., FRANCO, G.A.D.C., ARBOCZ, C.F., CATHARINO, E.L.M., DURIGAN, G., METZGER, J.P. 2006. O efeito da fragmentação florestal na composição e riqueza de árvores na região da reserva do Morro Grande (Planalto de Ibiúna, SP). No prelo. *Revista do Instituto Florestal* 18:123-168.
- BONGERS, F., POPMA, J., MEAVE DEL CASTILLO, J. & CARABIAS, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55-80.
- CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research* 18:1-63.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244.
- CONDIT, R., SUKUMAR R., HUBBELL, S.P., & FOSTER, R.B. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* 152:496-509.

- DACINGUER, L. 1996. Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestais do sudeste brasileiro. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- DUARTE, A.R. 2003. Espécies de Myrtaceae de uma parcela permanente de floresta ombrófila densa baixo montana no Parque Estadual de Carlos Botelho, município de Sete Barras – SP. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- GANDOLFI, S. 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do aeroporto internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GENTRY, A.H. & TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu “mature” floodplain forest. *In* Four neotropical rainforests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New York. p.542-564.
- GERMANO-FILHO, P. 1999. Estudos taxonômicos do gênero *Bathysa* C. Presl (Rubiaceae, Rondeletideae), no Brasil. *Rodriguésia* 50:49-75.
- HANAZAKI, N., SOUZA, V.C., RODRIGUES, R.R. 2006. Ethnobotany of rural people from the boundaries of Carlos Botelho State Park, São Paulo State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20:899-909.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.

- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 35(supl.):7-22.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. *In* *Plant Ecology* (M.J. Crawley, ed.). Blackwell Science, London.
- JOHNSON, E.A., MIYANISHI, K. & KLEB, H. 1994. The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstruction in a *Pinus contorta* – *Picea engelmannii* forest. *Journal of Ecology* 82:923-931.
- KNIGHT, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 45:259-284.
- KYEREH, B., SWAINE, M.D. & THOMPSON, J. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* 87:772–783.
- LEITÃO-FILHO, H.F. 1993. *Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão*. Editora UNESP e Editora da UNICAMP, São Paulo.
- LOBO-FARIA, P.C. 1998. Estratégias adaptativas de espécies arbóreas típicas de ambiente de solo hidricamente saturado: uma abordagem morfológica, bioquímica e ecofisiológica. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- LOPES, P.L., SOUZA, V.C, ANDRADE, L.A., DORNELAS, G.V. & BRUNO, R.L.A. 2006. Estudo do banco de sementes em povoamentos florestais puros e em uma capoeira de Floresta Ombrófila Aberta, no município de Areia, PB, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20:105-113.

- LORENZI, H. 1992. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- MACHADO, E.L.M. 2005. Heterogeneidade espacial e temporal em um fragmento estacional em Lavras, MG. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- McLAREN, K.P., McDONALD, M.A., HALL, J.B., HEALEY, J.R. Predicting species response to disturbance from size class distributions of adults and saplings in a Jamaican tropical dry forest. *Plant Ecology* 181:69 –84.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CAMISÃO-NETO, A.A. & VOLPATO, M.M.L. 1996. Structure and dispersion of four tree population in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 28:762-769.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CARVALHO, A.C., VILELA, E.A., CURI, N. & FONTES, A.L. 2004. Diversity and structure of the tree community of a fragment of tropical secondary forest of the Brazilian Atlantic Florest domain 15 and 40 years after logging. *Revista Brasileira de Botânica* 27:685-701.
- PANETTA, F.D. 1979. Shade tolerance as reflected in population structures of the woody weed, groundsel bush (*Baccharis halimifolia* L.). *Australian Journal of Botany* 27:609-615.
- PEARSON, T.R.H., BURSLEM, D.F.R.P., MULLINS, C.E. & DALLING, J. W. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83:2798–2807.

- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F.J., WÖLL, H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256-267.
- POORTER, L., BONGERS, F., VAN ROMPAEY, R.S.A.R., KLERK, M. 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management* 84:61-69.
- RABOTNOV, T.A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. *In* The population structure of vegetation (I. White, ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p.121-142.
- REITZ, P.R. 1965. Flora ilustrada catarinense – quináceas. Fascículo: QUII, Itajaí, SC. observações ecológica KLEIN, R.M. Conselho Nacional de Pesquisas Instituto Brasileiro de desenvolvimento Florestal.
- REITZ, P.R. 1968. Flora ilustrada catarinense – sapotaceas. Fascículo: SAPO, Itajaí, SC observações ecológica KLEIN, R.M. Conselho Nacional de Pesquisas Instituto Brasileiro de desenvolvimento Florestal.
- RODRIGUES, R.R. 2006. 40 ha de Florestas do Estado de São Paulo: Uma Experiência Multidisciplinar. 4º Relatório Científico. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php> (acessado em Agosto de 2007).
- SANCHOTENE, M.C.L. 1985. Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana. FEPLAM, Porto Alegre.
- SATO, T., TANOUCHI, H. & TAKESHITA, K. 1994. Initial regenerative processes of *Distylium racemosum* and *Persea thunbergii* in an evergreen broad-leaved forest. *Journal of Plant Research* 107:331-337.

- SILVERTOWN, J.W. & DOUST, J.L. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Pub., 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.
- SOUZA, S.C.P.M. & JOLY, C.A. 2004. Influência da temperatura e luminosidade na germinação de sementes de *Bathysa australis* (A.St-Hil.) Hook.f. (Rubiaceae). Congresso Nacional de Botânica, Anais, 55°, Viçosa, MG.
- SOUZA, S.C.P.M. 2002. Análise de alguns aspectos de dinâmica florestal em uma área degradada no interior do Parque Estadual do Jurupará, Ibiúna, São Paulo. Dissertação de mestrado, Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86.
- 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.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R.R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Parquera Açu, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25:161-176.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20:57-66.

- TANOUCHI, H. & YAMAMOTO, S. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* 117:51-60.
- VELOSO, H.P. & GOES-FILHO, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica ecológica da vegetação neotropical. *Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL, série vegetação*, Salvador, p.1-80.
- WEINER, J. & SOLBRIG, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61:334-336.
- WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- WHITMORE, T.C. 1984. Gap size and species richness in tropical rain forests. *Biotropica* 16:239.
- WHITMORE, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedlings ecology with suggestions for further enquiry. *In* The ecology of tropical forest tree seedlings (M.D. Swaine, ed.) (Man & Biosphere Series, Vol. 18), Unesco/Parthenon Publishing Group Ltda, Paris, p.3-39.
- YAMAMOTO, L.F. 2001. Florística e síndrome de polinização e dispersão em um fragmento de Floresta Estacional Semi decidual Montana, município de Pedreira, estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

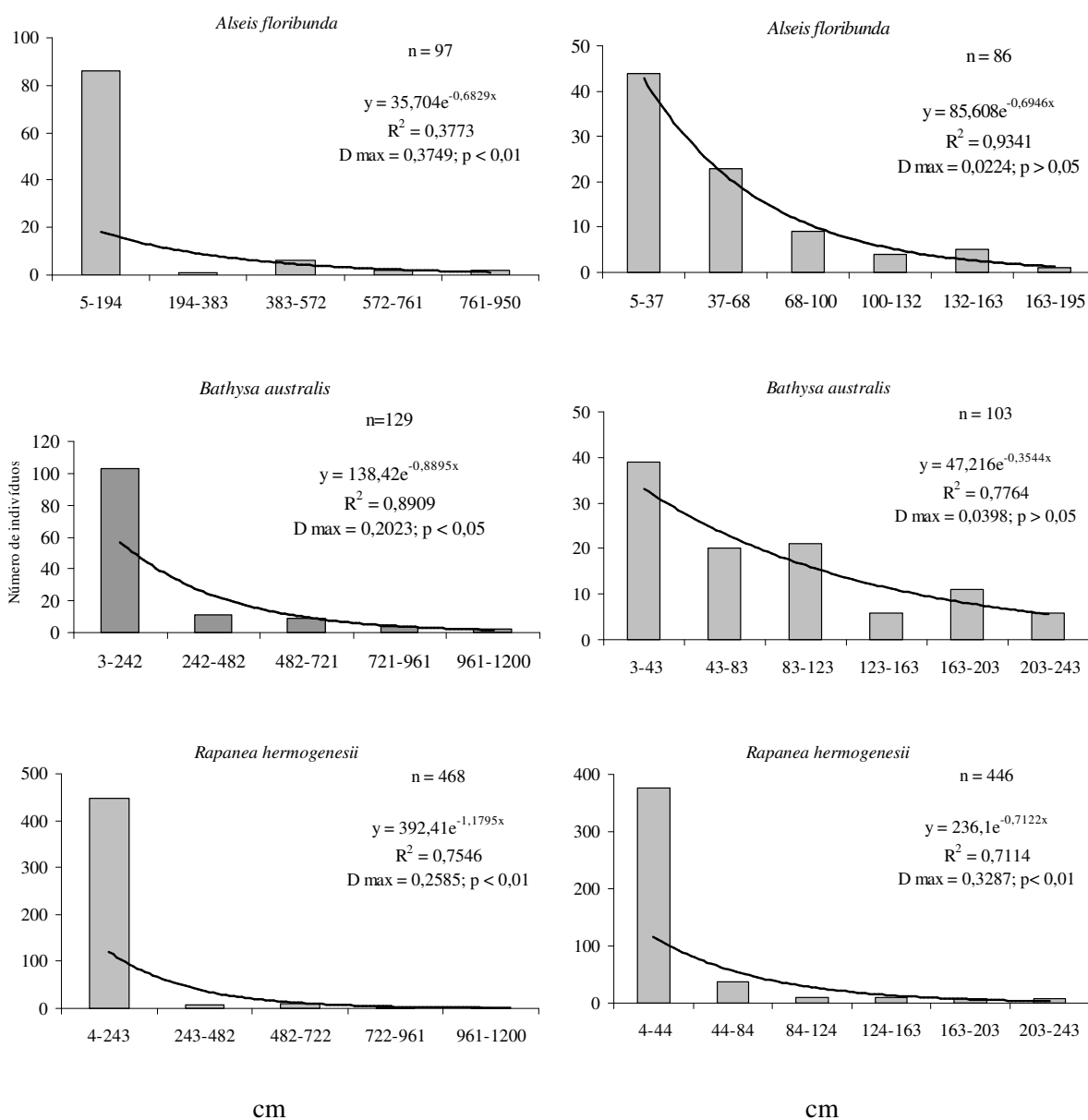


Figura 1. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies colonizadoras de bordas e clareiras, *Alseis floribunda*, *Bathysa australis* e *Rapanea hermogenesii*, em classes de altura, no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

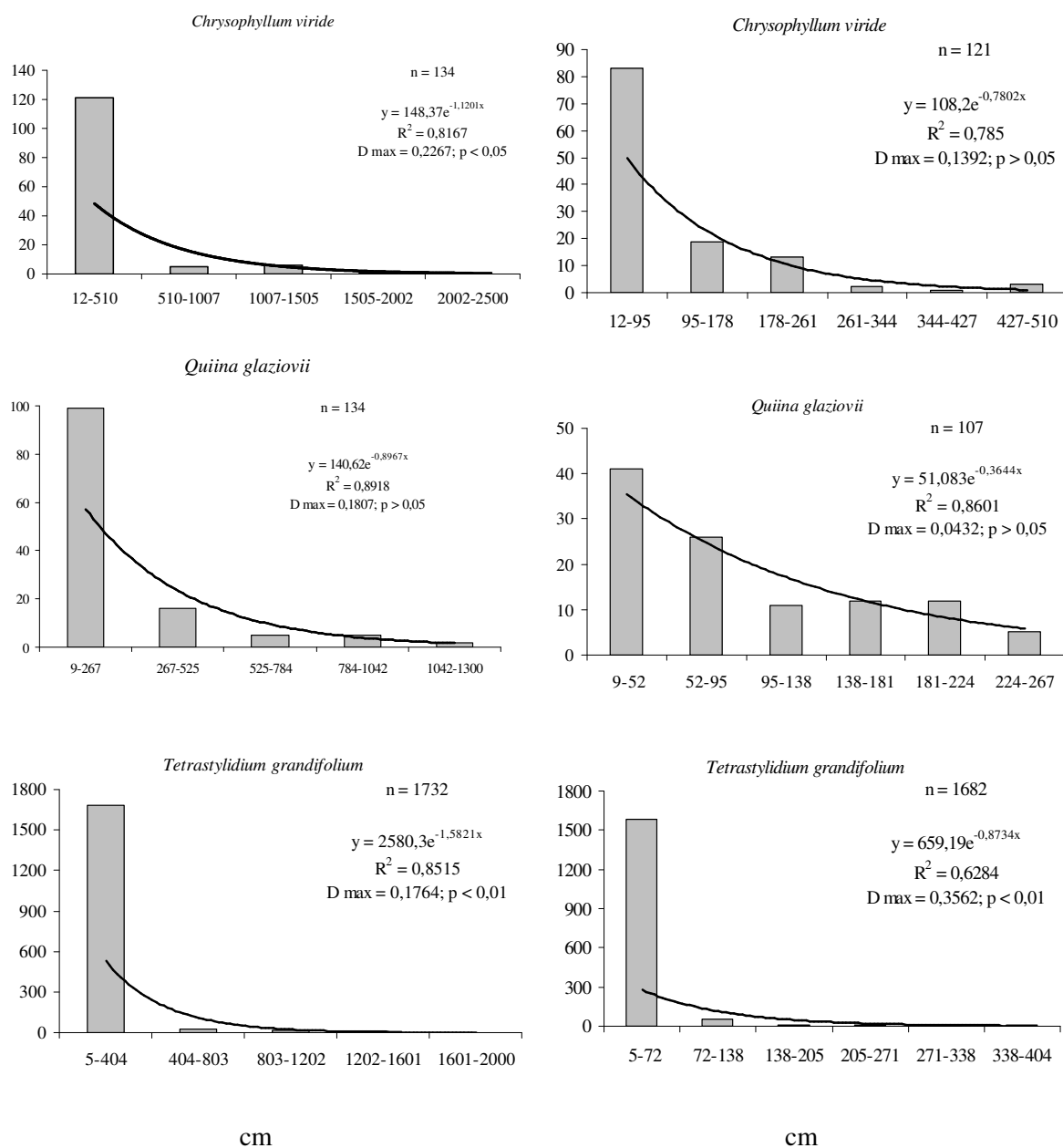


Figura 2. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies de dossel, *Chrysophyllum viride*, *Quiina glaziovii* e *Tetrastylidium grandifolium*, em classes de altura, no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

