



Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia

ESTRUTURA E DINÂMICA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

Adriana Maria Zanforlin Martini

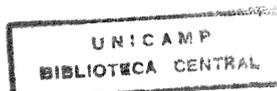
Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

Tese de mestrado apresentada ao Instituto de Biologia,
Universidade Estadual de Campinas, como parte dos
requisitos necessários para a obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas, área de Ecologia

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a:
Adriana Maria Zanforlin Martini
e aprovada pela Comissão Julgadora

16/10/96 Flavio Antonio Maës dos Santos

1996
CAMPINAS, SP



FADE	BC
CHAMADA:	#/ UNICAMP
	M 365-e
Ex.	
30 BC/	28984
:	667/96
<input type="checkbox"/>	0 <input checked="" type="checkbox"/>
0	89,11,00
	02/11/96
PD	

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

CM-00094396-5

M365e

Martini, Adriana Maria Zanforlin

Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais / Adriana Maria Zanforlin Martini. Campinas, SP [s.n.], 1996.

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos.

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

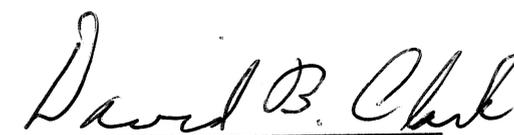
1. Árvores. 2. Ecologia de florestas tropicais. 3. Plantas - População. I. Santos, Flávio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 16 de outubro de 1996

BANCA EXAMINADORA:

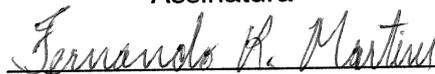
TITULARES:

Prof. Dr. David B. Clark



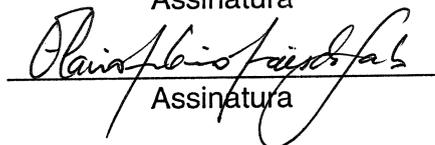
Assinatura

Prof. Dr. Fernando R. Martins



Assinatura

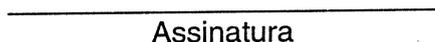
Prof. Dr. Flavio A. M. dos Santos



Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. George J. Shepherd



Assinatura

*Dedico este trabalho às mulheres da minha
vida que, em três gerações, sempre me
ensinaram e continuam ensinando
como viver e escolher rumos.
Mãe, Cau, Ninha e Kali, sigamos assim
sempre juntas porque esta é a nossa força.*

AGRADECIMENTOS

Foram três anos e meio desde o início do mestrado e nestes bons tempos contei com o apoio de diversas pessoas e instituições para a realização deste trabalho. Aproveitando este espaço que somente uma tese permite, gostaria de agradecê-los:

Ao Flavião que, desde os 200 hectares na Amazônia até chegar ao 0,5 ha na Santa Genebra, teve muita paciência para ajudar a construir meu caminho neste mundo da ciência, me ensinando a olhar criticamente e eticamente para um mundo que antes me fascinava e que agora, graças a sua ajuda, faz parte do meu dia-a-dia.

Aos membros da pré-banca, Waldir Mantovani, Ivani Valio e Paulo Kageyama, pelas críticas e sugestões ao trabalho.

Ao Ricardo Rodrigues, George Shepherd e Jorge Tamashiro, por cederem os dados utilizados no primeiro capítulo. Em especial agradeço ao Tama pela paciência em me ajudar a resolver os pepinos encontrados.

À SCPG/Ecologia, inicialmente com a Fosca, agora com Luiz Duarte e sempre com Rejane, pelo apoio recebido em todos os momentos necessários.

A CAPES, pelo auxílio financeiro, tanto através da bolsa como pela verba para o curso, propiciando que todo o apoio material fosse fornecido para a realização deste trabalho.

À Fundação Mary Brown (FMB), pela bolsa complementar cedida.

À Fundação Pedro Oliveira, administradora da Reserva de Santa Genebra, por ter permitido a realização deste estudo na reserva.

Ao Sr. Remo Alfonsi, do IAC, pelo fornecimento dos dados de clima da região.

A Giampaolo Queiroz Pellegrino (Xiam), do CEPAGRI, pela ajuda na elaboração dos balanços hídricos, cedendo os programas e, com paciência, me ensinando a utilizá-los. Além disso, pelo amigo incrível que sempre foi, me acalmando nos momentos mais tensos com seu olhar doce.

Ao George Shepherd e à Marta, pelas correções no abstract.

À Esmê, pela confecção dos diagramas de caixa.

Às "tantas" pessoas da família que permitiram que eu pudesse me manter esses tempos sem bolsa e que acreditaram no meu trabalho, Inês e Hamilton, Tia Selma, Tia Cira e Araken, Vó "Concheta", Pai, Flávio e Leda, Tia Margarida e Cia. Ltda, Toninho, Mãe, Ninha e Brian, Cau e Celso.

Também não posso deixar de agradecer à Pensão Palácio Zanfa-Ricci, pelo abrigo nos últimos tempos e pela convivência tão boa que me permitiram terminar a tese com toda a tranquilidade e carinho que são necessários.

Ao pessoal da "pósh da Éco", que sempre estiveram por perto, me ajudando a seguir em frente, Zequita, Jarbitas, Galego, Isabelê, Adriani, Andy, Catia, Davor, Silvícolas, Divino, Claudita, Isaac, Débrão, Júlio, Adrianinha, Arlindo, Fêfo, Andréa, Monique, Bacu, Pira, Danda, Bebel, Inara, Flavinha.

Ao pessoal da Botânica e da Feagri que, nos últimos tempos tiveram que me aguentar por perto, Matê, Ary (e Paola), Tereza S., Tereza G., Lu Alves, Lu Passos, Cibele, Alan, Ingrid (e Zé), Renato G., Angela, Simone, Mafê, Alexandre, Alexandra, Main, Rodrigo, Ricardo, Márcio, Vidal, Marta, Dionete, Andréa, Cláudio, Elcida, Chesca, João Renato, Jimi, Pedroni e Mary, Janete, Kazue, João Luis, Luis B., João Carlos, Marcelinho, Yamília, Paulo Ricardo, Emilia.

À Lucilene (Lulu), minha companheira de populações, com quem dividi sala, computador, alegrias, tristezas e correrias e com quem aprendi muito de populações e de viver.

Ao Jader, pelo incentivo, carinho e pela força que sempre me deu, principalmente naqueles momentos em que se pensa em desistir de tudo.

Às vigilantes Silvia, Isabela, Mariella, Deborah, Malu e Adriani, pelos bons capuccinos, bons papos, pelo apoio e pelas boas risadas que demos juntas nos momentos mais delicados de nossas vidas. É gente, seria impossível deixar de dizer que as Flores de Maio estão lindas....

Ao João Semir e ao Edu, pela companhia tão boa nos fins de semana e noites nessa estressante etapa final, tornando esta fase muito melhor.

Ao Paulista, meu querido canceriano, de infinitos "eu também" nessa coincidência de idéias e desejos que nos aproximou, e que até hoje nos ensina como somos, por podermos aprender um com o outro.

À querida Mariella, que aguentou tantas barras, tanto chororô, e sempre acabava conseguindo me fazer rir com esse astral lindo que "só uma baiana sabe ter". À voce, baixinha, nem sei como agradecer. E aí tia, afinal, achou a pergunta????

ÍNDICE

RESUMO.....	01
ABSTRACT	02
INTRODUÇÃO GERAL.....	03
O conceito de grupos ecológicos	04
ÁREA DE ESTUDO.....	07
Localização.....	07
Clima	07
Vegetação	09
ESPÉCIES ESTUDADAS.....	11
CONSIDERAÇÕES SOBRE OS CAPÍTULOS.....	13
BIBLIOGRAFIA.....	14
CAPÍTULO 1 - DINÂMICA POPULACIONAL E CRESCIMENTO DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS	
INTRODUÇÃO	17
ÁREA DE ESTUDO.....	19
ESPÉCIES ESTUDADAS	21
METODOLOGIA.....	23
RESULTADOS.....	29
DISCUSSÃO	50
BIBLIOGRAFIA.....	64
CAPÍTULO 2 - ESTRUTURA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS	
INTRODUÇÃO	68
ÁREA DE ESTUDO.....	70
ESPÉCIES ESTUDADAS	72
METODOLOGIA.....	73
RESULTADOS.....	75
DISCUSSÃO	84
BIBLIOGRAFIA.....	92
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	95

RESUMO

O presente estudo descreve e compara a dinâmica e a estrutura populacional de três espécies arbóreas previamente classificadas em diferentes grupos ecológicos, sendo elas, *Acacia polyphylla* (pioneira), *Piptadenia gonoacantha* (secundária inicial) e *Aspidosperma polyneuron* (secundária tardia). O estudo foi realizado em um fragmento de floresta semidecídua na região Sudeste do Brasil.

A análise dos processos dinâmicos dos indivíduos maiores que 15 cm de pap em um período de aproximadamente 11 anos, revelou diferenças entre as três espécies. *Acacia* apresentou uma população estável, mantida através de um balanceamento entre altíssimas taxas de mortalidade e de recrutamento e também apresentou rápido crescimento em diâmetro, mostrando-se uma espécie muito dinâmica. *Piptadenia* manteve uma população estável, porém, com uma pequena taxa de renovação de indivíduos, determinada por menores taxas de mortalidade e de recrutamento. O crescimento médio em diâmetro nesta espécie foi muito alto. *Aspidosperma* apresentou crescimento em diâmetro muito lento e foi a única espécie a apresentar declínio populacional. Este declínio esteve relacionado principalmente à deficiência no recrutamento de indivíduos nas classes acima de 15 cm de pap no período analisado.

Na análise da estrutura populacional, incluindo os indivíduos jovens (menores que 15 cm de pap), a estrutura de tamanho e o padrão espacial dos indivíduos jovens foi bastante similar entre as três espécies. Além disso, a proporção entre indivíduos jovens e adultos foi praticamente a mesma para as três espécies, sugerindo que as diferenças observadas no recrutamento para as maiores classes de tamanho estejam relacionadas aos processos dinâmicos dos indivíduos jovens, ou a ciclos populacionais destas espécies.

As diferenças observadas nos processos dinâmicos das três espécies, em algumas características, concorda com a classificação prévia das espécies nos respectivos grupos ecológicos. Porém, quando a dinâmica e a estrutura populacional das espécies foram analisadas em função do grau de perturbação do ambiente, não estiveram de acordo com o esperado para espécies pertencentes a estes grupos.

ABSTRACT

Population dynamics and structure of three tree species previously assigned to different ecological groups were described and compared. The species were *Acacia polyphylla* (pioneer), *Piptadenia gonoacantha* (early secondary) and *Aspidosperma polyneuron* (late secondary). The study was carried out at Santa Genebra Reserve, a semideciduous forest fragment in SE, Brazil.

The analysis of the mortality, recruitment and growth rates of the individuals ≥ 15 cm gbh for 11 years revealed striking differences between these species. *Acacia* showed a stable population, but was a very dynamic species with very high mortality and recruitment rates, and a rapid diameter increment. *Piptadenia* maintained a stable population too, but showing lower mortality and recruitment rates. The growth rates in this species were exceptionally high. *Aspidosperma* showed very slow growth rates and was the only species to have a population decline. This decline was essentially related to the recruitment shortage in the classes above 15 cm gbh in this period.