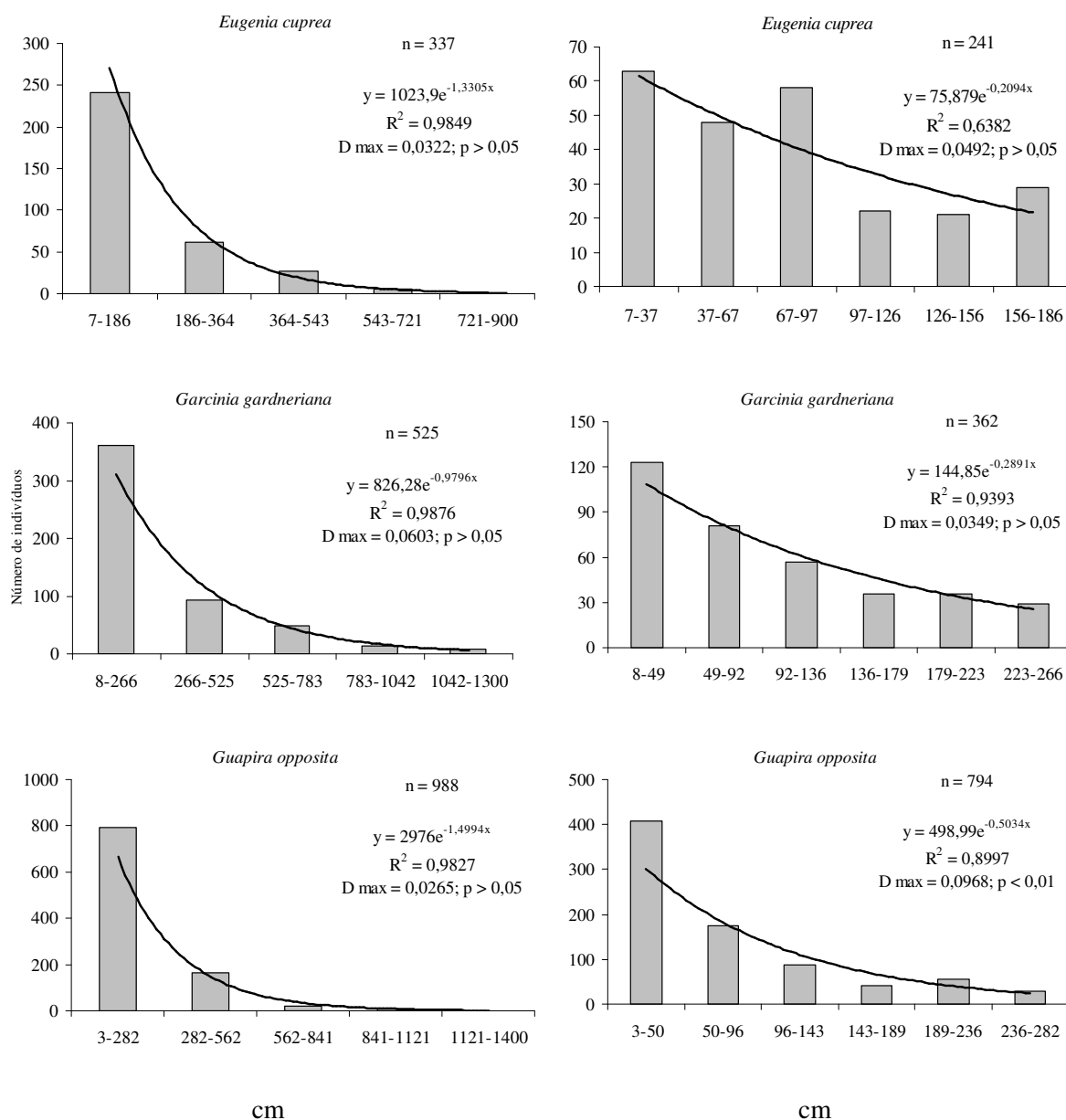


Figura 3. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies de subosque, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana* e *Guapira opposita*, em classes de altura, no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo

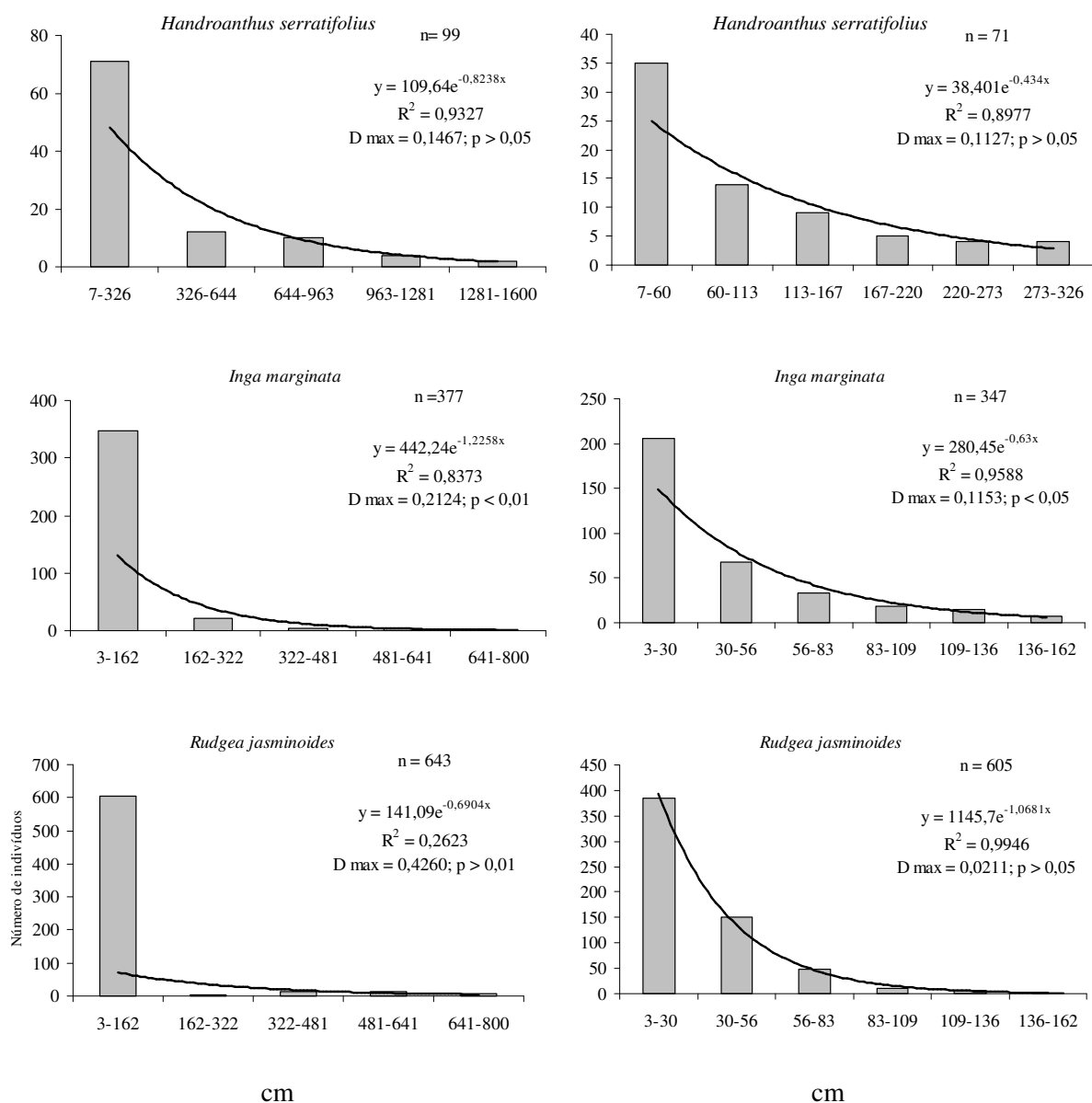


Figura 4. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies de subosque, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata* e *Rudgea jasminoides*, em classes de altura, no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

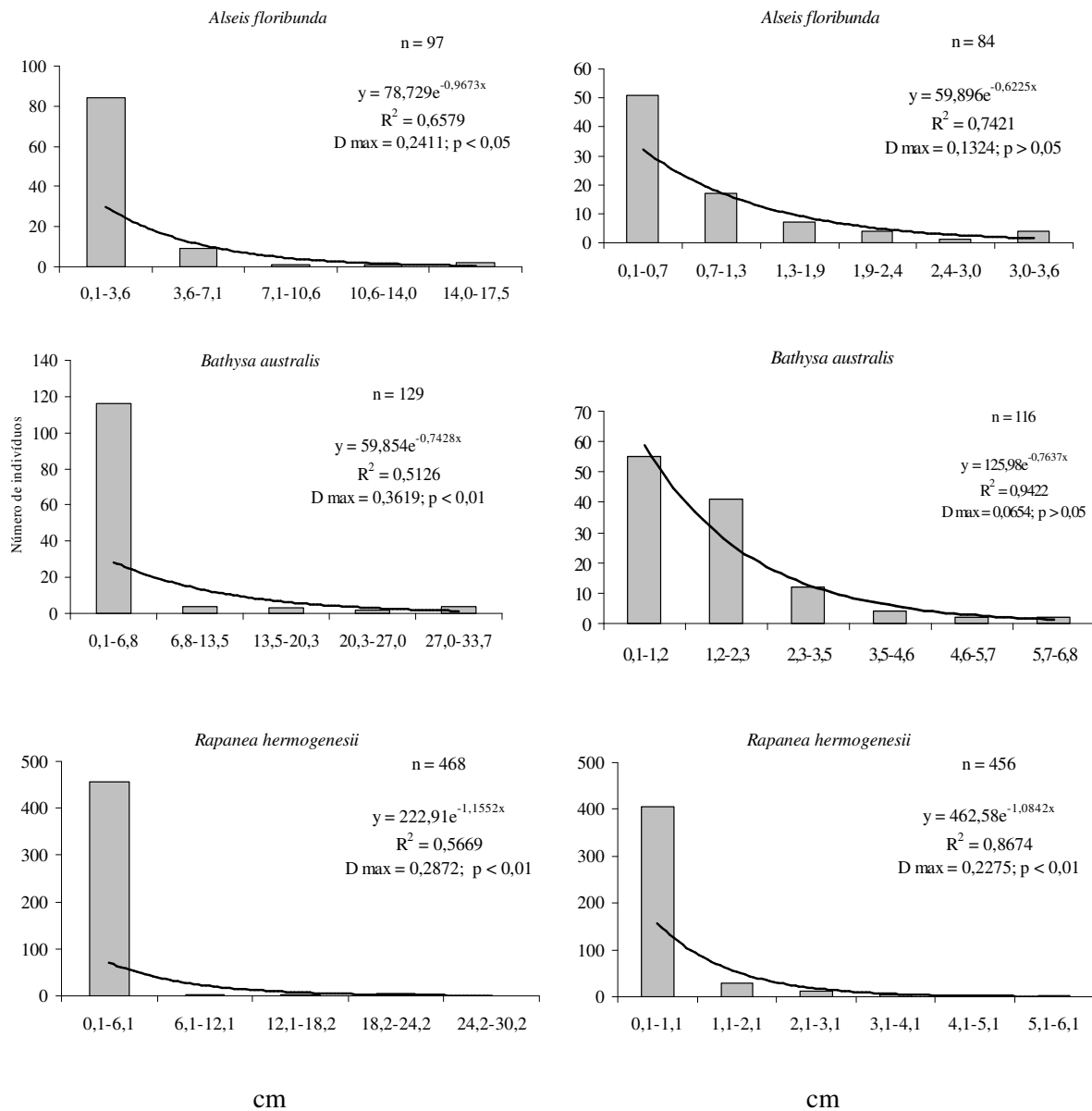


Figura 5. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies colonizadoras de bordas e clareiras, *Alseis floribunda*, *Bathysa australis* e *Rapanea hermogenesii*, em classes de diâmetro no nível do solo (DAS), no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo

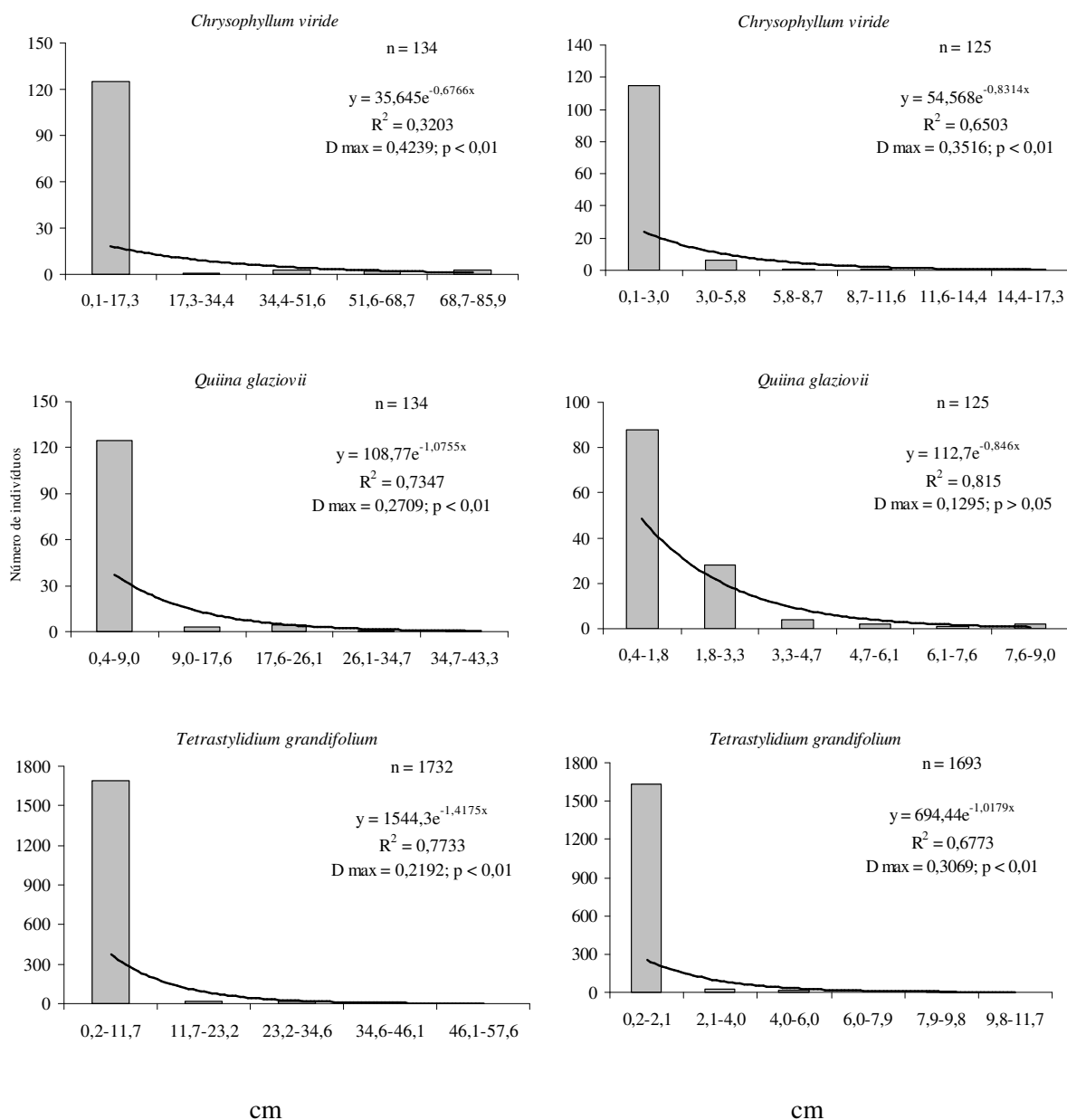


Figura 6. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies de dossel, *Chrysophyllum viride*, *Quiina glaziovii* e *Tetrastylidium grandifolium* em classes de diâmetro no nível do solo (DAS), no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

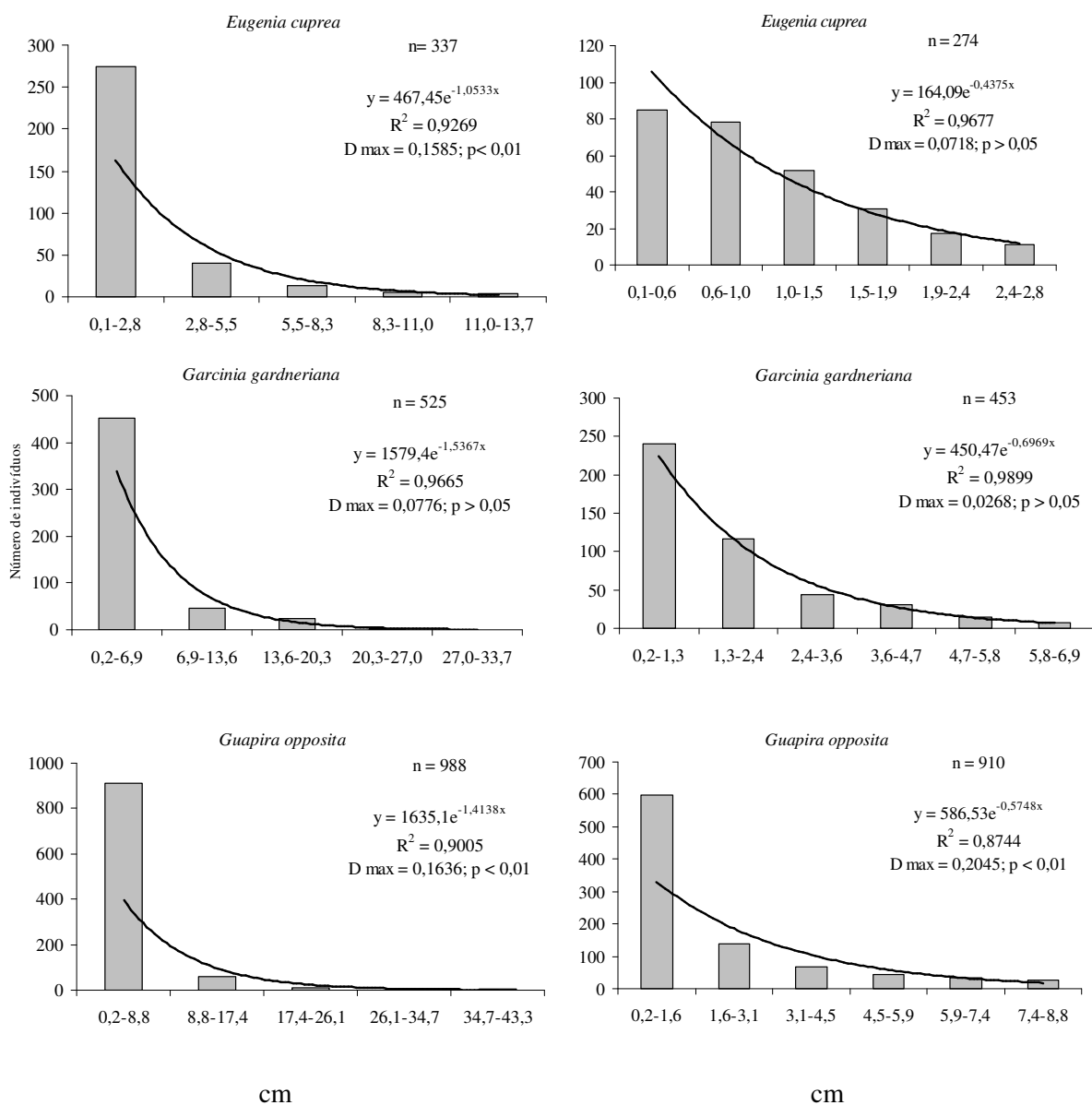


Figura 7. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies de subosque, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana* e *Guapira opposita* em classes de diâmetro no nível do solo (DAS), no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo

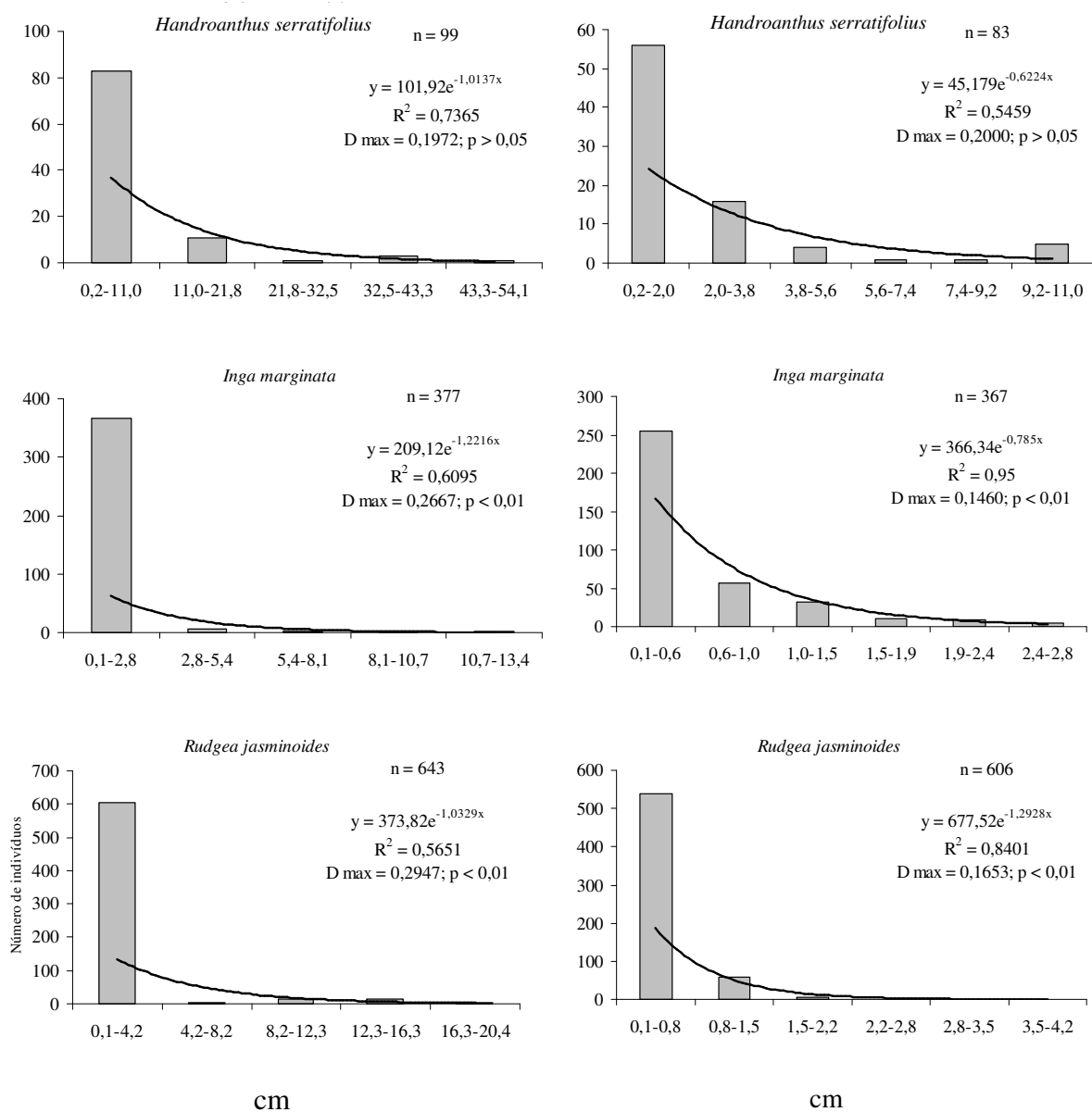


Figura 8. Distribuição da frequência de indivíduos das espécies de subosque, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata* e *Rudgea jasminoides*, em classes de diâmetro no nível do solo (DAS), no interior da parcela permanente do PECB, Sete Barras, São Paulo. Os gráficos da esquerda apresentam todos os indivíduos e os gráficos da direita uma subdivisão da primeira classe de tamanho obtida a partir de todos os indivíduos. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

Tabela 1. Valores de p do teste de Kolmogorov-Smirnov para testar o ajuste dos valores observados e esperados para o formato de “J-invertido”. 1 = todos os indivíduos, 2 = redistribuição dos indivíduos da 1ª classe de tamanho. Em negrito, $P > 0,01$, indicando que os valores observados se ajustam ao formato de curva “J-invertido”.

Espécies	Altura		DAS	
	1	2	1	2
<i>Alseis floribunda</i>	< 0,01	> 0,05	< 0,05	> 0,05
<i>Bathysa australis</i>	< 0,05	> 0,05	< 0,01	> 0,05
<i>Rapanea hermogenesii</i>	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
<i>Chrysophyllum viride</i>	< 0,05	> 0,05	< 0,01	< 0,01
<i>Quiina glaziovii</i>	> 0,05	> 0,05	< 0,01	> 0,05
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
<i>Eugenia cuprea</i>	> 0,05	> 0,05	< 0,01	> 0,05
<i>Garcinia gardneriana</i>	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
<i>Guapira opposita</i>	> 0,05	< 0,01	< 0,01	< 0,01
<i>Handroanthus serratifolius</i>	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
<i>Inga marginata</i>	< 0,01	< 0,05	< 0,01	< 0,01
<i>Rudgea jasminoides</i>	> 0,01	> 0,05	< 0,01	< 0,01

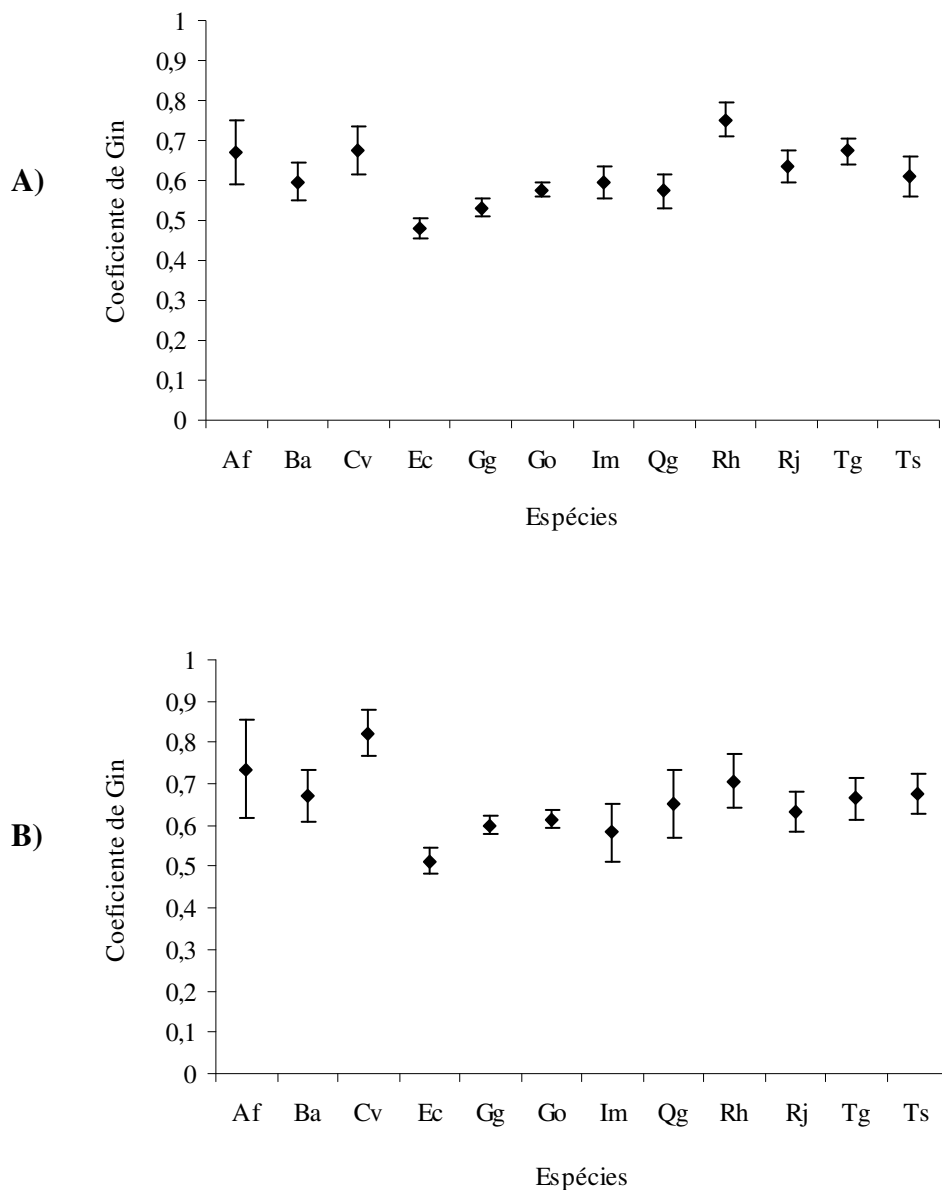


Figura 9. Coeficiente de Gini calculado e intervalo de confiança para a altura (A) e para o DAS (diâmetro no nível do solo) (B), para as populações das espécies: Af=*Alseis floribunda*, Ba=*Bathysa australis*, Cv=*Chrysophyllum viride*, Ec=*Eugenia cuprea*, Gg=*Garcinia gardneriana*, Im=*Inga marginata*, Qg= *Quiina glaziouvii*, Rh=*Rapanea hermogenesii*, Rj=*Rudgea jasminoides*, Tg=*Tetrastylidium grandifolium*, Ts=*Handroanthus serratifolius*.(PECB, Sete Barras, São Paulo).