In the structure analysis including juveniles (individuals smaller than 15 cm gbh), the size structure and spatial pattern of juveniles were very similar for the three species. Furthermore the proportion between juveniles and adults was approximately the same for these species suggesting that the differences observed in the recruitment at the larger size classes was related to the dynamic processes of the juveniles or to population cycles of these species.

The differences observed among these species in some characteristics of population dynamics was in accordance with the previous classification in ecological groups. However, when the population dynamics and structure were analyzed as a function of environmental disturbance level, they did not agree with the behaviour expected for these groups.

INTRODUÇÃO GERAL

*Terra,
...que a força mande coragem
prá gente te dar carinho
durante toda a viagem, que realizas no nada
através da qual carregas o nome da tua carne...*
(Caetano Veloso)

INTRODUÇÃO GERAL

Em uma análise recente, Clark (1994) comenta que os estudos demográficos de plantas tropicais ainda se encontram em sua infância, devido principalmente a inexistência de informações adequadas. São escassos os estudos envolvendo toda uma comunidade florestal tropical e estudos sobre espécies em particular são ainda mais raros, em geral, abordando somente alguns aspectos da demografia de apenas um estágio de desenvolvimento das plantas.

Os estudos demográficos podem ser subdivididos basicamente em estudos de dinâmica populacional, nos quais cada população é acompanhada durante um determinado período de tempo, e estudos de estrutura populacional (que podem analisar a estrutura genética, espacial, etária ou estrutura de tamanho), nos quais as populações são descritas a partir de uma amostragem única.

Considerando a afirmação de Hutchings (1986) de que a estrutura populacional de uma espécie é o resultado da ação de fatores bióticos e abióticos, ou seja, do modo como as plantas se relacionam com o meio na qual estão inseridas, seria esperado que os processos dinâmicos observados para uma determinada espécie deveriam estar refletidos na sua estrutura populacional.

No entanto, ainda não se encontram claramente definidas quais estruturas podem ser produzidas através de determinados processos dinâmicos. Algumas relações teóricas entre estruturas populacionais e processos dinâmicos foram desenvolvidas, por exemplo, entre a estrutura de tamanho de uma população e a sua capacidade regenerativa (Lang e Knight 1983) ou entre a estrutura espacial de diferentes estádios de crescimento de uma espécie e possíveis efeitos de mortalidade dependente da densidade atuando nestes estádios (Hubbel 1979, Hutchings 1986).

A maioria dos estudos encontrados na literatura tratam apenas da estrutura da população e assumem que tais relações estejam corretas. Porém, para esclarecer se estas relações são verdadeiras, é fundamental a realização de estudos de dinâmica populacional a médio e longo prazo.

O acompanhamento a longo prazo dos processos dinâmicos, como crescimento, mortalidade e recrutamento de indivíduos em todos os estádios de crescimento das espécies arbóreas presentes em uma floresta, permite ainda distinguir entre os processos que são observados para a comunidade em geral e processos individuais de determinadas espécies.

De um modo geral, tanto a estrutura quanto a dinâmica de uma população estão relacionadas às características biológicas das espécies analisadas, porém ainda existem poucos estudos em que informações detalhadas sobre a autoecologia de todas as espécies são disponíveis. Uma abordagem que vem sendo bastante utilizada

na análise de comunidades florestais tropicais é a separação das espécies em grupos ecológicos delimitados por algumas características das espécies e procedendo-se então aos estudos de dinâmica a partir destes grupos (Lang e Knight 1983, Manokaran e Kochummen 1987, Swaine *et al.* 1987a,b, Jones *et al.* 1994, Milton *et al.* 1994). Segue abaixo uma breve discussão sobre o conceito de grupos ecológicos e sua utilização em estudos demográficos.

O conceito de grupos ecológicos

Diversos autores acreditam que as espécies arbóreas tropicais podem ser agrupadas de acordo com um conjunto de características ecológicas, relacionadas fundamentalmente à germinação de sementes, crescimento e estabelecimento de indivíduos em ambientes com diferentes condições de luz (Denslow 1980, Hartshorn 1980, Whitmore 1982, Martinez-Ramos 1985, Swaine e Whitmore 1988, Viana 1989, Piña-Rodrigues *et al.* 1990, Gandolfi 1995).

Vários sistemas de classificação têm sido propostos e tanto as nomenclaturas como as definições das categorias são ainda bastante confusas, pouco objetivas e geralmente baseadas na experiência pessoal do autor (Swaine e Whitmore 1988, Clark e Clark 1992), permitindo que uma mesma espécie possa ser classificada de forma totalmente diferente a depender do pesquisador e do método empregado, conforme observado no trabalho de Knobel (1994). Neste trabalho, quatro espécies (*Alchornea sidaefolia*, *Alchornea triplinervia*, *Maytenus alaternoides* e *Machaerium nictitans*) foram classificadas por diferentes autores como pioneiras, secundárias iniciais e até mesmo como secundárias tardias. Além da subjetividade nas classificações é importante considerar também que uma mesma espécie pode se comportar de modo diferente a depender do ambiente em que se encontra. Na tabela 1, são apresentadas algumas das classificações encontradas. As classificações se encontram agrupadas por semelhanças na definição apresentada pelos autores em relação à necessidade de luz solar direta em etapas do ciclo de vida da planta.

Algumas outras características, além do requerimento de luz, têm sido observadas com maior frequência entre as espécies de um determinado grupo ecológico, sendo que algumas têm sido incorporadas na definição de grupos ecológicos. Na tabela 2 estão listadas várias características associadas a grupos ecológicos ou utilizadas na definição destes grupos.

No entanto, a delimitação de grupos ecológicos incluindo todo este conjunto de características e a classificação das espécies dentro destes grupos, requer um conhecimento aprofundado da biologia das espécies, o que é raramente disponível para espécies arbóreas tropicais.

Tabela 1: Nomenclaturas referentes a grupos ecológicos encontradas na literatura.

1- Espécies que necessitam luz solar direta em todas as fases do ciclo de vida

Pioneiras (Brokaw 1985, Swaine e Whitmore 1988, Piña-Rodrigues 1990, Whitmore 1982, 1989, Martinez-Ramos 1985, Gandolfi 1995)
 Dependentes de luz/"Light-demanding" (Viana 1989)
 Especialistas em clareiras grandes (Denslow 1980)
 Intolerantes à sombra (Hartshorn 1980)

2 - Espécies que necessitam ocasionalmente de luz solar direta

Primárias (Brokaw 1985)
 Especialistas de pequenas clareiras (Denslow 1980)
 Oportunistas (Piña-Rodrigues 1990)
 Secundárias tardias (Whitmore 1982)
 Não-pioneira (Swaine e Whitmore 1988, Whitmore 1989)
 Nômades (Martinez-Ramos 1985)
 Secundárias tardias - (Budowski 1965)
 "Shade-bearer" - (Whitmore 1982)*
 Secundárias tardias - (Gandolfi 1995)*

2.1 - Espécies que necessitam muita luz solar direta em alguma fase do ciclo de vida

Oportunistas de clareiras/"Gap-opportunist" (Viana 1989)
 Secundárias iniciais (Budowski 1965)
 Secundárias iniciais - (Gandolfi 1995)*
 Pioneiras (Budowski 1965)

2.2 - Espécies que necessitam luz solar direta somente nas fases finais do ciclo de vida

Tolerantes à sombra (Viana 1989)

3 - Espécies que não necessitam luz solar direta durante todo o ciclo de vida

Reprodutivas em sombra/"Shade reproducing" (Viana 1989)
 Tolerantes à sombra (Hartshorn 1980)
 Não-pioneiras (Swaine e Whitmore 1988, Whitmore 1989)
 Tolerantes (Martinez-Ramos 1985)
 Especialistas de sub-bosque - (Denslow 1980)*
 Clímax - (Piña-Rodrigues 1990)*

* Definições em que não foi encontrada, no texto original, uma relação clara com dependência de luz solar direta.

Entre alguns trabalhos encontrados na literatura que se propõem a fazer uma revisão ou que discutem o tema (Budowski 1965, Denslow 1980, Whitmore 1982, 1989, Martinez-Ramos 1985, Swaine e Whitmore 1988, Viana 1989, Piña-Rodrigues 1990, Clark e Clark 1992), o mais sintético e objetivo é de Swaine e Whitmore (1988) onde os autores sugerem que se utilize somente a dicotomia Pioneiras/ Não-pioneiras e estabelecem como requisitos básicos para uma espécie ser considerada pioneira que suas sementes germinem apenas em clareiras abertas no dossel, recebendo luz total e que as plantas desta espécie não possam sobreviver na sombra, sendo que suas plantas jovens nunca são encontradas sob o dossel fechado da floresta. Neste trabalho, os autores apresentam uma lista de características facultativas que as pioneiras podem apresentar.

Apesar de parecer muito simplista, conforme sugerido por Viana (1989), esse sistema de classificação possibilita uma discussão, que recentemente foi reapresentada por Lieberman *et al.* (1995), de que as espécies não se encaixam em grupos estáticos e sim estão distribuídas ao longo de um contínuo de preferência por

luz. Swaine e Whitmore (1988) já haviam comentado que, com exceção dos extremos deste contínuo, qualquer grupo estabelecido seria um segmento arbitrário deste espectro.

Tabela 2: Parâmetros associados ou utilizados na definição de grupos ecológicos

- Tamanho de semente
- Formação de banco de sementes
- Ambiente de germinação das sementes*
- Dormência e longevidade de sementes
- Quantidade de sementes produzidas
- Frequência de produção de sementes
- Mecanismo de dispersão
- Formação de banco de plântulas
- Ambiente de estabelecimento de plântulas*
- Taxa de fixação de carbono/ ponto de compensação em plântulas
- Ambiente de estabelecimento de jovens*
- Velocidade de crescimento
- Densidade da madeira
- Padrões de enraizamento
- Padrões de ramificação
- Deciduidade
- Longevidade foliar
- Defesas químicas
- Longevidade da planta
- Idade de início de reprodução
- Posição no dossel
- Plasticidade fenotípica
- Distribuição geográfica

*parâmetros básicos para os sistemas de classificações

Apesar dos problemas com os sistemas de classificação, algumas características citadas acima podem estar determinando os processos dinâmicos e as estruturas populacionais do conjunto de espécies pertencentes a determinados grupos ecológicos.

Em uma floresta tropical, é esperada a ocorrência simultânea dos diferentes grupos ecológicos, devido a heterogeneidade de condições ambientais encontrada em seu interior (Whitmore 1978,1982). Então, se a presença de espécies dos diferentes grupos ecológicos e a frequência em que seus indivíduos ocorrem em uma floresta podem indicar o status sucessional desta (Budowski 1965), espera-se que as espécies pertencentes aos diferentes grupos ecológicos estejam respondendo de forma diferenciada às perturbações do ambiente, revelando alterações nos seus processos dinâmicos e conseqüentemente em suas estruturas populacionais.