CAPÍTULO 3

**DINÂMICA POPULACIONAL DE DOZE ESPÉCIES
ARBÓREAS DE DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM
TRECHO DE FLORESTA OMBRÓFILA DENSE
SUBMONTANA DO PARQUE ESTADUAL DE CARLOS
BOTELHO, SÃO PAULO, BRASIL**

RESUMO

Este estudo tem como objetivo descrever a dinâmica populacional de 12 espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos, visando verificar se espécies com diferentes capacidades de tolerância à sombra diferem quanto: i) a taxa de mortalidade, ii) a taxa de recrutamento e iii) o crescimento em altura e diâmetro. A área de estudo localiza-se no Parque Estadual de Carlos Botelho (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W), município de Sete Barras, São Paulo, no interior de uma parcela permanente de 10 ha, subdividida em 256 sub-parcelas de 20 x 20 m. As espécies selecionadas para este estudo foram: i) três colonizadoras de bordas e clareiras - *Alseis floribunda*, *Bathysa australis*, *Rapanea hermogenesii*; ii) seis típicas de subosque - *Guapira opposita*, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata*, *Rudgea jasminoides*; iii) três típicas de dossel - *Tetrastylidium grandifolium*, *Quiina glaziovii*, *Chrysophyllum viride*. Das 256 sub-parcelas foram sorteadas 25, onde todos os indivíduos das espécies escolhidas, a partir de 3 cm de altura, foram etiquetados e tiveram registrados a altura e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS). Foram realizadas duas amostragens, nos anos de 2004 e 2005, ambas no período de outubro a dezembro. Os indivíduos de cada espécie foram divididos em classes de tamanho (diâmetro e altura) e estimou-se as taxas de mortalidade, recrutamento, incremento populacional e crescimento para as diferentes classes. Para todas as espécies, a taxa de mortalidade foi maior na menor classe de tamanho, tanto de altura, quanto de diâmetro. As espécies colonizadoras de bordas e clareiras e as espécies de dossel apresentaram as maiores taxas de mortalidade, enquanto as espécies de subosque apresentaram as menores taxas. Quanto ao recrutamento, não foi encontrado um padrão que indique que os grupos ecológicos possam diferir. Em relação às alterações no tamanho

populacional, apenas duas espécies apresentaram incremento, ambas de subosque, *Inga marginata* (0,04) e *Rudgea jasminoides* (0,05) e os maiores decréscimos foram de *Chrysophyllum viride* (-0,17) e *Tetrastylidium grandifolium* (-0,12), em que a mortalidade superou o recrutamento. O crescimento em altura e diâmetro não diferiu entre as espécies com diferentes níveis de tolerância à sombra. No entanto, foi observada uma tendência de maior crescimento em altura e diâmetro com o aumento da classe de tamanho para todas as espécies. Desta forma, rejeitou-se a hipótese deste estudo, de que há padrões de dinâmica populacional correlacionados com tolerância à sombra. Os descritores utilizados (mortalidade, recrutamento e crescimento) não indicaram diferenças entre os grupos ecológicos que justifiquem a separação das espécies realizada *a priori*, reforçando a idéia que os agrupamentos de espécies mascaram inevitavelmente diferenças inter e intra-específicas.

Palavras chave: dinâmica de populações, grupos ecológicos, tolerância à sombra, Mata Atlântica.

ABSTRACT

The purpose of this paper is to describe the population dynamics of 12 tree species of different ecological groups, aiming to verify if species that have different levels of shade tolerance differ regarding to: i) mortality rate, ii) recruitment rate and iii) height and diameter growth. The studied area is located in the Carlos Botelho State Park (24°00' to 24°15' S, 47°45' to 48°10' W), Sete Barras municipality, São Paulo state, within a 10.24 ha

permanent plot, subdivided into 256 20 x 20 m sub-plots. Selected species were: i) three edge and gap colonizers - *Alseis floribunda*, *Bathysa australis*, *Rapanea hermogenesii*; ii) six that are typical of the understory - *Guapira opposita*, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Handroanthus serratifolius*, *Inga marginata*, *Rudgea jasminoides*; iii) three typical of the canopy - *Tetrastylidium grandifolium*, *Quiina glaziovii*, *Chrysophyllum viride*. From 256 sub-plots, 25 were randomly selected, where all individuals from the chosen species, which were ≥ 3 cm in height, were tagged and measured for their height and trunk diameter at ground level (DGL). Two samplings were taken: one between October and December 2004 and the second, in the same season of 2005. Individuals of each species were divided into size classes (heights and diameters); and mortality, recruitment, population increasing and growth rates were estimated. In all species, mortality was concentrated in the smallest size classes of height and of diameter as well. Edge and gap colonizers and canopy species showed the highest mortality rates, while understory species showed the lowest ones. As for recruitment, a pattern indicating that ecological groups may differ was not found. In relation to population increasing, only two understory species showed increment, *I. marginata* (0.04) and *R. jasminoides* (0.05) and the most expressive decrease values were in *C. viride* (-0.17) and *T. grandifolium* (-0.12), due to high mortality rate. Height and diameter growth did not differ among the different shade tolerant species. However, it was observed a tendency for a increased height and diameter growth related to increase in the size class for all species. Thus, the hypothesis of this paper was rejected that are population dynamics patterns correlated with shade tolerance. The descriptors used (mortality, recruitment and growth) did not indicate differences among the

ecological groups that could justify the division of species done *a priori*, reinforcing the idea that species grouping conceal, inevitably, inter and intra-specific differences.

Key words: population dynamics, ecological groups, shade-tolerance, Atlantic florest.

INTRODUÇÃO

O tamanho de uma população é determinado pelo recrutamento versus mortalidade (Connell & Green 2000). Estudos de dinâmica populacional de espécies arbóreas tropicais que fornecem dados quantitativos sobre a sobrevivência e o crescimento, envolvendo desde plantas jovens até adultas, são escassos (Clark & Clark 1992, Connell & Green 2000, Clark & Clark 2001), apesar da importante influência dos indivíduos jovens na dinâmica populacional das espécies arbóreas de florestas tropicais (Whitmore 1996). Como regra geral, plantas em fases iniciais de desenvolvimento, e destas as de menor tamanho, têm taxa de mortalidade muito mais alta do que as plantas em fases maduras ou de maior tamanho (Swaine 1989).

Variações intra e interespecíficas nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento são comuns nas florestas tropicais (Clark & Clark 1992, 2001). Essa variação exerce forte influência na estrutura e composição de florestas tropicais (Lang & Knight 1983). Embora alguns estudos sobre a dinâmica de comunidades arbóreas não mostrem uma clara relação de dependência entre tamanho e taxa de mortalidade (Swaine et al. 1987, Gentry & Terborgh 1990, Lieberman et al. 1990, Carey *et al.* 1994, Clark 1994), outros estudos relatam diferenças significativas entre grupos de espécies pertencentes a diferentes estratos da floresta (Alves 2000, Nascimento *et al.* 2005).

Alguns estudos de dinâmica de populações têm utilizado uma classificação de espécies em grupos, de acordo com a tolerância à sombra, para esclarecer algumas tendências dos processos ecológicos. Diante da grande diversidade destas florestas, é difícil encontrar padrões que respondam às principais questões relacionadas a estes processos (Connell *et al.* 1984, Lieberman *et al.* 1990, Taylor *et al.* 1996, Oliveira-Filho *et al.* 1997, Gomes *et al.* 2003, Appolinário *et al.* 2005, Nascimento *et al.* 2005).

Grupos de espécies definidos com base no grau de tolerância à sombra podem indicar diferenças na autoecologia das espécies que apareceriam em resposta a um gradiente de luz dinâmico (Manokaran & Kochummen 1987, Korming & Balslev 1994, Finegan *et al.* 1999). Tais grupos podem diferir entre si de acordo com taxas de crescimento máximo, longevidade, recrutamento e sobrevivência, assim como na sua arquitetura e capacidade fotossintética (Lang & Knight 1983, Lieberman *et al.* 1985, Lieberman *et al.* 1990, Korming & Balslev 1994, Aiba & Kohyama 1996, Finegan *et al.* 1999, Thomas & Bazzaz 1999).

Segundo alguns estudos realizados em florestas tropicais, espécies colonizadoras de bordas e clareiras apresentariam altas taxas de mortalidade e recrutamento e espécies de dossel baixas taxas mortalidade e recrutamento. No entanto, ambas apresentariam maior investimento em crescimento (principalmente em altura) antes de atingir a maturidade, se comparadas às espécies de subosque. Já as espécies de subosque apresentariam baixas taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento e formariam o único grupo composto por espécies capazes de se reproduzir sob condições de sombra (Lang & Knight 1983, Manokaran & Kochummen 1987, Korming & Balslev 1994, Finegan *et al.* 1999, Nascimento *et al.* 2005).

Dentro desta perspectiva, o presente estudo teve como objetivo descrever a dinâmica populacional de 12 espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos no período de um ano, em um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana, com a intenção de verificar se espécies com diferentes capacidades de tolerância à sombra diferem quanto a: i) taxa de mortalidade, ii) taxa de recrutamento e iii) crescimento em altura e diâmetro.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área escolhida para o estudo localiza-se no município de Sete Barras, região sul do estado de São Paulo, sobre a vertente atlântica da Serra de Paranapiacaba, no interior do Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB) (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W). Nessa área a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota de 300 m) (Veloze & Góez-Filho 1982). O estudo foi conduzido no interior de uma parcela permanente de 10 ha. Dados adicionais sobre a vegetação, clima e solo estão descritos na Introdução geral.

Espécies estudadas

Foram selecionadas as seguintes espécies: *Alseis floribunda* Schott. (Rubiaceae), *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) Benth & Hook.f. (Rubiaceae), *Rapanea hermogenesii* Jung-Mend & Bernacci (Myrsinaceae), *Chrysophyllum viride* Mart. & Eichler (Sapotaceae), *Quiina glaziovii* Engl. (Quiinaceae), *Tetrastylidium grandifolium* (Baill.) Sleumer (Olacaceae), *Eugenia cuprea* (O.Berg) Mattos (Myrtaceae), *Garcinia gardneriana*

(Planch.&Triana) Zappi (Clusiaceae), *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae), *Handroanthus serratifolius* (Vahl) G. Nicholson (Bignoniaceae), *Inga marginata* Willd (Fabaceae – Mimosoideae) e *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll.Arg. (Rubiaceae). A descrição das espécies é apresentada no Capítulo 2.

As espécies foram selecionadas baseando-se no levantamento fitossociológico realizado na parcela permanente do PECB (Rodrigues 2006). Os critérios utilizados para a escolha das espécies foram abundância, facilidade de identificação em todos os estádios de desenvolvimento e por serem representantes dos seguintes grupos ecológicos, com base na tolerância à sombra: i) colonizadoras de clareiras e/ou bordas, ii) espécies de subosque e iii) espécies de dossel.

Foram consideradas como colonizadoras de clareiras e/ou bordas as espécies intolerantes à sombra, fotoblásticas, geralmente classificadas como pioneiras ou secundárias iniciais. Entre as espécies típicas de subosque estão aquelas tolerantes à sombra, que germinam e completam o seu ciclo de vida no subosque, geralmente classificadas como secundárias tardias. Como espécies típicas de dossel foram enquadradas as tolerantes à sombra nas fases iniciais do seu desenvolvimento, mas que podem alcançar e compor o dossel florestal ou a condição emergente, geralmente classificadas como secundárias tardias.

A classificação sucessional das espécies foi realizada mediante observações de campo (altura máxima dos adultos, estratégia de regeneração, local preferencial de regeneração) e a consulta a diferentes fontes bibliográficas. No entanto, em alguns casos há discordância entre os diversos autores ou ausência de informações sobre a classificação

sucessional da espécie. Nestes casos, as observações de campo prevaleceram na classificação das espécies.

Delineamento experimental

Para este estudo, foram sorteadas 25 sub-parcelas, dentre as 256 dos 10 ha da Parcela Permanente, totalizando 1 ha de área amostral. Para o sorteio das sub-parcelas foram consideradas apenas aquelas sobre o solo Cambissolo Háplico Tb distrofico latossólico. Nestas unidades amostrais todos os indivíduos das espécies selecionadas, com altura ≥ 3 cm, foram marcados com fita plástica numerada, tiveram registrado altura (estimada para indivíduos maiores que 2 m e medida com metro duplo, para os menores) e o diâmetro do caule no nível do solo (DAS) utilizando um paquímetro (precisão de 0,1 mm) ou uma fita métrica para medir o perímetro, no caso de indivíduos de maior diâmetro.

Para a avaliação da dinâmica populacional foram realizadas duas amostragens: a primeira de outubro a dezembro de 2004 e a segunda na mesma época em 2005.

Análise dos dados

Os indivíduos de cada espécie foram divididos em classes de tamanho com base em diâmetros e alturas. O mesmo número de classes foi utilizado para todas as espécies. A divisão das classes foi realizada levando-se em consideração a amplitude de tamanho dos indivíduos, para possibilitar a comparação entre as espécies. Todos os indivíduos foram divididos em cinco classes de tamanho, com intervalos variáveis, dependendo da amplitude dos dados.

Mortalidade e recrutamento

Foi utilizado para o cálculo da taxa de mortalidade o modelo exponencial contínuo (Swaine & Lieberman 1987), segundo o qual:

$$m_e = -\ln ((N_t - M)/N_t)/\Delta t$$

onde m_e é a taxa de mortalidade anual da população, N_t é o número de indivíduos no início do período em questão, M é o número de indivíduos que morreram e Δt o intervalo de tempo decorrido entre as duas amostragens.

As taxas anuais de ingresso (i) também seguiram o modelo exponencial, sendo calculadas a partir da fórmula:

$$i = \ln ((N_t + I)/N_t) / \Delta t$$

onde I é o número de indivíduos que atingiu o diâmetro ou altura mínimo de cada classe de tamanho no período.

Incremento populacional

Para verificar se houve balanceamento das taxas de mortalidade e recrutamento em cada classe de diâmetro e altura de cada espécie, foi calculada a taxa de incremento anual (r) a partir da seguinte fórmula:

$$r = \ln ((N_t + \Delta t)/N_t) / \Delta t$$

onde $N_t + \Delta t$ é o número de indivíduos no final do período. Valores de $r = 0$ indicam estabilidade populacional, valores $r > 0$ indicam aumento da população e de $r < 0$ indicam declínio populacional.

Foi calculado o crescimento populacional (λ) para o número total de indivíduos, a partir da variação do número de indivíduos no período estudado, da seguinte forma:

$$\lambda = \sqrt[t]{\frac{N_{t+1}}{N_t}}$$

Crescimento

Os valores de crescimento em altura e diâmetro no nível do solo (DAS) de cada indivíduo foram obtidos a partir do cálculo da diferença entre o valor medido na primeira e na segunda amostragem, dividido pelo período de tempo entre as duas medições, em anos ($t = 1$). Para estes cálculos foram desconsiderados os indivíduos mortos e recrutados na segunda amostragem.

Foram construídos, para cada espécie, diagramas de caixa (box-plots) com as médias e desvio padrão de crescimento em altura e diâmetro para cada classe de tamanho.

Mesmo após a transformação dos dados, as taxas de crescimento não apresentaram distribuição normal e homogeneidade de variâncias, motivo pelo qual foi empregada a Análise de Variância (ANOVA) não paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida pelo teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (Zar 1999), para comparar as taxas de crescimento entre espécies e entre classes de tamanho.

RESULTADOS

Na primeira medição foram amostrados 5.663 indivíduos, predominando a espécie *Tetrastylidium grandifolium* (1.732 indivíduos) e, no outro extremo *Alseis floribunda*, com o menor número (97 indivíduos). Na segunda medição, foram amostrados 5.410 indivíduos. As espécies mantiveram-se praticamente nas mesmas posições, em número de indivíduos, com exceção de *Chrysophyllum viride* e *Bathysa australis*, que trocaram de posição. No

período foi observado decréscimo nas populações estudadas ($\lambda = 0,9553$ e $r = - 0,0457$) (Tabela 1).