O conhecimento detalhado, tanto de aspectos dinâmicos, quanto da estrutura das populações de espécies arbóreas tropicais é, portanto, muito importante para uma maior compreensão dos processos que mantêm a riqueza e a complexidade estrutural das florestas tropicais. À medida que esse conhecimento aumenta, torna-se possível sua aplicação no manejo e na conservação de florestas (Hartshorn 1989, 1990) e de

espécies florestais que se encontram ameaçadas, tanto pela exploração comercial, como pelo crescente processo de fragmentação de florestas.

No presente estudo, foram analisados os processos dinâmicos e as estruturas populacionais de indivíduos jovens e adultos de três espécies arbóreas (previamente classificadas como pertencentes a diferentes grupos ecológicos) em um fragmento de Floresta Semidecídua, com a finalidade de contribuir para uma melhor compreensão dos aspectos demográficos destas espécies e estimular o desenvolvimento de estudos posteriores sobre estas ou outras espécies arbóreas tropicais.

ÁREA DE ESTUDO

Localização

A Reserva Municipal de Santa Genebra possui uma área de 250 ha e localiza-se a 22° 49' S e 47° 06' W, no município de Campinas, SP, na região Sudeste do Brasil (Figura 1), a uma altitude de 670 m. A região apresenta relevo levemente ondulado e se encontra no domínio morfoestrutural denominado Depressão Periférica, modelado em rochas sedimentares, porém muito próxima ao limite do Planalto Cristalino Atlântico, modelado em rochas do Complexo Cristalino (IBGE 1977).

Clima

O clima da região é do tipo Cwa de Köppen, mesotérmico, úmido, com uma estação chuvosa e quente, de outubro a março, e uma estação seca pronunciada nos meses de abril a setembro, que também apresentam as temperaturas mais baixas, possibilitando a ocorrência de geadas. Segundo Morellato (1991), pode ser definido também um período transicional, nos meses de setembro e outubro, em que as oscilações de temperatura e comprimento do dia e a irregularidade das chuvas são grandes. A temperatura média da região é de 20,6 °C e a precipitação média anual é de aproximadamente 1383 mm.

Nos últimos 15 anos ocorreram duas geadas severas na região, uma em 1981 e outra em 1994. Nos anos de 1985 e 1988 foram registradas temperaturas mínimas absolutas de 1,4 e 1,8 °C, respectivamente, que poderiam ser consideradas geadas moderadas (Figura 2). O intervalo médio de ocorrência de geadas severas na região é de 8,3 anos, com ampla variação de 2 a 24 anos.

Os balanços hídricos anuais dos últimos 15 anos revelam alguma variação entre os anos, sendo que os anos em que o déficit hídrico foi mais pronunciado foram 1981, 1985, 1988 e 1994. Os anos de 1984 e 1992 também foram anos relativamente secos, apresentando baixa precipitação nos meses de janeiro a março e provocando

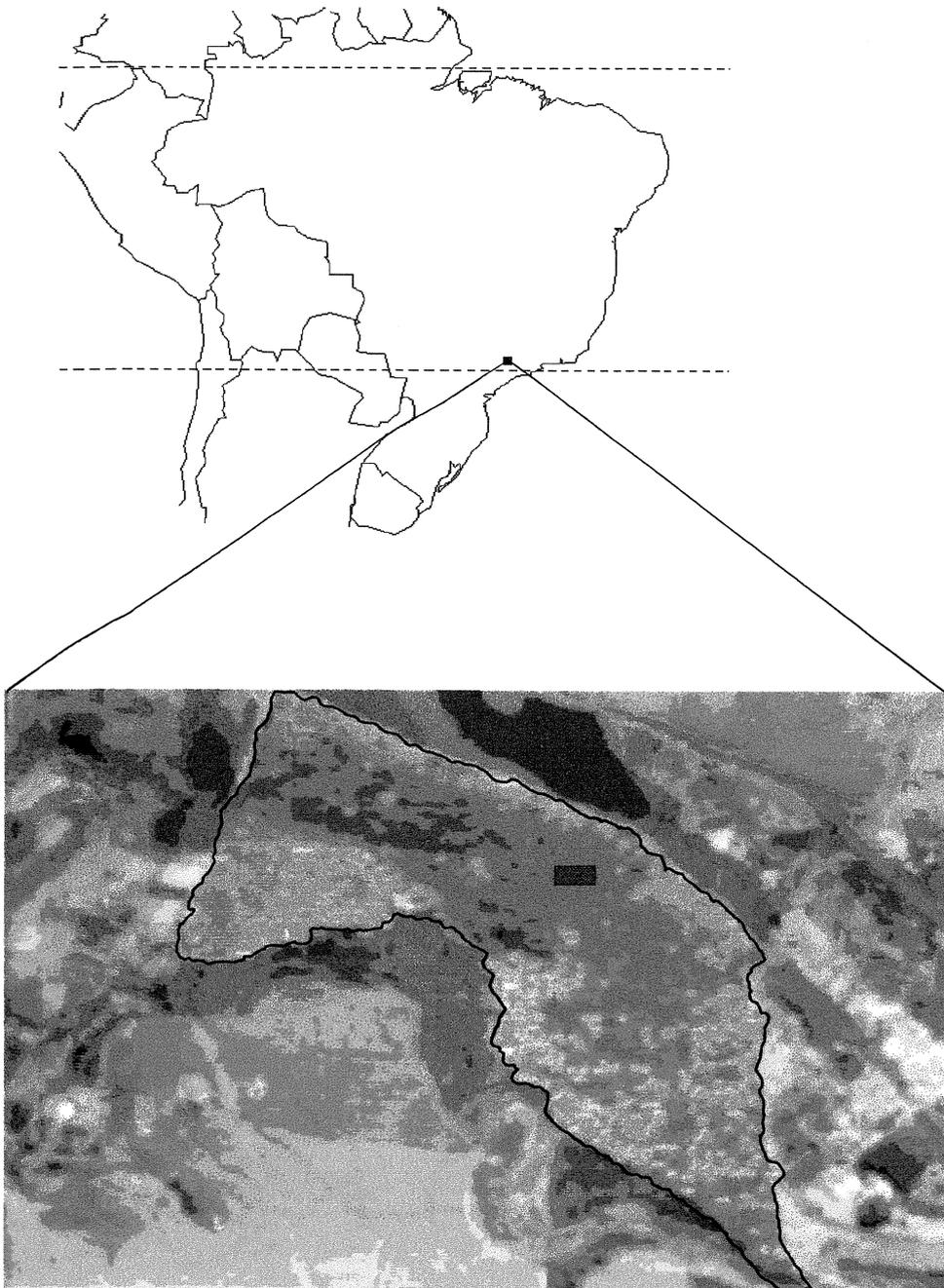


Figura 1: Localização da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, Brasil ($22^{\circ} 49'S$, $47^{\circ} 06'W$). No detalhe, a área da Reserva, com a localização da parcela permanente (em negro). A faixa em laranja no entorno da Reserva representa a área de borda, a área em laranja e vermelho à esquerda, representa a área em que houve ocorrência de fogo em 1981 e as áreas em verde representam as áreas de floresta semidecídua menos perturbadas.

um período de déficit hídrico nesta época do ano que, em geral, é a época de maior pluviosidade (Figura 2). Períodos prolongados de seca foram registrados em 1985, com 75 dias contínuos sem chuva, 1988, com 110 dias contínuos sem chuva e 1994, com mais de 60 dias contínuos sem chuva.

Os dados climáticos foram obtidos na estação meteorológica do Centro Experimental de Campinas, distante cerca de 6 Km da área de estudo, e foram fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas.

Vegetação

A vegetação da Reserva Municipal de Santa Genebra apresenta diferentes fisionomias, entre as quais, quatro podem ser claramente detectadas: i) as “florestas de brejo”, presentes nas baixadas e associadas à ocorrência de cursos d'água; ii) as áreas de borda, que se encontram bastante alteradas, com invasão freqüente de espécies cultivadas no entorno da reserva, como soja, milho, ou de espécies invasoras como o capim-colonião; iii) a área de floresta em que houve a presença de fogo em 1981 e que se encontra em processo de regeneração, e; iv) a floresta semidecídua propriamente dita, que ocupa cerca de 85% da área da reserva e na qual está localizada a parcela do presente estudo. Estas três últimas fisionomias podem ser observadas na figura 1.

Diversas denominações têm sido aplicadas ao tipo de vegetação predominante na Reserva de Santa Genebra, sendo que a definição mais utilizada é Floresta Mesófila Semidecídua (Morellato 1991), porém, segundo Leitão-Filho (1995) o termo mais apropriado seria somente Floresta Semidecídua.

A existência de um clima semi-úmido, com estação seca bem pronunciada condiciona a periodicidade da vida vegetativa deste tipo de floresta, que se caracteriza pela perda de folhas durante a estação seca, chegando a apresentar 50% de espécies decíduas (IBGE 1977). Em estudos realizados na Reserva de Santa Genebra, Morellato (1991) cita que durante os meses mais secos, cerca de 70% das espécies perdem total ou parcialmente as suas folhas e Morellato (1995) mostra que 42,7 % das espécies são decíduas, 12,9% são semidecíduas, perfazendo um total de 55,6% das espécies apresentando algum grau de deciduidade.

A estrutura destas florestas é variável e nelas, a penetração da luz solar, em decorrência da queda de folhas, favorece o desenvolvimento dos estratos inferiores, sendo que, em geral, os estratos arbustivo e subarbustivo nestas florestas são relativamente densos, com a ocorrência comum de plantas heliófilas (IBGE 1977).

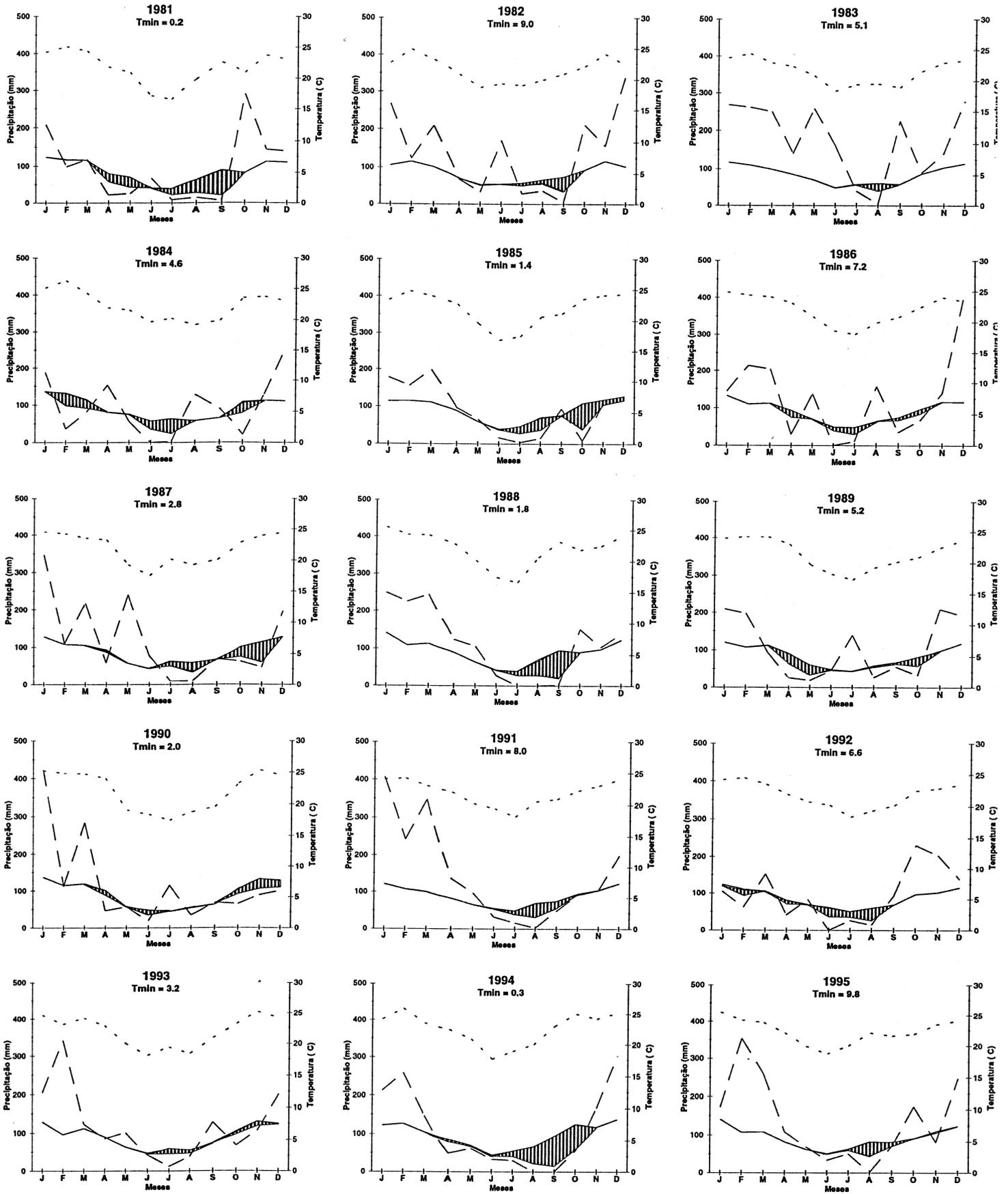


Figura 2: Diagramas climáticos dos anos referentes ao período de estudo na região de Campinas. Na linha pontilhada, as temperaturas médias mensais; na linha tracejada a precipitação mensal e nas linhas inteiras, a evapotranspiração potencial (linha superior) e a evapotranspiração real (linha inferior). A área hachurada corresponde aos períodos de déficit hídrico. Tmin = temperatura mínima absoluta no ano. (Dados da Seção de Climatologia Agrícola -IAC-Campinas).

Na Reserva de Santa Genebra, as árvores mais altas atingem mais de 25 metros de altura, sendo que entre estas se encontram espécies como o jequitibá-rosa *Cariniana legalis*, a peroba-rosa *Aspidosperma polyneuron* e o jatobá *Hymenaea courbaril*. Um pouco mais abaixo no dossel, com altura entre 15 e 18 metros podem ser encontradas espécies como o jequitibá-branco *Cariniana estrellensis*, o cedro-rosa *Cedrela fissilis* e diversas espécies de Lauráceas. No estrato arbóreo inferior (5 a 12 metros de altura), as espécies são principalmente das famílias Meliaceae, Rutaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae e Myrtaceae (Leitão-Filho 1995). No estrato herbáceo-arbustivo, as espécies que mais se destacam são *Psychotria hastisepala* e *Actinostemon communis*, além de grande predominância de indivíduos de café *Coffea arabica* (Zickel 1995). Esta espécie foi introduzida na mata quando ela pertencia a Fazenda Santa Genebra, devido à prática comum no interior do estado de São Paulo de cultivar mudas de café dentro das áreas de mata. Existe ainda um número elevado de espécies de lianas (136 espécies), porém o número de epífitas é relativamente baixo (Leitão-Filho 1995).

ESPÉCIES ESTUDADAS

Entre as espécies mais abundantes do estrato superior da floresta, três foram escolhidas para a realização do presente estudo. Segue abaixo uma descrição das espécies:

Acacia polyphylla DC. (Leguminosae-Mimosoideae) - Árvore do dossel, heliófita, atingindo de 15 a 20 m de altura, semidecídua ou decídua. Folhas compostas, bipinadas com cerca de 20 a 26 cm de comprimento. Flores brancas ou creme, pequenas, dispostas em panículas. Vagem reta, oblonga, com cerca de 8 a 16 sementes. Sementes não aladas, planas, de aproximadamente 1 cm de diâmetro, com dispersão autocórica. Os frutos podem eventualmente ser dispersados pelo vento. Tem crescimento rápido no campo, alcançando facilmente 4,5 m aos 2 anos. Madeira moderadamente pesada (0,79 g/cm³), mole, porém resistente. Produz anualmente grande quantidade de sementes. Fenologia: Floresce nos períodos úmidos de dezembro a março. Os frutos se tornam maduros no período de agosto a setembro. Área de ocorrência: Da Colômbia até o Brasil e Argentina. No Brasil, distribui-se da Região Amazônica até o Paraná, em florestas latifoliadas semidecíduas. (Lorenzi 1992, Burkart 1979).

Classificação sucessional: Pioneira (Lorenzi 1992, Costa e Mantovani 1992, R. R. Rodrigues, com. pessoal).

Piptadenia gonoacantha (Mart.) Macbr. (Leguminosae-Mimosoideae)- Árvore do dossel, heliófita, atingindo de 10 a 25 metros de altura, semidecídua, ocorrendo geralmente em associações secundárias como capoeiras e capoeirões. Folhas compostas bipinadas, com cerca de 10 a 15 cm de comprimento. Flores esverdeadas ou creme, pequenas, dispostas em espigas. Vagem reta, oblonga, com cerca de 7 a 9 sementes. Sementes não aladas, planas, ovaladas, medindo, em média, 9 mm de comprimento por 8 mm de largura, com dispersão autocórica. Os frutos podem eventualmente ser dispersados pelo vento. Crescimento muito rápido, atingindo 5 m de altura aos 2 anos. Madeira moderadamente pesada ($0,75 \text{ g/cm}^3$), dura ao corte e mole para trabalhar. Fenologia: Floresce a partir do final de outubro, prolongando-se até janeiro. Frutos maduros durante os meses de setembro e outubro. Área de ocorrência: No Brasil, ocorre nos estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul até Santa Catarina, principalmente em florestas pluviais da encosta atlântica. (Lorenzi 1992, Burkart 1979, Carvalho 1994).

Classificação sucessional: Secundária inicial (R. R. Rodrigues, com. pessoal); Pioneira (Lorenzi 1992); Pioneira a secundária inicial (Carvalho 1994).

Aspidosperma polyneuron M. Arg. (Apocynaceae) - Árvore de 20 a 30 metros de altura, esciófita, perenifólia, ocorrendo exclusivamente no interior da floresta primária densa. Folhas simples, glabras, com cerca de 5 a 12 cm de comprimento. Flores branco-amareladas a creme, pequenas, em curtas panículas terminais de até 2 cm de comprimento. Folículo elipsóide, séssil, achatado, lenhoso, com 2,5 a 6 cm de comprimento por 1 a 2 cm de largura, densamente coberto de lenticelas, contendo de uma a quatro sementes por fruto. Sementes aladas, com núcleo seminal basal, com 2 a 4 cm de comprimento por 1 cm de largura, dispersadas pelo vento. Crescimento lento, não ultrapassando 2,5 m aos 2 anos. Madeira moderadamente pesada ($0,79 \text{ g/cm}^3$), dura, mas fácil de rachar. Produz grande quantidade de sementes apenas a cada 2-4 anos. Fenologia: Floresce durante os meses de outubro a novembro. A maturação dos frutos ocorre nos meses de agosto a setembro. Área de ocorrência: No Brasil, ocorre da Bahia até o Paraná, na região Centro-oeste, e em Rondônia. (Lorenzi 1992, Carvalho 1994).

Classificação sucessional: Secundária tardia (R. R. Rodrigues, com. pessoal); Secundária tardia/climácica (Costa e Mantovani 1992); Clímax ou umbrófila de sucessão tardia (Carvalho 1994).

Estas três espécies são freqüentemente encontradas em levantamentos florísticos realizados em florestas semidecíduas do estado de São Paulo (Bertoni 1984, Cavassan *et al.* 1984, Pagano *et al.* 1987, Bernacci 1992, Schlittler *et al.* 1995) e pouco menos freqüentemente em áreas de mata atlântica da região Sudeste (Siqueira 1994).

CONSIDERAÇÕES SOBRE OS CAPÍTULOS

O presente estudo foi estruturado em dois capítulos interrelacionados.

No primeiro capítulo, serão descritos aspectos da dinâmica populacional dos indivíduos maiores que 15 cm de perímetro das três espécies citadas acima, em uma área de 1 hectare. As espécies serão comparadas entre si e em relação ao conjunto total de espécies encontradas no hectare. Também serão analisados os possíveis efeitos do grau de perturbação do ambiente sobre as espécies.

Compreendendo a necessidade de conhecer alguns aspectos da regeneração das três espécies, foram amostrados todos os indivíduos menores que 15 cm de perímetro destas espécies em metade da área amostrada no capítulo anterior. No capítulo 2 será então apresentada a estrutura populacional das três espécies, com ênfase principal nos indivíduos jovens.

BIBLIOGRAFIA

- Bernacci, L. C. 1992. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta no município de Campinas, com ênfase nos componentes herbáceo e arbustivo. Tese de Mestrado, Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, SP, Brasil.
- Bertoni, J. E. A. 1984. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta do interior do Estado de São Paulo: Reserva Estadual de Porto Ferreira. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, SP, Brasil.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15:40-42.
- Burkart, A. 1979. Leguminosas. Mimosoídeas. Em Reitz, P. P. (ed) *Flora ilustrada catarinense*.
- Carvalho, P. E. R. 1994. Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa-CNPQ. Brasília, DF, Brasil.
- Costa, L. G. S. e W. Mantovani. 1992. Dinâmica sucessional da floresta mesófila semidecídua em Piracicaba (SP). Simpósio sobre Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Cavassan, O., O. Cesar e F. R. Martins, 1984. Fitossociologia da vegetação arbórea da Reserva Estadual de Bauru, estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 7:91-106.
- Clark, D. A. 1994. Demography of La Selva plants. pp.:90-105 em McDade, L. A., K. S. Bawa, H. Hespentheide e G. S. Hartshorn (eds). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA..
- Clark, D. A. e D. B. Clark. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Denslow, J. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12 (supl.):47-55.
- Gandolfi, S. H. F. Leitão-Filho e C. L. F. Bezerra. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55:753-767.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (supl.):23-30.
- Hartshorn, G. S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: Natural regeneration on strip clear cuts in the Peruvian Amazon. *Ecology* 70:567-569.