Não foi encontrado nenhum padrão que indique que os grupos ecológicos possam diferir quanto à taxa de recrutamento. Dentro dos grupos, houve espécies com altas taxas de recrutamento e outras com baixas taxas (Tabela 1). As maiores taxas de recrutamento foram obtidas para *Rapanea hermogenesii* (0,163), *Inga marginata* (0,148) e *Rudgea jasminoides* (0,073); enquanto as menores taxas foram de *Quiina glaziovii* (0,000) e *Garcinia gardneriana* (0,002) (Tabela 1).

Ao contrário da taxa de recrutamento, a taxa de mortalidade foi menor nas espécies de subosque, enquanto que para os demais grupos não foi observado uma tendência. A mortalidade se concentrou na menor classe de tamanho para todas as espécies (Tabelas 2 e 3). Houve uma tendência à diminuição na mortalidade a partir da segunda classe de tamanho e não foi observada mortalidade a partir da terceira classe de altura (Tabela 2). Apenas *Eugenia cuprea* e *Rudgea jasminoides* apresentaram indivíduos mortos na segunda e terceira classes de diâmetro, respectivamente (Tabela 3). As espécies com as maiores taxas de mortalidade registradas no período foram *Tetrastylidium grandifolium* (0,214), *Rapanea hermogenesii* (0,198) e *Chrysophyllum viride* (0,188) (Tabela 1).

Quanto ao incremento populacional, foi observado que apenas duas espécies, ambas de subosque, apresentaram recrutamento maior do que mortalidade. Para os grupos das espécies de dossel e colonizadoras houve decréscimo populacional, com duas espécies de dossel com os decréscimos bem maiores do observado no geral (Figura 1). Em decorrência das altas taxas de mortalidade, *Chrysophyllum viride* e *Tetrastylidium grandifolium* apresentaram maior decréscimo populacional entre as espécies estudadas (Tabela 1 e Figura

1). O incremento foi quase nulo para *Rapanea hermogenesii*, pois, apesar da mais alta taxa de recrutamento, esta espécie apresentou alta taxa de mortalidade (Tabela 1 e Figura 1). Entre as espécies que apresentaram incremento populacional, *Inga marginata*, apesar da alta taxa de mortalidade, apresentou taxa de recrutamento também alta, enquanto que para *Rudgea jasminoides* o incremento foi resultado da alta taxa de recrutamento e baixa taxa de mortalidade (Tabela 1 e Figura 1).

Houve tendência de maior crescimento em altura e diâmetro com o aumento da classe de tamanho para todas as espécies. Ou seja, a média de crescimento é maior nos indivíduos pertencentes às maiores classes de tamanho (Figuras 2-5). Essa tendência ocorreu para a altura e diâmetro tanto das espécies de dossel quanto de subosque, que apresentaram diferenças de crescimento entre a menor classe e as demais (Tabelas 4 e 5). No entanto, para as espécies colonizadoras de clareiras e bordas, o crescimento em altura não diferiu (ANOVA de Kruskal-Wallis) (Tabela 4). Em relação ao crescimento em diâmetro, apenas *Alseis floribunda* não diferiu entre a menor classe de tamanho e as demais classes (ANOVA de Kruskal-Wallis, $H = 0,33$, $P > 0,05$) (Tabela 5).

Embora na análise do crescimento médio entre as diferentes classes de tamanho tenha sido possível distinguir as espécies do grupo das colonizadoras de bordas e clareiras das demais, nenhum padrão ficou evidente na comparação do crescimento médio anual das espécies (Figuras 6 e 7). Tanto para o crescimento médio em altura quanto em diâmetro, nenhuma espécie esteve muito acima da média, mas o desvio padrão foi alto para todas as espécies, principalmente quanto ao crescimento em altura (Figuras 6 e 7).

Dentre as espécies colonizadoras de clareiras, *Bathysa australis*, apresentou o maior crescimento médio em altura e *Rapanea hermogenesii* o menor crescimento (ANOVA

Kruskall-Wallis, $P < 0,05$). O crescimento em altura não diferiu entre as espécies de dossel ($P < 0,05$). Por outro lado, entre as espécies de subosque foram encontradas diferenças significativas no crescimento em altura. *Inga marginata* apresentou o menor crescimento médio, e diferiu de *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana* e *Guapira opposita*. As demais espécies de subosque não diferiram quanto ao crescimento em altura (Tabela 6, Figura 6).

Nas espécies colonizadoras de clareiras e bordas o maior incremento em diâmetro foi de *Bathysa australis*, enquanto *Alseis floribunda* e *Rapanea hermogenesii* não diferiram. Entre as espécies de dossel não foram observadas diferenças significativas para o crescimento em diâmetro. Entre as espécies de subosque, algumas espécies diferiram, enquanto outras não. *Garcinia gardneriana* apresentou o maior crescimento e *Inga marginata* o menor (Tabela 7, Figura 7).

DISCUSSÃO

A alta concentração de mortalidade na menor classe de tamanho obtida neste estudo segue o padrão esperado para espécies tropicais, segundo estudos realizados no Panamá (De Steven 1994) e na Costa Rica (Clark & Clark 1987).

Taxas de mortalidade superiores a 10% são geralmente associadas a espécies colonizadoras (Condit *et al.* 1995). Neste estudo, apenas a espécie *Rapanea hermogenesii* do grupo das colonizadoras apresentou taxa de mortalidade superior a 10% e as demais entre 5 e 10%. Estas espécies apresentaram baixas taxas de recrutamento, o que resultou em decréscimo populacional, fato esperado para este grupo quando submetido a condições de pouca luminosidade em florestas maduras (Nascimento *et al.* 2005), como é o caso da comunidade estudada.

A mortalidade das espécies de dossel indicou que existe um gradiente de respostas, decorrente da diversidade de estratégias presente neste grupo (Lieberman *et al.* 1990, Finegan *et al.* 1999, Alves 2000, Baker & Bunyavejchewin 2006). As espécies *Chrysophyllum viride* e *Tetrastylidium grandifolium* apresentaram altas taxas de mortalidade acompanhadas de altas taxas de recrutamento, já a espécie *Quiina glaziovii* apresentou baixa taxa de mortalidade e nenhum indivíduo recrutado no período estudado.

As espécies de subosque apresentaram as menores taxas de mortalidade. Em estudos realizados com espécies de subosque em florestas tropicais, tem sido comum encontrar, entre as espécies tolerantes à sombra, taxas de mortalidade próximas de 2,25% (Manokaran & Kochummen 1987, Condit *et al.* 1995). Taxas de sobrevivência superiores a 90% são relativamente altas, sugerindo o status de espécies não pioneiras ou tolerantes à sombra (Turner 1990, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Condit *et al.* 1995, Resende *et al.* 1997). Dentre as espécies de subosque, apenas *I. marginata*, apresentou alta taxa de mortalidade, mas a taxa de recrutamento no período também foi elevada.

Seguindo o padrão que tem sido observado em florestas tropicais, o recrutamento não foi suficiente para contrabalançar a mortalidade (Fonseca 2001, Bertani 2006). As principais causas de morte em uma população, sejam elas dependentes da densidade ou da distância, são a presença de patógenos ou herbívoros, a alelopatia e a competição entre plântulas ou entre plântulas e indivíduos adultos (Augsburger 1983, Swaine *et al.* 1987, Connell & Green 2000). Howe (1990) apontou ainda a seca e a baixa disponibilidade de luz, além da predação, como principais fatores que afetaram o recrutamento de *Virola surinamensis* Warb. em estudo realizado no Panamá.

A mortalidade foi maior do que o recrutamento para dez das doze espécies estudadas. Esse fato pode ter como explicação o curto período analisado, que não possibilitou observar o período pós-reprodutivo de algumas das espécies (*Alseis floribunda*, *Chrysophyllum viride*, *Eugenia cuprea*, *Garcinia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Quiina glaziovii* e *Handroanthus serratifolius*). Muitas espécies tropicais apresentam reprodução supra-anual, com intervalos irregulares (Ashton *et al.* 1988). Essa possível irregularidade somente é revelada após estudos de longa duração (Connell & Green 2000). As causas implícitas deste fenômeno podem ser uma resposta às condições climáticas ou a estratégias reprodutivas (Norton & Kelly 1988, Smith *et al.* 1990, Sork *et al.* 1993)

Das espécies em que foi observado o período pós-reprodutivo (*Bathysa australis*, *Inga marginata*, *Rapanea hermogenesii*, *Rudgea jasminoides* e *Tetrastylidium grandifolium*), apenas duas apresentaram incremento populacional (*I. marginata* e *R. jasminoides*). Para as espécies *B. australis*, *R. hermogenesii* e *T. grandifolium*, a taxa de mortalidade foi superior à de recrutamento.

A partir das taxas de mortalidade e recrutamento obtidas, não foi possível validar a separação das espécies em grupos ecológicos realizada *a priori*. De forma geral, as espécies colonizadoras de bordas e clareiras e espécies de dossel apresentaram as maiores taxas de mortalidade, enquanto as espécies de subosque apresentaram as menores taxas.

A capacidade de reagir a mudanças nas condições ambientais, principalmente em relação à disponibilidade de luz (Korming & Balsley 1994) justifica os valores de crescimento entre classes de tamanho obtidos, as quais apresentaram, para todas as espécies avaliadas, variação intraespecífica no crescimento positivamente correlacionada com as classes de tamanho, tanto para a altura quanto para o diâmetro.

Uma alta proporção de indivíduos com crescimento zero é característica de espécies de crescimento lento, tolerantes à sombra (Lieberman & Lieberman 1987, Lieberman *et al.* 1990). Plântulas e jovens de muitas espécies arbóreas em uma floresta tropical encontram-se sob condições de baixa luminosidade, o que deve fazer com que estas espécies possuam grande habilidade em sobreviver nesses ambientes, apresentando baixo crescimento (Uhl *et al.* 1988). A ausência de incremento neste estágio reflete a capacidade dos indivíduos sobreviverem a longos períodos de supressão (Primack *et al.* 1985, Lieberman *et al.* 1990, Clark & Clark 1992, Martini 1996, Alves 2000).

Para as espécies colonizadoras de bordas e clareiras não foram encontradas diferenças de crescimento em altura entre as classes de tamanho, indicando que para este grupo o crescimento é constante e em todas as fases de desenvolvimento.

Taxas de crescimento nas florestas tropicais mostram considerável variação intra e interespecífica (Clark & Clark 1992, 2001). Em estudos demográficos esta variação é frequentemente negligenciada ou considerada ao acaso (Fox *et al.* 2001). A variação nas taxas de crescimento intraespecífica, entretanto, não é distribuída ao acaso mas, sim, consequência de características genéticas, associadas a fatores ambientais que fazem com que algumas árvores apresentem melhor performance do que outras (Brienen *et al.* 2006),.

A importância relativa de diferentes componentes que contribuem para essa variação é difícil de investigar (Primack *et al.* 1985). Muitos estudos em florestas tropicais mostram relação inversamente proporcional entre o crescimento e a tolerância à sombra (Clark & Clark 1992, Davies 2001, Nascimento *et al.* 2005). Neste estudo, o incremento em altura e diâmetro não pode ser relacionado com a tolerância à sombra, uma vez que apenas entre as espécies consideradas de dossel não houve diferenças significativas, rejeitando-se,

desta forma, a hipótese de que o crescimento em altura e diâmetro diferem entre as espécies com diferentes níveis de tolerância à sombra. Clark & Clark (2001) concluíram, a partir de um estudo na Costa Rica, que 16 anos de medição foram insuficientes para determinar o padrão de crescimento das árvores, sendo necessárias medidas contínuas por mais anos.

Outros aspectos que devem ser considerados são expostos em um estudo realizado por Dalling *et al.* (2001), com *Alseis backiana*, em que foi observado que esta espécie, preliminarmente classificada como pioneira, apresenta características de espécies tolerantes à sombra, como a permanência de um grande número de jovens no subosque, com baixa taxa de mortalidade, decorrente de adaptações fisiológicas e morfológicas, incluindo eficiente interceptação luminosa, não sobreposição de folhas, tolerância a danos físicos e alta capacidade de rebrota. Esses resultados mostram que a classificação em grupos ecológicos não avalia toda a extensão possível de combinações dos atributos ecológicos das plântulas encontradas nas florestas tropicais e indica que o requerimento de clareiras para o estabelecimento de plântulas não limitou a abundância de indivíduos adultos em qualquer outra condição de luminosidade.

Como todas as classificações em grupos ecológicos, a categorização das espécies oculta inevitavelmente algumas diferenças inter e intra-específicas (Clark & Clark 1992, Turner 2001). De forma geral, os descritores utilizados (recrutamento, mortalidade e crescimento) não indicaram diferenças entre os grupos ecológicos que justifiquem a separação das espécies realizada *a priori*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIBA, S. & KOHYAMA, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84:207-218.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTÍNEZ-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 Tropical Ecology* 80:275-290.
- ALVES, L.F. 2000. Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- APPOLINÁRIO, V., OLIVEIRA FILHO, A.T., GUILHERME, F.A.G. 2005. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous forest. *Revista Brasileira de Botânica* 28:347-360.
- ASHTON, P.S., GIVINISH T.J., & APPANAH, S. 1988. Stag-gered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the seasonal tropics. *American Naturalist* 132:44–66.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Seed dispersal of tropical tree *Platipodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-771.
- BAKER, J.P. & BUNYAVEJCHEWIN, S. 2006. Suppression, release and canopy recruitment in five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22:521-529.
- BERTANI, D.F. 2006. Ecologia de populações de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- BRIENEN, R.J.W., ZUIDEMA, P.A., DURING, H.J. 2006. Autocorrelated growth of tropical forest trees: Unraveling patterns and quantifying consequences. *Forest Ecology and Management* 237:179–190
- CAREY, E.V., BROWN, S., GILLESPIE, A.J.R. & LUGO, A.E. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26:255-265.
- CLARK, D.A. 1994. Plant demography. *In* La Selva – Ecology and natural history of a neotropical rain forest (L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, p. 90-105.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35 (supl.):41-54.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 2001. Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82:1460-1472
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.

- CONNELL, J.H., TRACEY, J.G. & WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54:141-164.
- CONNELL, J.H. & GREEN, P.T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 81:568-584.
- DALLING, J.W., WINTER, K., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 2001 The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82:933-945.
- DAVIES, S.J. 2001. Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology* 82:920 –932.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review Ecology and Systematic* 18:431-451.
- DE STEVEN, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383.
- FINEGAN, B., CAMACHO, M. & ZAMORA, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rica rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- FONSECA, M.G. 2001. Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no município de Campina, SP. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- FOX, J.C., ADES, P.K., BI, H.Q. 2001. Stochastic structure and individual-tree growth models. *Forest Ecology and Management* 154:261–276.
- GENTRY, A.H. & TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu “mature” floodplain forest. *In* Four Neotropical Rainforests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New York, p.542-564.
- GOMES, E.P.C., MANTOVANI, W., KAGEYAMA, P.Y. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63:47-60.
- HOWE, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-280.
- KORNING, J. & BALSLEV, H. 1994. Growth rate and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 3:347-358.
- LANG, G.E. & KNIGHT, D.H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64:1075-1080.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:347-358.
- LIEBERMAN, D., HARTSHORN, G.S., LIEBERMAN, M. & PERALTA, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, Costa Rica, 1969-1985,. *In*: Four neotropical rainforests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven and London, p.509-521.

- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., HARTSHORN, G. & PERALTA, R. 1985. Growth rate and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1:97-109.
- MANOKARAN, N. & KOCHUMMEN, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3:315-330.
- MARTINI, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, W.F., CONDIT, R., LAURANCE, S.G., D'ANGELO, S. & ANDRADE, A.C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* 16:625-634
- NORTON, D.A. & KELLY, D. 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of the economies of scale. *Functional Ecology* 2:399-408.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., MELLO, J.M. & SCOLFORO, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131:45-66.
- PRIMACK, R.B., ASHTON, P.S., CHAI, P. & LEE, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* 66:577-588.

- RESENDE, J.C., SCHIAVINI, I. & KLINK, C.A. 1997. Ecological aspects of a *Copaifera langsdorfii* population in a gallery forest of Central Brazil. *In* Proceedings of the international symposium on assessment and monitoring of forests in tropical dry region with special reference to gallery forests (J. Imaña-Encimas & C. Kleinn, ed.). University of Brasilia, DF, p.147-156.
- RODRIGUES, R.R. 2006. 40 ha de Florestas do Estado de São Paulo: Uma Experiência Multidisciplinar. 4º Relatório Científico. <http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php> (acessado em Agosto de 2007).
- SMITH, C.C., HAMRICK, J.L. & KRAMER, C.L. 1990. The advantage of mast years for wind pollination. *American Naturalist* 136:154–166.
- SORK, V.L., BRAMBLE, J. & SEXTON, O. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74:528–541.
- SWAINE, M.D. 1989. Population dynamics of tree species. *In* Tropical forests. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity (L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev, eds.). Academic Press, San Diego.
- SWAINE, M.D. & LIEBERMAN, D. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* 3:ii-iii.
- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forests: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- TAYLOR, D.M., HAMILTON, A.C., WHYATT, J.D., MUCUNGUZI, P. & BUKENYA-ZIRABA, R. 1996. Stand dynamics in Mpanga Research Forest Reserve, Uganda, 1968-1993. *Journal of Tropical Ecology* 12:583-597.

- THOMAS, S.C. 1996. Relative size at onset of maturity in rain forest trees: a comparative analysis of 37 Malaysia species. *Oikos* 76:145-154.
- THOMAS, S.C. & BAZZAZ, F.A. 1999. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80:1607-1622.
- TURNER, I.M. 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:469-478.
- TURNER, I.M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- UHL, C. CLARK, K & MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- VELOSO, H.P. & GOES-FILHO, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica ecológica da vegetação neotropical. *Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL, série vegetação*, Salvador, p.1-80.
- WHITMORE, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *In Ecology of tropical forest tree seedlings* (M. D. Swaine, ed.). Man and the Biosphere Series Volume 17. UNESCO (Paris) and the Parthenon Publishing Group, Carnforth, UK, p.3-39.
- ZAR, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

Tabela 1. Número total de indivíduos medidos em 2004 e 2005, número de indivíduos mortos e recrutados em 2005, taxa anual de mortalidade, recrutamento e incremento populacional total para as espécies escolhidas no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo. (I = taxa anual de ingresso, M = número de indivíduos mortos, m_e = taxa anual de mortalidade, N_t = número inicial de indivíduos em 2004, N_{t+1} = número final de indivíduos em 2005, R = número de indivíduos recrutados, r = incremento populacional).

Espécies	N_t	N_{t+1}	M	R	m_e	I	r
Colonizadoras de bordas e clareiras							
<i>Alseis floribunda</i>	97	91	8	2	0,086	0,020	-0,064
<i>Bathysa australis</i>	129	124	8	3	0,064	0,023	-0,040
<i>Rapanea hermogenesii</i>	468	467	84	83	0,198	0,163	-0,002
Dossel							
<i>Chrysophyllum viride</i>	134	113	23	2	0,188	0,015	-0,170
<i>Quiina glaziovii</i>	134	127	7	0	0,054	0,000	-0,054
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	1732	1529	333	130	0,214	0,072	-0,125
Subosque							
<i>Eugenia cuprea</i>	337	324	14	1	0,042	0,003	-0,039
<i>Garcinia gardneriana</i>	525	514	10	1	0,019	0,002	-0,021
<i>Guapira opposita</i>	988	957	53	22	0,055	0,022	-0,032
<i>Inga marginata</i>	377	393	44	60	0,124	0,148	0,042
<i>Rudgea jasminoides</i>	643	675	17	49	0,027	0,073	0,049
<i>Handroanthus serratifolius</i>	99	96	4	1	0,041	0,010	-0,031

Tabela 2. Número total de indivíduos medidos em 2004 e 2005, número de indivíduos mortos e recrutados em 2005 e taxa anual de mortalidade, recrutamento e incremento populacional de cada espécie escolhida por classe de altura. (I=taxa anual de ingresso, M=número de indivíduos mortos, m_e =taxa anual de mortalidade, N_t =número inicial de indivíduos em 2004, N_{t+1} =número final de indivíduos em 2005, R=número de indivíduos recrutados, r=incremento populacional).

Classes de altura (cm)	N_t	N_{t+1}	M	R	Ing	m_e	I	r
<i>Alseis floribunda</i>								
5-194	86	79	8	2	0	0,098	0,052	-0,085
>194-572	7	9	0	0	2	0,000	0,314	0,251
>572-761	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>761-950	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Bathysa australis</i>								
2-242	103	97	7	3	0	0,070	0,045	-0,060
>242-482	11	11	1	0	1	0,095	0,226	0,000
>482-721	9	9	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>721-961	4	4	0	0	1	0,000	0,402	0,000
>961-1200	2	3	0	0	1	0,000	0,549	0,405
<i>Chrysophyllum viride</i>								
9-510	121	98	23	2	0	0,211	0,040	-0,211
>510-1007	5	7	1	0	2	0,223	0,389	0,336
>1007-1505	6	4	0	0	0	0,000	0,000	-0,405
>1505-2002	1	3	0	0	1	0,000	0,693	1,099
>2002-2500	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Eugenia cuprea</i>								
7-186	241	225	12	1	0	0,051	0,023	-0,069
>186-364	62	55	1	0	7	0,016	0,068	-0,120
>364-543	27	35	1	0	11	0,038	0,135	0,260
>543-721	6	8	0	0	2	0,000	0,347	0,288
>721-900	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Garcinia gardneriana</i>								
8-266	362	346	9	1	0	0,025	0,016	-0,045
>266-525	94	88	3	0	12	0,032	0,050	-0,066
>525-783	48	55	0	0	13	0,000	0,086	0,136
>783-1042	14	18	0	0	4	0,000	0,206	0,251
>1042-1300	7	7	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Guapira opposita</i>								
3-282	794	756	52	21	4	0,068	0,008	-0,049
>282-562	165	164	1	0	12	0,006	0,031	-0,006
>562-841	19	26	0	0	8	0,000	0,173	0,314
>841-1121	8	8	0	0	1	0,000	0,275	0,000
>1121-1400	2	3	0	0	1	0,000	0,549	0,405

Tabela 2. Continuação

Classes de altura	N _t	N _{t+1}	M	R	Ing	m _e	I	r
<i>Inga marginata</i>								
3-162	347	363	42	60	2	0,129	0,017	0,045
>162-322	21	22	2	0	4	0,100	0,153	0,047
>322-481	4	3	0	0	0	0,000	0,000	-0,288
>481-641	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>641-800	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Quiina glaziovii</i>								
9-267	107	99	6	0	0	0,058	0,044	-0,078
>267-525	15	16	1	0	2	0,069	0,189	0,065
>525-784	6	5	0	0	0	0,000	0,000	-0,182
>784-1042	4	5	0	0	1	0,000	0,402	0,223
>1042-1300	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Rapanea hermogenesii</i>								
4-243	446	445	84	83	1	0,209	0,014	-0,002
>243-482	8	8	0	0	1	0,000	0,275	0,000
>482-722	9	8	0	0	0	0,000	0,000	-0,118
>722-961	3	3	0	0	1	0,000	0,462	0,000
>961-1200	2	3	0	0	1	0,000	0,549	0,405
<i>Rudgea jasminoides</i>								
3-162	605	638	16	49	0	0,027	0,011	0,053
>162-481	16	12	1	0	0	0,065	0,000	-0,288
>481-641	15	15	0	0	3	0,000	0,193	0,000
>641-800	7	10	0	0	3	0,000	0,329	0,357
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>								
5-404	1682	1464	333	130	0	0,221	0,004	-0,139
>404-803	21	35	1	0	15	0,049	0,171	0,511
>803-1202	20	20	0	0	1	0,000	0,152	0,000
>1202-1601	8	6	0	0	1	0,000	0,275	-0,288
>1601-2000	1	4	0	0	3	0,000	1,386	1,386
<i>Handroanthus serratifolius</i>								
7-326	71	67	4	1	0	0,058	0,060	-0,058
>326-644	12	12	0	0	2	0,000	0,220	0,000
>644-963	10	11	0	0	1	0,000	0,240	0,095
>963-1281	4	2	0	0	0	0,000	0,000	-0,693
>1281-1600	2	4	0	0	2	0,000	0,693	0,693

Tabela 3. Número total de indivíduos medidos em 2004 e 2005, número de indivíduos mortos e recrutados em 2005 e taxa anual de mortalidade, recrutamento e incremento populacional de cada espécie escolhida por classe de diâmetro (DAS). (I=taxa anual de ingresso, Ing= número de indivíduos que mudaram de classe de tamanho, M=número de indivíduos mortos, m_e =taxa anual de mortalidade, N_t =número inicial de indivíduos em 2004, N_{t+1} =número final de indivíduos em 2005, R=número de indivíduos recrutados, r=incremento populacional).

Classes de DAS	N_t	N_{t+1}	M	R	Ing	m_e	I	r
<i>Alseis floribunda</i>								
0,1-3,6	84	78	8	2	0	0,100	0,053	-0,074
>3,6-7,1	9	9	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>7,1-14,0	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>14,0-17,5	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Bathysa australis</i>								
0,1-6,8	116	110	8	3	0	0,071	0,041	-0,053
>6,8-13,5	4	5	0	0	1	0,000	0,402	0,223
>13,5-20,3	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>20,3-27,0	2	1	0	0	0	0,000	0,000	-0,693
>27,0-33,7	4	5	0	0	1	0,000	0,402	0,223
<i>Chrysophyllum viride</i>								
0,1-17,3	125	104	8	3	0	0,066	0,039	-0,184
>17,3-34,4	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>34,4-51,6	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>51,6-68,7	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>68,7-85,9	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Eugenia cuprea</i>								
0,1-2,8	274	262	13	1	1	0,049	0,020	-0,045
>2,8-5,5	40	39	1	0	2	0,025	0,093	-0,025
>5,5-8,3	14	14	0	0	1	0,000	0,193	0,000
>8,3-11,0	5	5	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>11,0-13,7	4	4	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Garcinia gardneriana</i>								
0,2-6,9	453	438	12	1	0	0,027	0,014	-0,034
>6,9-13,6	46	47	0	0	4	0,000	0,085	0,022
>13,6-20,3	23	24	0	0	3	0,000	0,142	0,043
>20,3-27,0	2	4	0	0	2	0,000	0,693	0,693
>27,0-33,7	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Guapira opposita</i>								
0,2-8,8	910	874	53	22	2	0,060	0,008	-0,040
>8,8-17,4	60	65	0	0	7	0,000	0,070	0,080
>17,4-26,1	11	11	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>26,1-34,7	4	4	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>34,7-43,4	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000

Tabela 3. Continuação

Classes de DAS	N _t	N _{t+1}	M	R	Ing	m _e	I	r
<i>Inga marginata</i>								
0,1-2,8	367	380	44	60	0	0,128	0,017	0,035
>2,8-8,1	7	10	0	0	3	0,000	0,329	0,357
>8,1-10,7	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>10,7-13,4	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Quiina glaziovii</i>								
0,4-9,0	125	117	7	0	0	0,058	0,000	-0,066
>9,0-17,6	3	4	0	0	2	0,000	0,536	0,288
>17,6-26,1	4	3	0	0	1	0,000	0,402	-0,288
>26,1-34,7	1	2	0	0	0	0,000	0,000	0,693
>34,7-43,3	1	1	0	0	2	0,000	1,099	0,000
<i>Rapanea hermogenesii</i>								
0,1-6,1	456	454	84	83	0	0,204	0,014	-0,004
>6,1-12,1	3	4	0	0	1	0,000	0,462	0,288
>12,1-18,2	2	2	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>18,2-24,2	6	6	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>24,2-30,2	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Rudgea jasminoides</i>								
0,1-4,2	606	639	16	1	49	0,027	0,011	0,053
>4,2-8,2	5	3	0	0	0	0,000	0,000	-0,511
>8,2-12,3	15	15	1	0	2	0,069	0,189	0,000
>12,3-16,3	15	14	0	0	1	0,000	0,185	-0,069
>16,3-20,4	2	4	0	0	2	0,000	0,693	0,693
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>								
0,2-11,7	1693	1490	333	130	0	0,219	0,004	-0,128
>11,7-23,2	18	18	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>23,3-34,6	14	14	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>34,6-46,1	4	4	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>46,1-57,6	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000
<i>Handroanthus serratifolius</i>								
0,2-11,0	83	79	4	1	0	0,049	0,053	-0,049
>11,0-21,8	11	12	0	0	1	0,000	0,226	0,087
>21,8-32,5	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>32,5-43,3	3	3	0	0	0	0,000	0,000	0,000
>43,3-54,1	1	1	0	0	0	0,000	0,000	0,000

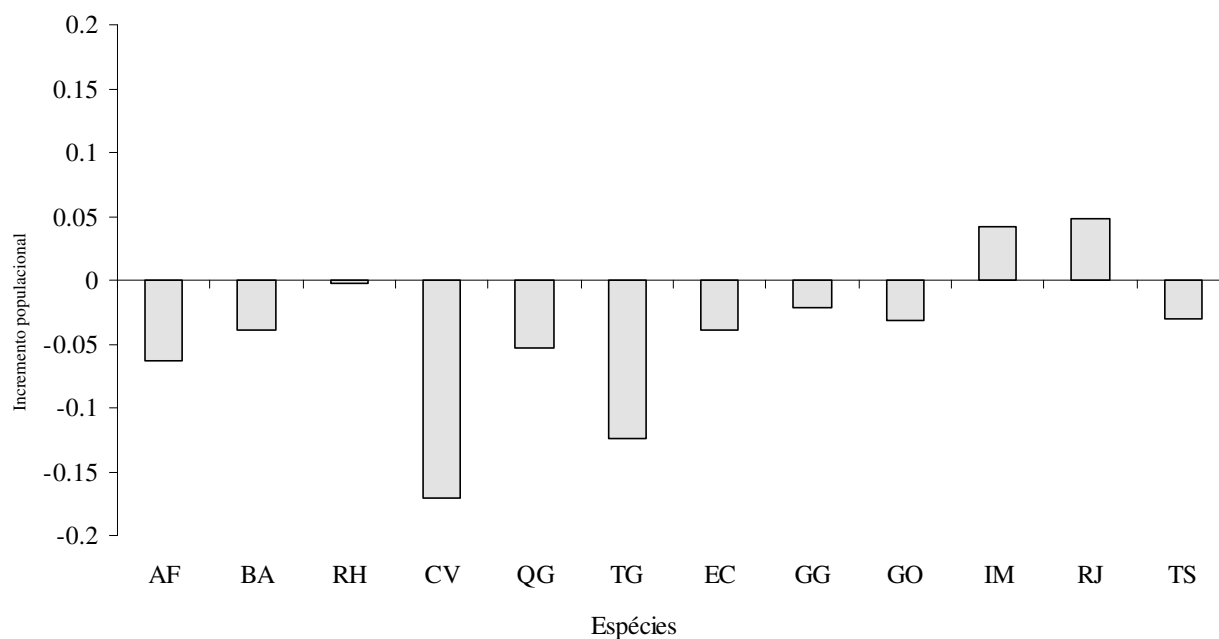


Figura 1. Incremento populacional (r) entre o ano de 2004 e 2005 para população de AF (*Alseis floribunda*), BA (*Bathysa australis*), CV (*Chrysophyllum viride*), EC (*Eugenia cuprea*), GG (*Garcinia gardneriana*), GO (*Guapira opposita*), IM (*Inga marginata*), QG (*Quiina glaziovii*), RH (*Rapanea hermonegenesii*), RJ (*Rudgea jasminoides*), TG (*Tetrastylidium grandifolium*), TS (*Handroanthus serratifolius*), no Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo.