- Hartshorn, G. S. 1990. An overview of Neotropical Forest dynamics. pp.:585-599 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA..
- Hubbel, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant population. pp.:97-136 em Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- IBGE - Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1977. *Geografia do Brasil*. SERGRAF, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Jones, R. H. , R. S. Sharitz, S. M. James e P. M. Dixon. 1994. Tree population dynamics in seven South Carolina mixed-species forests. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121:360-368.
- Knobel, M. G. 1995. Aspectos da regeneração natural do componente arbóreo-arbustivo de trecho da floresta da Reserva Biológica do Instituto de Botânica em São Paulo, SP. Tese de mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- Lang, G. E. e D. H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64:1075-1080.
- Leitão-Filho, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. pp.:19-29 em Morellato, P.C. e H. F. Leitão-Filho (orgs.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*. Reserva de Santa Genebra. Editora da Unicamp. Campinas, SP, Brasil.
- Lieberman, M., D. Lieberman, R. Peralta e G. S. Hartshorn. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11:161-178.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum. SP, Brasil.
- Manokaran, N. e K. M. Kochummen. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3:315-350.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. pp.:191-239 em Gómez-Pompa, A. e S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre le regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico*. Vol 2. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Mexico.
- Milton, K. E. A. Laca e M. W. Demment. 1994. Sucessional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82:79-87.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, SP, Brasil.

- Morellato, L. P. C. 1995. As estações do ano na floresta. pp.:37-41 em Morellato, P.C. e H. F. Leitão-Filho (orgs.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*. Reserva de Santa Genebra. Editora da Unicamp. Campinas, SP, Brasil.
- Pagano, S. N., H. F. Leitão-Filho e G. J. Shepherd. 1987. Estudos fitossociológicos em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro (Estado de São Paulo). *Revista Brasileira de Botânica* 10:49-61.
- Piña-Rodrigues, F. C. M., L. G. S. Costa e A. Reis. 1990. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. *Anais do 6º Congresso Florestal Brasileiro* 3:676-684.
- Schlittler, F. H. M., G. de Marinis e O. Cesar. 1995. Estudos fitossociológicos na floresta do Morro do Diabo (Pontal do Paranapanema, SP). *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 38:217-234.
- Siqueira, M. F. 1994. Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, SP, Brasil.
- Swaine, M. D., D. Lieberman e F. E. Putz. 1987a. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- Swaine, M. D., J. B. Hall e I. J. Alexander. 1987b. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- Swaine, M. D. e T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Viana, V. M. 1989. Seed dispersal and gap regeneration: The case of three amazonian tree species. Tese de Doutorado. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. pp.:639-655 em Tomlinson, P. B. e M. H. Zimmerman (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Whitmore, T. C. 1982. On pattern and process in forests. pp.:45-59 em Newman, E. I. (ed.). *The plant community as a working mechanism*. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70 (3):536-538.
- Zickel, C. S. 1995. Fitossociologia e dinâmica do estrato herbáceo de dois fragmentos florestais do estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, Brasil.

Capítulo 1

DINÂMICA POPULACIONAL E CRESCIMENTO DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

*A cor das flores não é a mesma ao sol
De que quando uma nuvem passa
Ou quando entra a noite
E as flores são a cor da sombra
Mas quem olha bem vê que são as mesmas flores
(Fernando Pessoa)*

DINÂMICA POPULACIONAL E CRESCIMENTO DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

RESUMO - Neste estudo foram descritos e comparados aspectos populacionais de três espécies arbóreas em um fragmento de floresta semidecídua - Reserva de Santa Genebra - localizada a 22° 49' S e 47° 06' W, na região Sudeste do Brasil. As espécies analisadas foram *Acacia polyphylla* (classificada como pioneira), *Piptadenia gonoacantha* (secundária inicial) e *Aspidosperma polyneuron* (secundária tardia).

Foram analisadas as taxas anuais de mortalidade, recrutamento e crescimento de todos os indivíduos maiores que 15 cm de pap das três espécies em uma área de 1 ha, em um período de 11,12 anos. *Acacia* mostrou-se uma espécie bastante dinâmica, mantendo-se estável através de um balanceamento entre altíssimas taxas de mortalidade (12%) e recrutamento (3,2%) e apresentou rápido crescimento em diâmetro (0,81 cm/ano). *Piptadenia* também se manteve estável, porém com menores taxas de renovação da população, ou seja, menores taxas de mortalidade (2,6%) e de recrutamento (2,5%), no entanto, apresentou uma altíssima taxa de crescimento em diâmetro (1,96 cm/ano), relacionada principalmente à capacidade de ramificação apresentada por esta espécie. *Aspidosperma* apresentou declínio populacional a uma taxa de 2,5% ao ano, devido principalmente à baixa taxa de recrutamento de indivíduos (0,3%), uma vez que a espécie não apresentou alta mortalidade (2,9%). Esta espécie apresentou crescimento muito lento (0,12 cm/ano), com 22% dos indivíduos não apresentando nenhum crescimento no período.

Algumas das características analisadas parecem concordar com o esperado para espécies pertencentes aos diferentes grupos ecológicos em que estas espécies foram previamente classificadas, no entanto, não foram encontradas diferenças nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento das três espécies em ambientes com diferentes graus de perturbação.

A única espécie que não se manteve estável, *Aspidosperma*, apresentou uma distribuição do número de indivíduos por classes de diâmetro similar à curva em "J" invertido, (considerada típica de espécies estáveis e auto-regenerativas) nas duas amostragens e as duas espécies que se mantiveram estáveis não apresentaram esta distribuição.

O padrão espacial da população de *Piptadenia* foi aleatório nas duas amostragens. Os indivíduos de *Acacia* e *Aspidosperma* apresentaram-se agrupados na primeira amostragem, sendo que em *Aspidosperma* esse padrão foi mantido, enquanto em *Acacia* os indivíduos estiveram distribuídos aleatoriamente na segunda amostragem.

INTRODUÇÃO

Alguns estudos têm sugerido que florestas tropicais não perturbadas se mantêm estáveis através de um equilíbrio dinâmico, no qual ocorre um balanceamento entre as taxas de mortalidade, crescimento e recrutamento dos indivíduos. As variações encontradas entre estas taxas são o foco principal dos estudos de dinâmica de florestas tropicais (Swaine *et al.* 1987a).

A comparação entre os processos dinâmicos de diferentes florestas tropicais, buscando encontrar padrões associados com tipos de vegetação, condições locais ou fatores geográficos tem sido difícil (Hartshorn 1990), principalmente devido a três fatores. Primeiramente, pelo pequeno volume de dados disponíveis de acompanhamentos a longo prazo em florestas tropicais. Segundo, pela utilização de diferentes métodos de análise dos parâmetros demográficos, principalmente das taxas de mortalidade (Sheil *et al.* 1995, Sheil e May 1996), além de trabalhos onde somente

as taxas são divulgadas, sem a apresentação dos dados originais. O terceiro fator é a diferença na composição de espécies entre florestas (Carey *et al.* 1994).

As espécies presentes em uma floresta podem apresentar diferenças em seus parâmetros demográficos em função de diversos fatores, que vão desde diferenças no microambiente onde ocorrem até diferenças ecológicas, fisiológicas ou genéticas das próprias espécies. No entanto, espera-se que em qualquer comunidade em equilíbrio, onde seja encontrado um mosaico de fases regenerativas (Whitmore 1978, Sarukhán 1985), as espécies presentes sejam capazes de manter populações estáveis. A manutenção desta estabilidade pode ser obtida através de uma grande capacidade de sobrevivência dos indivíduos da população, ou através de uma alta taxa de renovação da população, ou seja, altas taxas de mortalidade sendo balanceadas por um alto recrutamento.

Alguns autores têm demonstrado alguma relação entre as taxas de mortalidade e crescimento das espécies e determinadas características ecológicas apresentadas por elas. Considerando que algumas destas características (como tolerância à sombra, por exemplo) têm sido utilizadas para separar espécies em grupos ecológicos, seria esperado que as espécies pertencentes a um determinado grupo ecológico, apresentassem taxas semelhantes de mortalidade e crescimento. Espécies intolerantes à sombra, ou pioneiras, têm consistentemente apresentado altas taxas de mortalidade e crescimento, ao menos em determinadas fases do ciclo de vida (Lieberman e Lieberman 1987, Manokaran e Kochummen 1987, Lieberman *et al.* 1990, Hubbel e Foster 1990, Welden *et al.* 1991 e Condit *et al.* 1995). Essa maior mortalidade tem sido atribuída, de acordo com Swaine *et al.* (1987a), à madeira mais leve apresentada por estas espécies, facilitando a quebra, a secas ocasionais, que podem afetar mais fortemente estas espécies que são muito sensíveis a estresses hídricos ou, ainda, ao curto período de vida destas espécies. Por outro lado, espécies tolerantes à sombra e espécies típicas do sub-bosque geralmente apresentam taxas menores de mortalidade e crescimento (Lieberman e Lieberman 1987, Manokaran e Kochummen 1987, Clark e Clark 1992).

Praticamente inexitem trabalhos publicados abordando aspectos de dinâmica populacional de espécies arbóreas tropicais individualmente, o que dificulta ainda mais a constatação da existência ou não de padrões nas relações entre parâmetros demográficos e características ecológicas destas espécies. Portanto, uma compreensão detalhada dos processos demográficos e da autoecologia de algumas espécies, em particular, e como estes aspectos variam em função do ambiente, pode ser muito interessante (Clark e Clark 1992). Ainda que seja difícil selecionar quais

espécies estudar diante da grande riqueza de árvores tropicais, espécies importantes regional ou localmente devem ser o foco de pesquisas (Hartshorn 1990).

No presente estudo foram analisadas as populações de três espécies arbóreas abundantes na área de estudo e previamente classificadas em diferentes grupos ecológicos. Os objetivos específicos foram:

- Descrever e comparar as populações das três espécies analisadas, em relação a: i) dinâmica populacional, através das taxas de mortalidade e recrutamento; ii) taxas de crescimento; iii) estrutura espacial e; iv) estrutura de tamanho.

- Verificar se os parâmetros populacionais das espécies estão relacionados com suas classificações prévias em grupos ecológicos.

- Verificar se os parâmetros populacionais destas espécies são diferentes em ambientes com diferentes graus de perturbação.

ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (22° 49' S, 47° 06' W), uma área de aproximadamente 250 ha de floresta semidecídua, localizada a 670 m de altitude, na região Sudeste do Brasil. A temperatura média é de 20,6 °C e a precipitação média anual é de 1383 mm. O clima da região é do tipo Cwa, de acordo com a classificação de Köppen, sendo um clima mesotérmico com inverno seco e frio (Figura 1), propiciando a ocorrência de geadas. O intervalo médio de ocorrência de geadas severas é de 8,3 anos, com ampla variação de 2 a 24 anos. Nos últimos 15 anos ocorreram duas geadas severas na região, uma em 1981 e outra em 1994.

Os dados climáticos foram obtidos na estação meteorológica do Centro Experimental de Campinas, distante cerca de 6 km da área de estudo e foram fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola-IAC, Campinas).

A Reserva de Santa Genebra representa um dos poucos fragmentos de floresta que resistiu ao avanço da urbanização na região de maior densidade populacional do país. Alguns estudos sugerem que a reserva apresenta um alto grau de perturbação, mas até o momento estudos conclusivos não foram realizados, apesar de certamente ter havido corte seletivo de madeira.