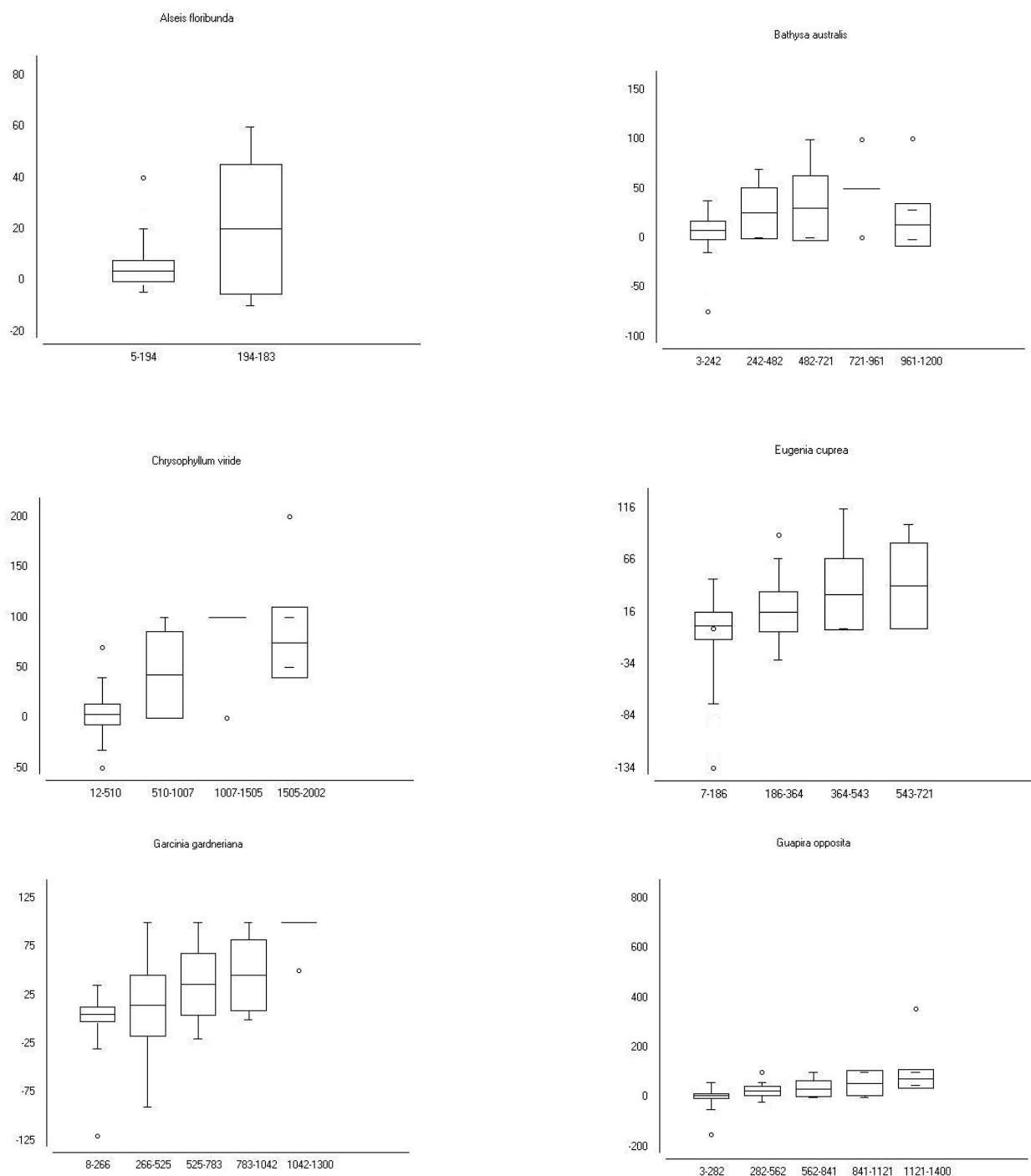


Figura 2. Variação em altura (cm) dos indivíduos amostrados em cada classe de altura. Linhas horizontais no interior das caixas=média, limites das caixas=desvio padrão, linhas horizontais= valores mínimos e máximos, pontos= “outliers”.

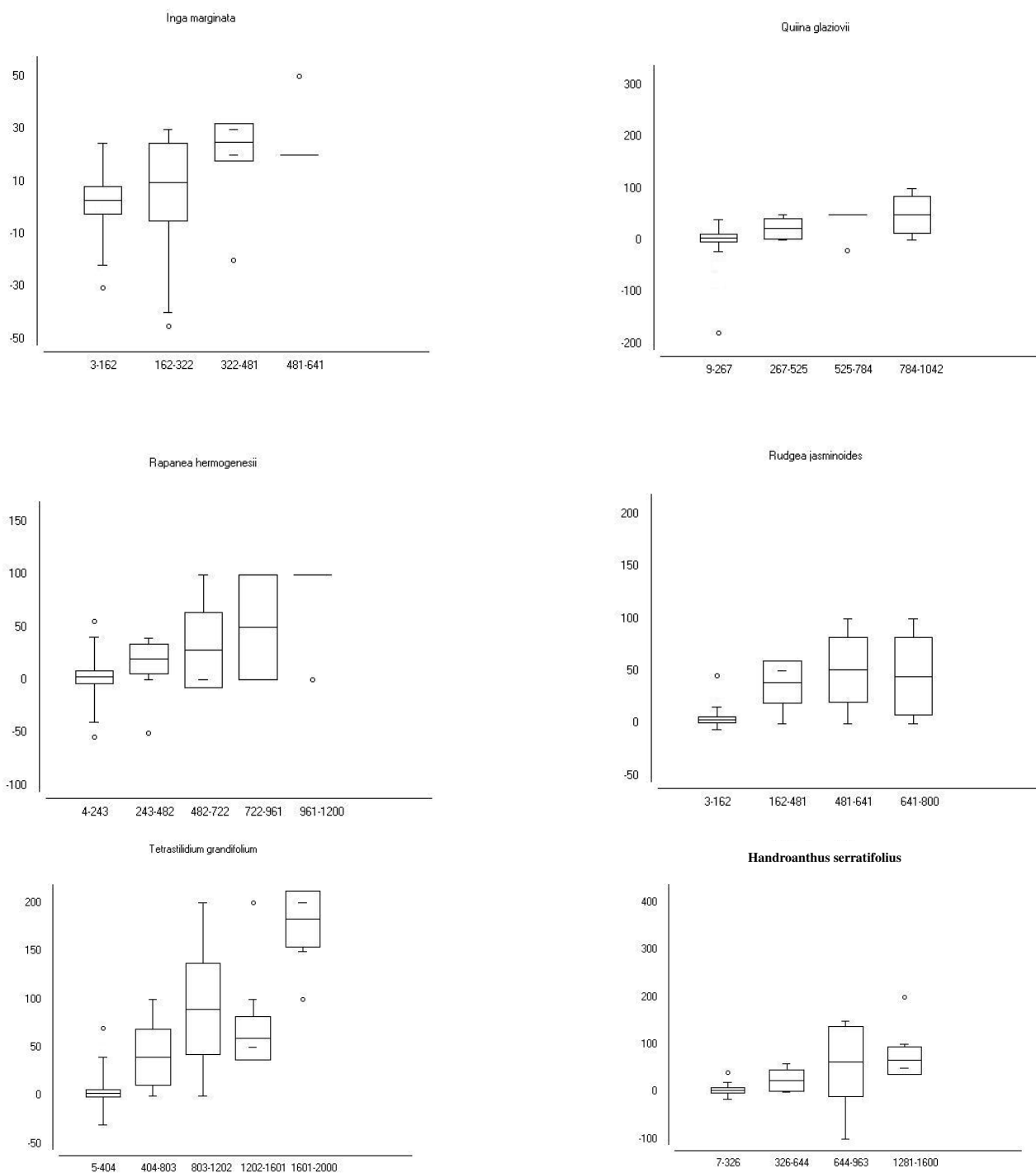


Figura 3. Variação em altura (cm) dos indivíduos amostrados em cada classe de altura. Linhas horizontais no interior das caixas=média, limites das caixas=desvio padrão, linhas horizontais= valores mínimos e máximos, pontos= “outliers”.

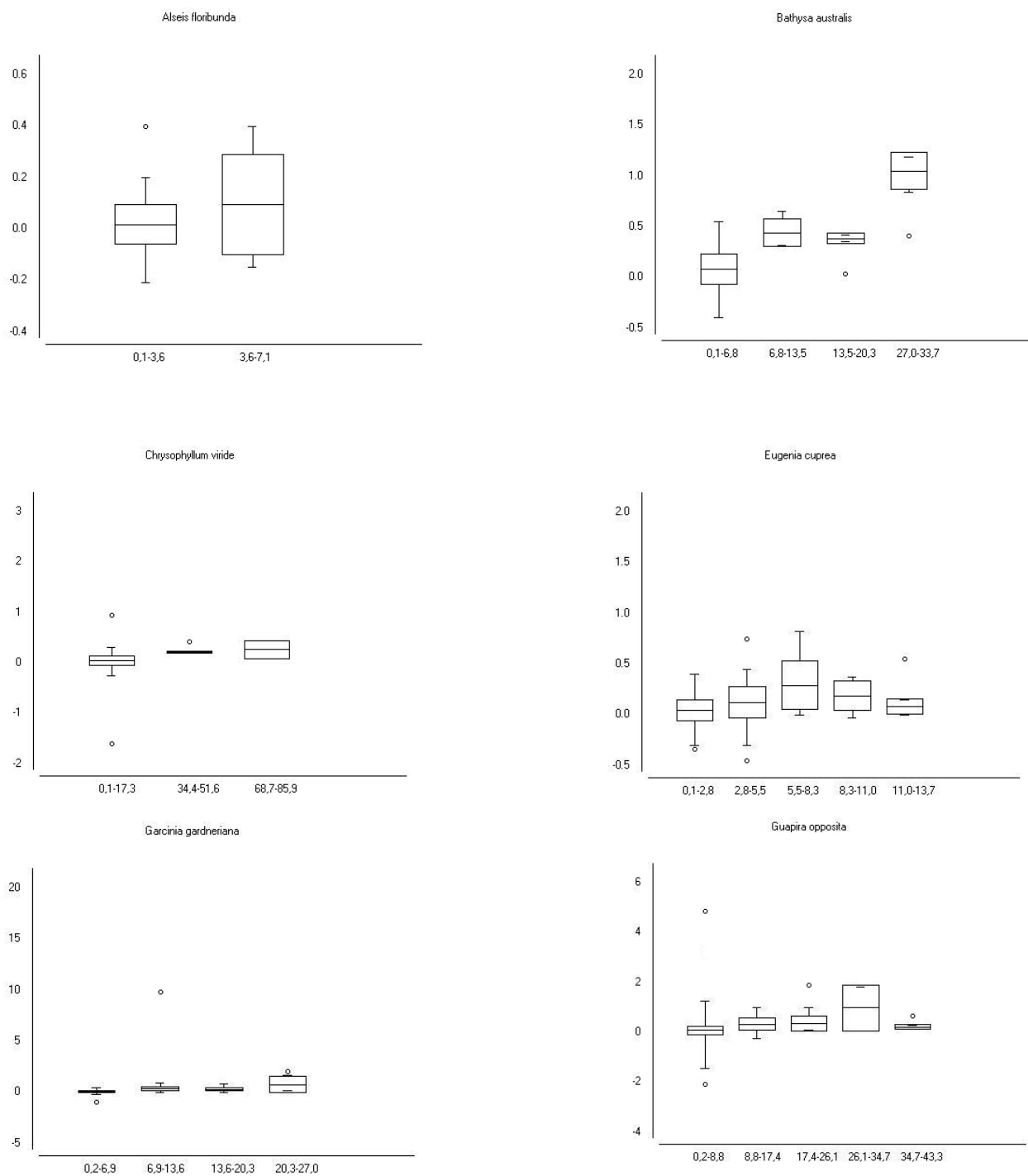


Figura 4. Variação em DAS (cm) dos indivíduos amostrados em cada classe de diâmetro. Linhas horizontais no interior das caixas=média, limites das caixas=desvio padrão, linhas horizontais= valores mínimos e máximos, pontos= “outliers”.

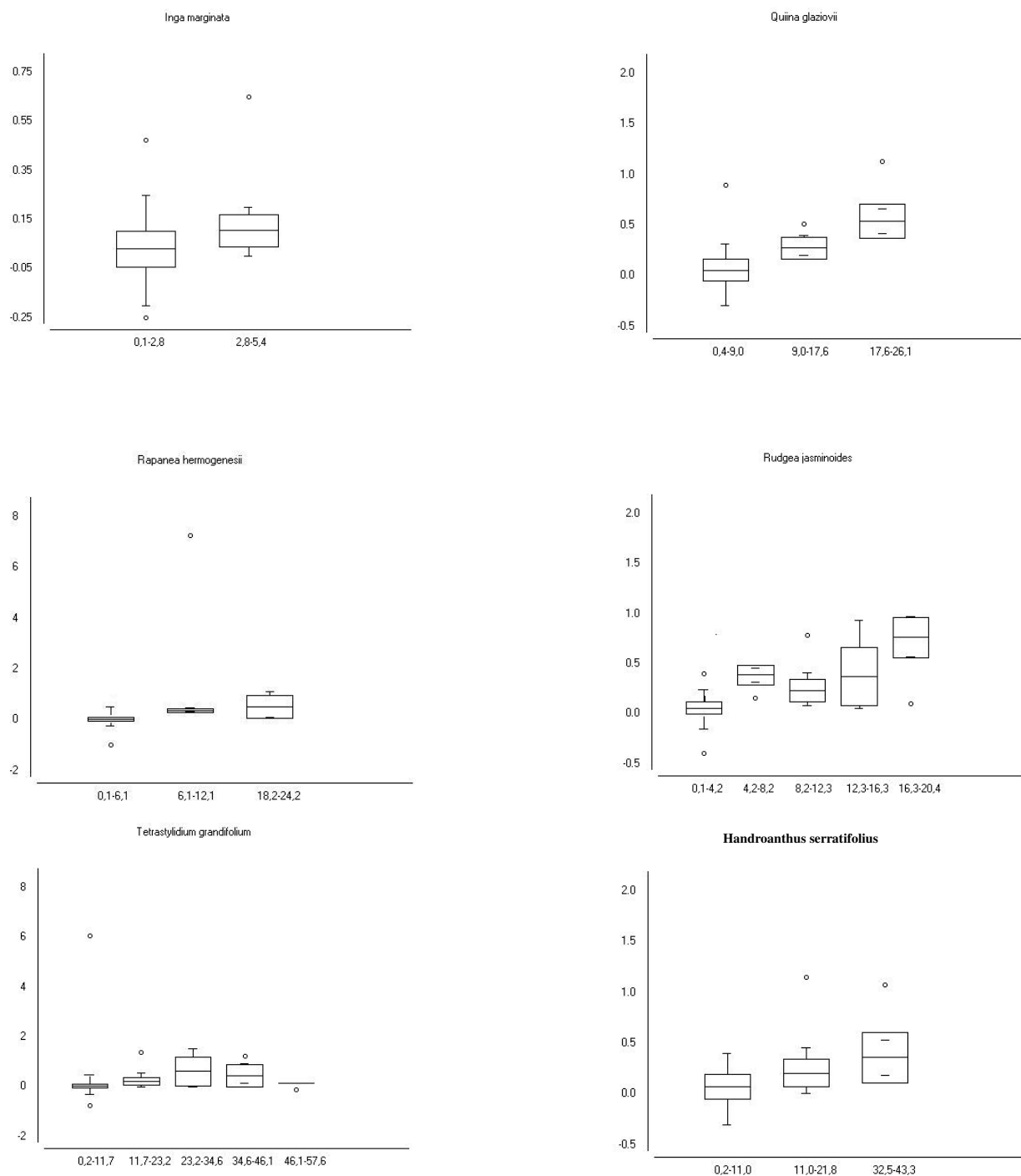


Figura 5. Variação em DAS (cm) dos indivíduos amostrados em cada classe de diâmetro. Linhas horizontais no interior das caixas=média, limites das caixas=desvio padrão, linhas horizontais= valores mínimos e máximos, pontos= “outliers”.

Tabela 4. Análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis e teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn das taxas anuais de crescimento em altura (cm.ano⁻¹) em diferentes classes de tamanho (altura, cm). No teste de comparações múltiplas, as classes de tamanho foram arranjas em ordem crescente e numeradas, as classes citadas foram as que apresentaram diferenças significativas.

Espécie	ANOVA não-paramétrica de Kruskal-Wallis (H); Probabilidade	Teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (classes de altura com diferenças significativas)
<i>Alseis floribunda</i>	H = 1,86; P = 0,1720	-
<i>Bathysa australis</i>	H = 10,06; P = 0,0394	-
<i>Chrysophyllum viride</i>	H = 16,88; P = 0,0007	1 e 4;
<i>Eugenia cuprea</i>	H = 49,59; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 4
<i>Garcina gardneriana</i>	H = 74,14; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 4; 1 e 5
<i>Guapira opposita</i>	H = 100,08; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 5
<i>Inga marginata</i>	H = 25,41; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 4
<i>Handroanthus serratifolius</i>	H = 24,69; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 5
<i>Quiina glaziovii</i>	H = 25,41; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 4
<i>Rapanea hermogenesii</i>	H = 10,32; P = 0,0353	-
<i>Rudgea jasminoides</i>	H = 45,78; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	H = 118,16; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 4; 1 e 5

Tabela 5. Análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis e teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn das taxas anuais de crescimento em diâmetro (cm.ano⁻¹) em diferentes classes de tamanho. No teste de comparações múltiplas, as classes de tamanho foram arranjadas em ordem crescente e numeradas, as classes citadas foram as que apresentaram diferenças significativas.

Espécie	ANOVA não-paramétrica de Kruskal-Wallis (H); Probabilidade	Teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (classes de tamanho com diferenças significativas)
<i>Alseis floribunda</i>	H = 0,33; P = 0,5651	-
<i>Bathysa australis</i>	H = 25,26; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 5
<i>Chrysophyllum viride</i>	H = 12,16; P = 0,0023	1 e 3;
<i>Eugenia cuprea</i>	H = 40,52; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3
<i>Garcina gardneriana</i>	H = 139,98; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 4
<i>Guapira opposita</i>	H = 134,61; P = 0,0000	1 e 2 ; 1 e 3
<i>Inga marginata</i>	H = 11,51; P = 0,0007	1 e 2
<i>Handroanthus serratifolius</i>	H = 16,62; P = 0,0002	1 e 2; 1 e 4
<i>Quiina glaziovii</i>	H = 17,95; P = 0,0001	1 e 2; 1 e 3
<i>Rapanea hermogenesii</i>	H = 26,54; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 4
<i>Rudgea jasminoides</i>	H = 91,74; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 4; 1 e 5
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	H = 84,62; P = 0,0000	1 e 2; 1 e 3; 1 e 4; 1 e 5

Tabela 6. Análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis e teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn das taxas anuais de crescimento em altura (cm.ano⁻¹) entre as espécies. Af = *Alseis floribunda*, Ba = *Bathysa australis*, Cv = *Chrysophyllum viride*, Ec = *Eugenia cuprea*, Gg = *Garcinia gardneriana*, Im = *Inga marginata*, Qg = *Quiina glaziovii*, Rh = *Rapanea hermogenesii*, Rj = *Rudgea jasminoides*, Tg = *Tetrastylidium grandifolium*, Ts = *Handroanthus serratifolius*.

	Ba	Cv	Ec	Gg	Go	Im	Qg	Rh	Rj	Tg	Ts
Af	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ba	-	ns	ns	ns	ns	< 0,05	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05	ns
Cv	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	< 0,05	ns	ns	ns
Ec	-	-	-	ns	ns	< 0,05	ns	< 0,05	ns	< 0,05	ns
Gg	-	-	-	-	ns	< 0,05	ns	< 0,05	ns	< 0,05	ns
Go	-	-	-	-	-	< 0,05	ns	< 0,05	ns	< 0,05	ns
Im	-	-	-	-	-	-	ns	ns	< 0,05	ns	ns
Qg	-	-	-	-	-	-	-	< 0,05	ns	ns	ns
Rh	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,05	ns	< 0,05
Rj	-	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,05	ns
Tg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns

Tabela 7. Análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis e teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn das taxas anuais de crescimento em diâmetro (cm.ano⁻¹) entre as espécies. Af = *Alseis floribunda*, Ba = *Bathysa australis*, Cv = *Chrysophyllum viride*, Ec = *Eugenia cuprea*, Gg = *Garcinia gardneriana*, Im = *Inga marginata*, Qg = *Quiina glaziovii*, Rh = *Rapanea hermogenesii*, Rj = *Rudgea jasminoides*, Tg = *Tetrastylidium grandifolium*, Ts = *Handroanthus serratifolius*.

	Ba	Cv	Ec	Gg	Go	Im	Qg	Rh	Rj	Tg	Ts
Af	< 0,05	ns	ns	< 0,05	< 0,05	ns	ns	ns	ns	ns	< 0,05
Ba	-	ns	ns	ns	ns	< 0,05	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05	ns
Cv	-	-	ns	< 0,05	< 0,05	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ec	-	-	-	< 0,05	< 0,05	< 0,05	ns	< 0,05	ns	< 0,05	ns
Gg	-	-	-	-	ns	< 0,05	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05	ns
Go	-	-	-	-	-	< 0,05	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05	ns
Im	-	-	-	-	-	-	< 0,05	ns	ns	ns	< 0,05
Qg	-	-	-	-	-	-	-	< 0,05	ns	< 0,05	ns
Rh	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	< 0,05
Rj	-	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,05	< 0,05
Tg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,05

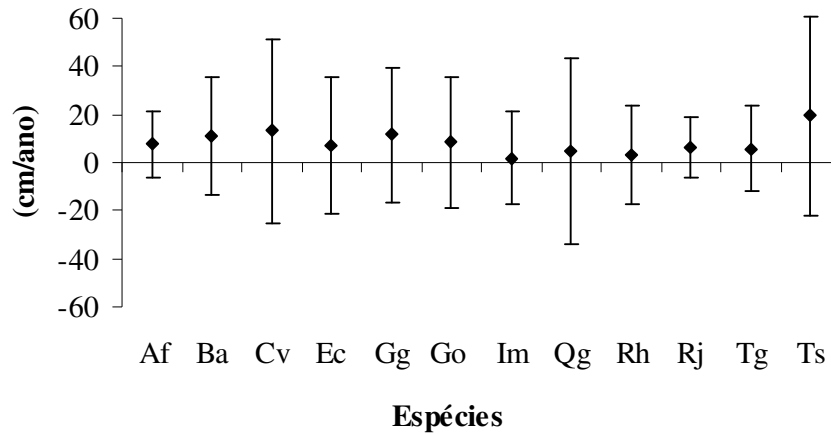


Figura 6. Média de crescimento anual (cm.ano^{-1}) e desvio padrão da altura. Af=*Alseis floribunda*, Ba=*Bathysa australis*, Cv=*Chrysophyllum viride*, Ec=*Eugenia cuprea*, Gg=*Garcinia gardneriana*, Im=*Inga marginata*, Qg=*Quiina glaziovii*, Rh=*Rapanea hermogenesii*, Rj=*Rudgea jasminoides*, Tg=*Tetrastylidium grandifolium*, Ts=*Handroanthus serratifolius*.

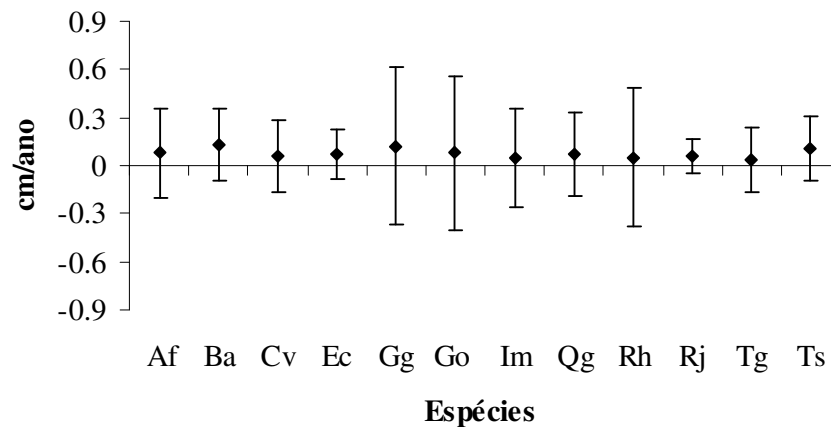


Figura 7. Média de crescimento anual (cm.ano^{-1}) e desvio padrão do diâmetro no nível do solo. Af=*Alseis floribunda*, Ba=*Bathysa australis*, Cv=*Chrysophyllum viride*, Ec=*Eugenia cuprea*, Gg=*Garcinia gardneriana*, Im=*Inga marginata*, Qg=*Quiina glaziovii*, Rh=*Rapanea hermogenesii*, Rj=*Rudgea jasminoides*, Tg=*Tetrastylidium grandifolium*, Ts=*Handroanthus serratifolius*.

CONCLUSÃO GERAL

Estudos com bancos de sementes que consideram todas as formas de vida, identificadas até o nível de espécie, são praticamente inexistentes. O estudo da comunidade do banco de sementes forneceu importantes informações sobre a diversidade de formas de vida que o compõem, a predominância de espécies intolerantes à sombra e a variação temporal do banco.

As espécies arbustivas e arbóreas presentes no banco representaram 38% da riqueza de espécies, e 50% do total de sementes germinadas. Estudos com o banco de sementes que consideram apenas as espécies arbustivas e arbóreas podem obscurecer padrões que só são revelados quando toda a composição do banco é avaliada. Estes resultados ressaltam a necessidade de incluir todas as formas de vida em estudos com o banco de sementes.

Diante da grande escassez de estudos demográficos, os estudos populacionais realizados forneceram informações inéditas sobre as características da estrutura de tamanhos e da dinâmica de espécies comuns na Floresta Ombrófila Densa Submontana.

As espécies agrupadas na categoria de subosque foram as que apresentaram maior concordância com o modelo de estrutura esperado para este grupo. Já as espécies agrupadas na categoria de colonizadoras de clareiras e bordas e na de espécies de dossel, apresentaram discordância entre o esperado e o observado. Estes resultados enfatizam a limitação da classificação das espécies em grupos ecológicos.

Estudos de comunidades de plantas têm reconhecido que as respostas demográficas em relação à luz tendem a ser contínuas, ao invés de discretas. Portanto, não há uma dicotomia entre espécies tolerantes e intolerantes à sombra, e sim um contínuo de respostas

ecofisiológicas (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992, Clark & Clark 1992, Osunkoya *et al.* 1994, Condit *et al.* 1996, Dalling *et al.* 2001, Hubbell 2001, 2005; Poorter *et al.* 2006).

O estudo de dinâmica ressaltou, para todas as espécies estudadas, que as taxas de mortalidade são altas na menor classe de tamanho. As maiores taxas de mortalidade foram encontradas para as espécies colonizadoras de bordas e clareiras e para as espécies de dossel, enquanto as espécies de subosque, no geral, tiveram novamente maior concordância entre o esperado e observado, apresentando as menores taxas. Quanto aos demais descritores, não foi encontrado um padrão que justifique a classificação das espécies realizada *a priori*, reforçando a idéia de que existe um contínuo de respostas à luz entre as espécies e que os agrupamentos de espécies ocultam inevitavelmente diferenças inter e intra-específicas.

Outro fator que deve ser considerado é a baixa densidade encontrada para algumas espécies (*Alseis floribunda*, *Bathysa australis*, *Chrysophyllum viride*, *Quiina glaziovii* e *Handroanthus serratifolius*) que pode ter influenciado na caracterização da estrutura e a dinâmica dessas populações e dificultou o entendimento da relação dessas espécies com a tolerância à sombra.

A conclusão que se chega é que a classificação das espécies em grupos ecológicos é frequentemente realizada com base em pouca informação quantitativa sobre a tolerância à sombra e, na maioria das vezes, não há uma clara definição dos parâmetros utilizados para a classificação das espécies em grupos ecológicos. Portanto, faltam informações ecológicas para o embasamento da classificação, resultando em categorias subjetivas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315–344.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER R.B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7:405–416.
- DALLING, J.W., WINTER, K., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82:933-945.
- HUBBELL, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- HUBBELL, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.
- OSUNKOYA, O.O., ASH, J.E., HOPKINS, M.S. & GRAHAM, A.W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology* 82:149–163.
- POORTER, L., BONGERS, L. & BONGERS, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87:1289-1301.