Dentro da reserva existe um mosaico de diferentes ambientes naturais ou antrópicos, como áreas de florestas em baixadas úmidas (conhecidas localmente como " matas de brejo"), áreas de floresta mais seca, áreas de borda e áreas que foram sujeitas a fogo há cerca de 15 anos (Leitão -Filho 1995, Rodrigues 1995). A

maior parte da reserva (85%) é formada por florestas mais secas, e é neste ambiente em que se situa a parcela permanente (1 ha) onde este estudo foi realizado (Figura2).

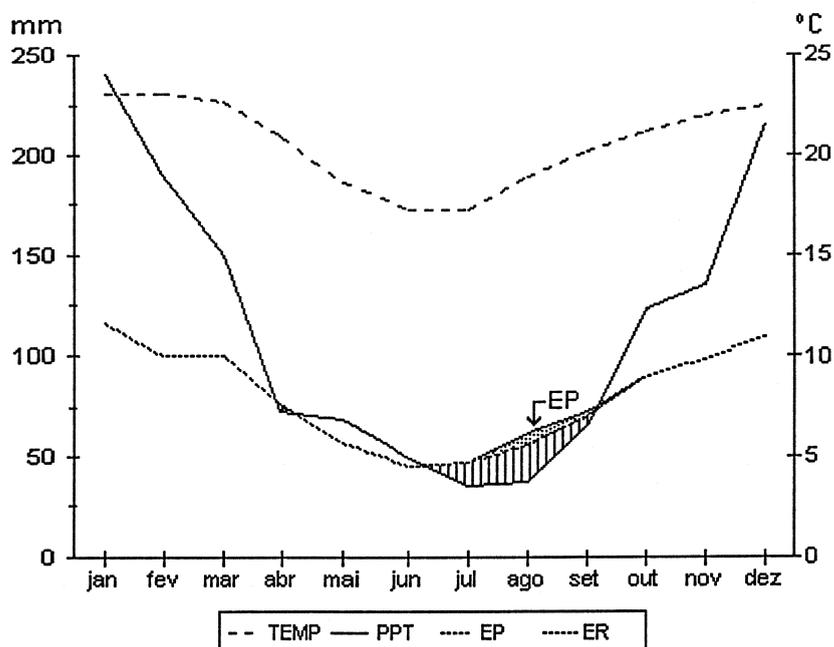


Figura 1: Diagrama climático da região de Campinas no período de 1956-1990 (Dados da seção de Climatologia Agrícola-IAC). A área pontilhada corresponde a períodos de déficit hídrico e a área hachurada corresponde a períodos de retirada de água do solo (TEMP = temperatura média mensal; PPT = precipitação média mensal; EP = Evapotranspiração potencial e ER = Evapotranspiração real).

A dinâmica da parcela permanente como um todo, ou seja, considerando o conjunto total de espécies presentes, foi estudada por Santos *et al.* (não publicado), onde foram analisados todos os indivíduos com mais de 15 cm de perímetro à altura do peito (pap). Foram encontradas 103 e 117 espécies no primeiro e no segundo levantamento, respectivamente, realizados em um intervalo de tempo de 11,12 anos. Dos 1463 indivíduos presentes na primeira amostragem, 472 morreram no intervalo de tempo e 292 novos indivíduos ingressaram no hectare. Na segunda amostragem foram encontrados 1283 indivíduos, representando um declínio anual de 1,18%. Apesar do número de indivíduos haver diminuído no período, a área basal total dos indivíduos no hectare aumentou de 24,9 para 28,0 m²/ha.

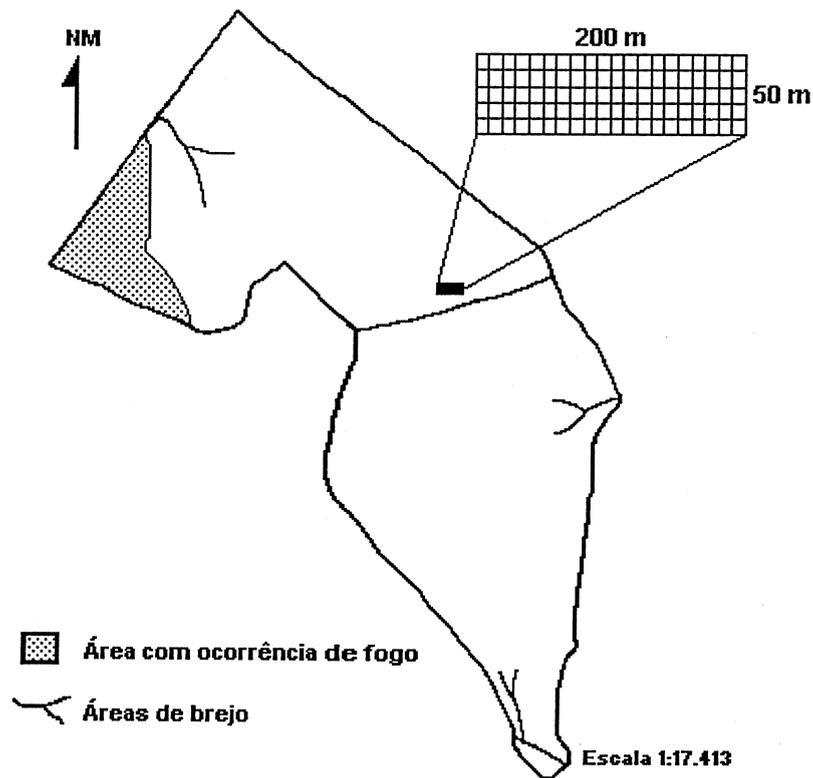


Figura 2: Localização da parcela permanente de estudo na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, Brasil ($22^{\circ} 49'S$, $46^{\circ} 07'W$). No detalhe, o tamanho e o formato da parcela (Mapa adaptado de Morellato 1991).

ESPÉCIES ESTUDADAS

Entre todas as espécies amostradas no levantamento citado acima, três foram escolhidas para a realização de uma análise da dinâmica populacional. Essas espécies foram escolhidas por serem espécies comumente encontradas em florestas semidecíduas, por serem abundantes na área de estudo, por estarem classificadas como pertencentes a grupos ecológicos distintos (segundo Ricardo R. Rodrigues, com. pessoal, de acordo com o sistema de classificação apresentado por Gandolfi *et al.* 1995) e por serem facilmente reconhecidas em todos os estádios de crescimento. De acordo com Santos *et al.* (não publicado), as três espécies são emergentes na floresta estudada.

Segue abaixo a descrição das espécies analisadas e suas classificações:

- *Acacia polyphylla* DC. (Leguminosae-Mimosoideae) - MONJOLEIRO - Árvore do dossel, heliófita, atingindo de 15 a 25 m de altura, semidecídua ou decídua. Produz anualmente grande quantidade de sementes. Suas sementes são ovaladas, planas, têm aproximadamente 1 cm de diâmetro e apresentam dispersão autocórica, porém os frutos (vagem seca) podem ser eventualmente dispersados pelo vento. Apresenta madeira moderadamente pesada ($0,79 \text{ g/cm}^3$), mole, porém resistente. Ocorre da Colômbia até o Brasil e Argentina. No Brasil, distribui-se da Região Amazônica até o Paraná em florestas latifoliadas semidecíduas. (Burkart 1979, Lorenzi 1992).

Classificada como PIONEIRA, ou seja, espécie claramente dependente de luz, que não ocorre no sub-bosque, desenvolvendo-se em clareiras ou nas bordas das florestas.

- *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Leguminosae-Mimosoideae)- PAU JACARÉ - Árvore do dossel, heliófita, atingindo de 10 a 25 metros de altura, semidecídua, ocorrendo geralmente em associações secundárias como capoeiras e capoeirões. Suas sementes são planas, ovaladas, em média com 0,9 cm de comprimento e 0,8 cm de largura e apresentam dispersão autocórica. Seus frutos (vagem seca) podem ser eventualmente dispersados pelo vento. Madeira moderadamente pesada ($0,75 \text{ g/cm}^3$), dura ao corte e mole para trabalhar. No Brasil, ocorre nos estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul até Santa Catarina, principalmente em florestas pluviais da encosta atlântica (Burkart 1979, Lorenzi 1992).

Classificada como SECUNDÁRIA INICIAL, ou seja, espécie que ocorre em condições de sombreamento médio ou luminosidade não muito intensa, ocorrendo em clareiras pequenas, bordas de clareiras grandes, bordas da floresta ou no sub-bosque não densamente sombreado.

- *Aspidosperma polyneuron* M. Arg. (Apocynaceae)- PEROBA ROSA - Árvore de 20 a 30 metros de altura, esciófita, perenifólia, ocorrendo exclusivamente no interior da floresta primária densa. Produz grande quantidade de sementes apenas a cada 2-4 anos. Suas sementes são aladas, providas de núcleo seminal basal, com 2 a 4 cm de comprimento por 1 cm de largura. Dispersão anemocórica. Madeira moderadamente pesada ($0,79 \text{ g/cm}^3$), dura, mas fácil de rachar. No Brasil, ocorre da Bahia até o Paraná, na região Centro-oeste, e em Rondônia. (Lorenzi 1992).

Classificada como SECUNDÁRIA TARDIA, ou seja, espécie que se desenvolve no sub-bosque em condições de sombra densa ou leve, podendo aí permanecer toda a vida, ou então crescer até o dossel ou à condição de emergente.

Daqui em diante, as três espécies serão referidas somente através do nome genérico, como *Acacia*, *Piptadenia* e *Aspidosperma*.

METODOLOGIA

Na amostragem inicial (1982/1985), uma área de 200 x 50 m foi subdividida em 100 parcelas de 10 x 10 m, nas quais foram mapeados, plaquetados, identificados e medidos (altura e diâmetro) todos os indivíduos maiores que 15 cm de perímetro à altura do peito (aproximadamente 5 cm de diâmetro a altura do peito - dap) das três espécies. Para indivíduos que apresentaram ramificação do caule abaixo desta altura, foram medidos os perímetros de todos os ramos. A área basal de cada ramo foi calculada a partir do perímetro medido e para se obter a área basal total do indivíduo foram somadas as áreas basais de todos os ramos. A altura foi obtida através de estimativa visual. Em 1994/1995, a mesma parcela foi amostrada, quando os indivíduos vivos foram medidos novamente, e os indivíduos que atingiram mais de 15 cm de pap durante o período foram mapeados e medidos.

Dinâmica populacional

Para cada uma das três espécies foi possível obter o número de indivíduos na primeira amostragem (N_0), o número de indivíduos na segunda amostragem (N_1), o número de indivíduos que morreu (M) no intervalo de tempo (t), e o número de indivíduos que atingiu 15 cm de perímetro, ou seja, que ingressou (I) na amostragem, no intervalo de tempo.

Entre o início e o final da primeira amostragem passaram-se 24 meses e entre o início e o final da segunda amostragem passaram-se 12 meses. Dependendo da parcela analisada, o intervalo de tempo entre as amostragens variou de 123 a 144 meses e estas diferenças não poderiam ser desprezadas nas análises.

Dessa forma, para o cálculo das taxas de incremento populacional e taxas de ingresso, utilizou-se o valor médio do intervalo de tempo (em meses) levado para remedir cada uma das parcelas do hectare, por considerar que um indivíduo poderia ingressar em qualquer uma das parcelas amostradas. Essa média de meses foi dividida por 12 para que as taxas fossem apresentadas com bases anuais, o que resultou em um tempo médio de 11,12 anos.

No entanto, a mortalidade somente poderia ser considerada nas parcelas onde havia indivíduos da espécie analisada na primeira amostragem. Dessa forma, para as taxas de mortalidade, utilizou-se a média do intervalo de tempo levado para remedir

somente as parcelas que apresentaram indivíduos daquela espécie na primeira amostragem. Posteriormente, os números de indivíduos mortos (M), observados para os diferentes intervalos de tempo calculados, foram corrigidos (M_{corr}) para o intervalo de 11,12 anos.

Mortalidade

A taxa de mortalidade anual da população (m_e), foi calculada através do modelo exponencial, de acordo com Swaine e Lieberman (1987), pela equação:

$$m_e = \ln ((N_0 - M)/N_0)/t, \quad (1)$$

Para verificar se as taxas de mortalidade apresentadas pelas espécies foram diferentes, foi realizado um teste de qui-quadrado entre o número observado de mortos de cada espécie, corrigido para o intervalo de tempo (M_{corr}) e o número esperado de mortos (M_{esp-3}) para a espécie, obtido através da taxa média de mortalidade, calculada considerando-se a soma dos dados das três espécies.

Para verificar se havia diferenças na taxa de mortalidade de cada espécie em relação ao conjunto total de espécies do hectare, foi realizado um teste de qui-quadrado entre o número de mortos (M_{corr}) da espécie e o número esperado de mortos (M_{esp-ha}) para a espécie, obtido através da taxa de mortalidade calculada considerando todas as espécies do hectare. A taxa de mortalidade do hectare foi calculada baseada nos dados de Santos *et al.* (não publicado) e de acordo com Swaine e Lieberman (1987), obtendo-se uma taxa (m_e) de 3,5%.

Foram também calculadas as taxas de mortalidade, considerando-se somente os indivíduos maiores que 10, 20 e 30 cm de diâmetro, com a finalidade de verificar se a mortalidade foi dependente do tamanho dos indivíduos e de propiciar uma comparação mais precisa com informações disponíveis na literatura. Para cada espécie foi então realizado um teste de qui-quadrado, comparando os valores corrigidos (M_{corr}) de mortalidade para cada conjunto, com os valores (M_{esp}) obtidos através da taxa de mortalidade total da espécie.

Através do valor da taxa anual de mortalidade da população (m_e), foi possível calcular a meia-vida $t_{(0,5)}$ destas populações, que representa o período de tempo necessário para que a metade dos organismos da população tenha morrido. A meia-vida é calculada como:

$$t_{(0,5)} = \ln 0,5/m_e \quad (2)$$

A taxa de mortalidade anual (m_e) descrita anteriormente, foi estabelecida como um método padrão para o cálculo de mortalidade, porém, Sheil *et al.* (1995) recomendam a utilização do método apresentado por Primack *et al.* (1985), calculado através de:

$$m_a = 1 - (1 - M/N_0)^{1/t} \quad (3)$$

Segundo Sheil *et al.* (1995), m_e deveria ser considerado como um “coeficiente exponencial de mortalidade”, enquanto m_a seria considerada a verdadeira “taxa anual de mortalidade”. Neste estudo serão apresentados os resultados obtidos através dos dois métodos, porém, para fins comparativos, m_e será utilizada preferencialmente, devido a sua mais ampla utilização nos trabalhos publicados até o momento

Recrutamento

O recrutamento anual de indivíduos na classe de diâmetro maior que 5 cm foi obtido através da taxa de ingresso anual (i), calculada como :

$$i = \ln ((N_0 + I)/N_0) / t \quad (4)$$

Utilizou-se um teste de qui-quadrado para verificar se as espécies apresentaram diferenças entre si. Foram comparados o número observado de indivíduos ingressantes de cada espécie (I) e o número esperado (I_{esp-3}) obtido através da taxa de ingresso calculada com os dados das três espécies conjuntamente.

Para verificar como as espécies se comportaram em relação ao conjunto total de espécies do hectare, os números de ingressantes (I) das três espécies foram comparados, através de um teste de qui-quadrado, com os valores esperados (I_{esp-ha}) obtidos através da taxa de ingresso, calculada para o conjunto de espécies do hectare. A taxa de ingresso para o hectare foi calculada com base nos dados de Santos *et al.* (não publicado), sendo obtido um ingresso anual (i) de 1,64%.

Incremento populacional

a) em relação ao número de indivíduos

Para verificar se as espécies apresentaram um balanceamento entre as taxas de mortalidade e de recrutamento no intervalo de tempo, a taxa de incremento anual da população (r) foi calculada conforme a equação

$$r = \ln (N_1/N_0) / t \quad (5)$$

De acordo com esta taxa, valores de $r = 0$, indicam estabilidade populacional, valores de $r > 0$ indicam aumento da população e $r < 0$, indicam declínio populacional.

Para verificar se a taxa de incremento populacional diferiu significativamente de 0, foi utilizado um teste de qui-quadrado entre os valores observados em N_1 e o valor esperado se $r = 0$, ou seja, o mesmo valor de N_0 .

Os testes de qui-quadrado utilizados acima foram calculados com correção de Yates e 1 grau de liberdade (Zar 1984).

b) em relação à área basal

Para verificar se a área basal da população de cada espécie aumentou ou diminuiu no período de tempo, foi realizado um teste t-pareado entre a área basal da espécie em cada parcela na primeira amostragem (AB_0) e na segunda amostragem (AB_1). Também foi realizada uma análise de variância (ANOVA) para comparar se as populações das três espécies apresentaram diferentes médias de área basal entre si, tanto no t_0 como no t_1 . No caso de serem encontradas diferenças significativas, procedeu-se à realização de um teste de Tukey (com nível de significância de 5%) para verificar quais espécies diferiram das outras.

Para verificar se a mortalidade, o ingresso e a taxa de crescimento dos indivíduos no período de tempo provocaram alteração no tamanho médio dos indivíduos foi também analisado se a área basal média dos indivíduos de cada espécie foi diferente entre a primeira e a segunda amostragem. Para isso, foi utilizado um teste t-student entre a área basal média dos indivíduos no t_0 e no t_1 . Para verificar se a área basal média dos indivíduos das espécies três foi diferente, realizou-se uma análise de variância (ANOVA) e no caso de serem encontradas diferenças significativas, procedeu-se a um teste de Tukey (com nível de significância de 5%) para verificar quais espécies diferiram.

Crescimento

Para uma melhor compreensão dos processos demográficos que estão ocorrendo nestas populações foram também realizadas análises do crescimento dos indivíduos que sobreviveram no período de tempo.

Para obter a taxa de crescimento em altura ou diâmetro de cada indivíduo, foi calculada a diferença entre o valor medido na primeira e na segunda amostragem e essa diferença foi dividida pelo período de tempo levado para remedir o indivíduo.

Todos os indivíduos que apresentaram sinais nítidos de quebra foram eliminados das análises de crescimento, tanto em altura como em diâmetro.

Para crescimento em altura, as análises foram realizadas de duas formas. A primeira, desprezando os indivíduos que apresentaram crescimento negativo em altura, considerando que tais valores negativos podem ser devidos a erros de estimativa, que em geral são grandes para estimativas de altura, principalmente para árvores maiores. A segunda, incluindo todos os indivíduos, considerando que os valores negativos podem estar representando quebras de galhos ou de grandes porções das copas das árvores, o que acontece com relativa freqüência em ambientes de florestas (Arriaga 1988, Lawton e Putz 1988).

Para crescimento em diâmetro, foram considerados todos os indivíduos, incluindo aqueles que apresentaram crescimento negativo em diâmetro sem evidências de quebra.

A partir das taxas de crescimento individuais foram calculadas as taxas médias, o desvio, o valor máximo e o valor mínimo de crescimento em altura e diâmetro para cada espécie. As médias das espécies foram comparadas através de uma análise de variância (ANOVA), e no caso de serem encontradas diferenças significativas, realizou-se posteriormente um teste de Tukey, com nível de significância a 5%.

Para verificar se as taxas de crescimento em diâmetro foram dependentes do tamanho inicial dos indivíduos, foram realizadas análises de regressão linear entre o diâmetro inicial do indivíduo e a taxa de crescimento em diâmetro apresentada por este. Entre as espécies que apresentaram uma relação significativa ($p < 0,05$) foi realizada uma análise de covariância através do programa ANCOVA31 (Dr. Flavio A. M. Santos, IB/Depto. Botânica-Unicamp), para testar se as relações diferiam entre espécies.

Padrão espacial

Além da análise temporal da dinâmica populacional, foi realizada uma análise do padrão espacial das espécies no t_0 e no t_1 , utilizando-se o Índice de Dispersão (variância/média) do número de indivíduos por parcelas em cada amostragem. Para verificar se o padrão espacial da mortalidade e do recrutamento de indivíduos apresentou algum efeito sobre o padrão espacial da população foram calculados os Índices de Dispersão dos indivíduos mortos e dos ingressantes por parcela.

Valores de I.D. > 1 indicam uma distribuição agrupada, I.D. < 1 indicam uniformidade e I.D. $= 1$ sugerem que a distribuição pode ser ajustada à distribuição de

Poisson, indicando aleatoriedade. Para testar se os valores de I.D. obtidos foram significativamente diferente de 1 (Poisson) utilizou-se um teste t, onde:

$$t = \frac{|C.D.-1|}{\sqrt{2/(n-1)}} \quad (6)$$

de acordo com Brower e Zar (1986).

Através destas análises e de mapas com a localização dos indivíduos procurou-se analisar possíveis diferenças de favorabilidade de microambientes para cada uma das espécies.

Estrutura de tamanhos

Com a finalidade de verificar se a estrutura de tamanho dos indivíduos, para cada espécie, foi alterada durante o intervalo de tempo, foram produzidas distribuições de freqüência de indivíduos em diferentes classes de tamanho no t_0 e no t_1 . Essas distribuições foram comparadas através de um teste de qui-quadrado.

Para auxiliar a compreensão dos processos envolvendo a manutenção ou a alteração das estruturas de tamanho, foi elaborado um diagrama de caixas, apresentando a passagem dos indivíduos entre classes de tamanho de 5 em 5 cm de diâmetro.

Dinâmica e crescimento em relação ao grau de perturbação do ambiente

Caracterização do grau de perturbação

Com os dados do levantamento geral, realizado por Santos *et al.* (não publicado), foi realizada uma classificação das parcelas do hectare, através de parâmetros disponíveis que pudessem fornecer uma descrição do grau de perturbação ocorrido durante o período amostrado.

Considerando os indivíduos de todas as espécies encontradas no hectare, foram então calculadas, para cada parcela: i) a taxa anual de mortalidade de indivíduos; ii) a taxa de perda de área basal; iii) a taxa de incremento em número de indivíduos e; iv) a taxa de incremento em área basal.

A taxa de mortalidade de indivíduos foi utilizada considerando-se que a morte de algumas árvores influencia as condições microambientais e, conseqüentemente, as taxas de crescimento das árvores vizinhas, podendo também aumentar ou diminuir a chance de morte de outras árvores (Swaine *et al.* 1987a, Young e Hubbel 1991,

Young e Perkocha 1994). A taxa de perda de área basal foi utilizada porque, em geral, o grau de perturbação provocado pela perda de um número de árvores pequenas, em uma área determinada, é menor que o provocado pelo mesmo número de árvores grandes, ou seja, que somam maior área basal (Hartshorn 1980, Brokaw 1982, Schupp *et al.* 1989). Os outros dois parâmetros (taxa de incremento em número de indivíduos e em área basal) estão relacionados à capacidade de recuperação que cada parcela apresentou, tanto através do balanceamento no número de indivíduos, como através do crescimento dos indivíduos sobreviventes, permitindo a manutenção da área basal total da parcela.

Para definir o grau de perturbação do ambiente, foi realizada uma análise de agrupamento das parcelas, utilizando-se os quatro parâmetros citados acima. A análise foi feita no programa FITOPAC (Dr. George J. Shepherd, IB-Depto. Botânica-Unicamp), utilizando-se como coeficiente, a Distância Euclidiana Quadrada e, como método de agrupamento, o Método de Ward (ou variância mínima).

Foi esperado que esta análise agrupasse separadamente as parcelas que apresentaram maior grau de perturbação (e menor grau de recuperação), as parcelas que apresentaram menores níveis de perturbação (e melhor recuperação) e ainda as parcelas com níveis intermediários.

Comportamento das três espécies

Para verificar se as três espécies apresentaram diferenças populacionais ou diferenças de crescimento entre parcelas com diferentes graus de perturbação, os indivíduos encontrados nas parcelas que pertenciam a cada grupo de perturbação foram analisados e comparados em relação aos parâmetros demográficos e às taxas de crescimento. As análises realizadas e as comparações entre os grupos foram similares àquelas descritas acima nos itens de *Dinâmica populacional* e *Crescimento*.

RESULTADOS

Dinâmica populacional

Mortalidade

Acacia apresentou uma taxa de mortalidade muito alta (12,0% ao ano), diferindo significativamente das outras espécies e do conjunto total de espécies do hectare. Esta alta mortalidade de *Acacia* é representada mais claramente através da meia-vida da espécie, demonstrando que metade da população de *Acacia* morreu em

aproximadamente 6 anos, enquanto as outras espécies terão sua população reduzida à metade depois de mais de 20 anos (Tabela 1).

Tabela 1 : Taxas anuais de mortalidade e meia-vida das três espécies (N_0 = número inicial de indivíduos; M_{corr} = número corrigido de indivíduos mortos; m_e = taxa anual de mortalidade (Swaine e Lieberman 1987); m_a = taxa anual de mortalidade (Primack *et al.* 1985); M_{esp-ha} = número esperado de mortos, calculado através da taxa de mortalidade do conjunto de espécies do hectare [ver metodologia]; M_{esp-3} = número esperado de mortos, calculado através da taxa de mortalidade do total das três espécies)

Espécies	N_0	M_{corr}^{\S}	m_e	m_a	Todas as espécies (ha)			Entre as espécies			Meia-vida (anos)
					M_{esp-ha}	χ^2	p	M_{esp-3}	χ^2	p	
<i>Acacia</i>	28	20,56	0,120	0,112	9,03	13,45	<0,01	8,90	14,00	<0,05	5,85
<i>Piptadenia</i>	37	9,28	0,026	0,026	11,94	0,39	0,533	11,76	0,33	0,564	26,66
<i>Aspidosperma</i>	218	59,99	0,029	0,029	70,33	1,38	0,241	69,28	1,11	0,291	23,90
Total	283	89,83	0,034	0,034							

[§] Os valores não são inteiros porque o número original de mortos foi corrigido para o tempo médio do hectare, conforme descrito na metodologia

As taxas calculadas através do modelo exponencial, m_e , somente diferiram daquelas calculadas através do método de Primack *et al.* (1985), m_a , para *Acacia*, que apresentou valores muito altos, o que seria esperado de acordo com Sheil *et al.* (1995).

Para verificar se a alta mortalidade de *Acacia* ocorreu em função da densidade inicial de indivíduos por parcelas, foram realizadas análises de regressão linear entre o número inicial de indivíduos e o número de mortos de *Acacia* por parcela, resultando em uma relação positiva e significativa ($r^2 = 0,711$; $n = 18$; $p < 0,001$). Também foi realizada uma análise entre o número inicial de indivíduos das outras espécies do hectare (nas parcelas em que ocorreram indivíduos de *Acacia* na primeira amostragem) e o número de mortos de *Acacia* por parcela. A relação foi significativa ($r^2 = 0,222$; $n = 18$; $p = 0,048$) porém o ajuste dos pontos à reta foi muito fraco, indicando que não houve efeito da densidade de indivíduos das outras espécies sobre a mortalidade de *Acacia*.

Nenhuma das espécies apresentou diferenças nas taxas de mortalidade da população considerando diferentes diâmetros mínimos, sugerindo que não houve diferenças nas taxas de mortalidade em diferentes classes de tamanho. No entanto, o número de indivíduos em cada classe foi diferente, sendo, em geral, maior o número de indivíduos pequenos (Tabela 2).

Tabela 2: Taxa de mortalidade considerando diferentes diâmetros mínimos (cm) dos indivíduos (Legenda igual à apresentada na tabela 1; M_{esp} = número esperado de mortos, calculado através da taxa de mortalidade de cada espécie (m_e), apresentada na tabela 1)

\emptyset	<i>Acacia</i>					<i>Piptadenia</i>					<i>Aspidosperma</i>				
	N_0	M_{corr}	m_e	M_{esp}	χ^2	N_0	M_{corr}	m_e	M_{esp}	χ^2	N_0	M_{corr}	m_e	M_{esp}	χ^2
> 10	14	10,79	0,133	10,28	<0,01ns	33	9,25	0,030	8,28	0,027ns	117	32,79	0,030	32,20	<0,01 ns
> 20	—	—	—	—	—	27	8,19	0,033	6,77	0,125 ns	50	12,74	0,026	13,76	0,019 ns
> 30	—	—	—	—	—	11	2,15	0,020	2,76	0,004 ns	22	4,91	0,023	6,05	0,069 ns

Obs.: Os traços (—) indicam que nestas classes as análises não puderam ser realizadas, por não haver número amostral suficiente (mais de 10 indivíduos).

Recrutamento

O recrutamento de *Acacia* (3,2% ao ano) foi significativamente mais alto em relação às outras duas espécies e em relação ao hectare (Tabela 3). *Piptadenia* também apresentou recrutamento significativamente maior que o esperado para as três espécies em conjunto, porém não diferiu do conjunto de espécies do hectare. Por outro lado, *Aspidosperma* apresentou uma taxa anual de recrutamento (0,3%) significativamente menor que a observada tanto para o hectare como para as três espécies. A diferença significativa de *Piptadenia* em relação ao conjunto das três espécies, provavelmente se deve ao recrutamento excessivamente baixo apresentado por *Aspidosperma*, que provoca um desvio, diminuindo o valor médio entre as três espécies, o que pode ser observado através dos valores esperados apresentados na tabela 3.

Tabela 3 : Taxa anual de recrutamento das três espécies (N_0 = número inicial de indivíduos; I = número de indivíduos ingressantes; i = taxa anual de ingresso; $l_{\text{esp-ha}}$ = número esperado de ingressantes, calculado através da taxa de ingresso do conjunto de espécies do hectare [ver metodologia]; $l_{\text{esp-3}}$ = número esperado de ingressantes, calculado através da taxa de ingresso do total das três espécies)

Espécies	N_0	I	i	Todas as espécies(ha)			Entre as espécies		
				$l_{\text{esp-ha}}$	χ^2	P	$l_{\text{esp-3}}$	χ^2	P
<i>Acacia</i>	28	12	0,032	5,59	6,25	<0,05	3,07	23,19	< 0,01
<i>Piptadenia</i>	37	12	0,025	7,38	2,29	0,130	4,05	13,68	< 0,01
<i>Aspidosperma</i>	218	7	0,003	43,51	29,80	<0,01	23,88	11,24	< 0,01
Total	283	31	0,016						

Incremento populacional

As três espécies analisadas neste estudo apresentaram, tanto na primeira (t_0) como na segunda amostragem (t_1), uma alta densidade de indivíduos. Entre as três espécies, *Aspidosperma* apresentou a mais alta densidade, tanto na primeira (218 ind./ha) como na segunda (165 ind./ha) amostragem, chegando a apresentar 10 indivíduos em somente uma parcela de 100 m².

Não foram observadas diferenças significativas entre os números de indivíduos observados na primeira e na segunda amostragem em *Piptadenia* e *Acacia*, significando que estas espécies tiveram populações estáveis no período de tempo analisado. *Aspidosperma* apresentou um declínio populacional significativo, a uma taxa de 2,5% por ano (Tabela 4).

A área basal total de *Acacia* e de *Aspidosperma* no hectare diminuiu no período amostrado (36,93% e 10%, respectivamente) enquanto, para *Piptadenia*, a área basal total no hectare aumentou 171,2%. No entanto, as diferenças não foram significativas, quando a área basal das três espécies foi comparada por parcela (100 m²) entre o t₀ e o t₁, sendo observados valores muito altos de desvio padrão em relação à área basal média por parcela (Tabela 4). Essas grandes variações indicam que existe uma forte heterogeneidade na distribuição de área basal dessas espécies entre as parcelas analisadas, e que algumas parcelas apresentaram um grande aumento de área basal, enquanto outras não apresentaram alteração, ou diminuíram no período. Dessa forma, não é possível decidir se as diferenças observadas na área basal total das populações no hectare seriam tendências reais a decréscimo ou aumento de área basal das espécies em toda a área de estudo, ou se seriam apenas efeitos estocásticos, devido à grande variação espacial observada entre as parcelas.

Comparando entre as espécies, na primeira amostragem, *Aspidosperma* apresentou área basal significativamente maior que *Piptadenia* e *Acacia*, que não diferiram entre si. Porém, na segunda amostragem, *Piptadenia* e *Aspidosperma* apresentaram área basal semelhantes e significativamente maiores que *Acacia*. Isso se deve principalmente ao aumento em área basal observado em *Piptadenia* (Tabela 4).

Tabela 4: Incremento populacional em relação ao número de indivíduos e área basal (N_0 = número inicial de indivíduos; N_1 = número de indivíduos na segunda amostragem; r = taxa de incremento anual; AB_0 = área basal média por parcela (cm²/100 m²) na primeira amostragem; AB_1 = área basal média por parcela (cm²/100 m²) na segunda amostragem)

Espécies	N_0	N_1	r	χ^2	p	AB_0	AB_1	p^\dagger
						(média ± d.p.)	(média ± d.p.)	
<i>Acacia</i>	28	19	-0,035	2,58	0,108	57,6 ± 230,6 ^a	36,6 ± 141,4 ^c	0,393
<i>Piptadenia</i>	37	40	0,007	0,17	0,681	190,7 ± 385,5 ^a	326,5 ± 1038,0 ^d	0,086
<i>Aspidosperma</i>	218	165	-0,025	12,64	<0,01	519,8 ± 545,7 ^b	467,7 ± 624,4 ^d	0,137

obs.: as letras ^a e ^b indicam diferenças nas médias entre as espécies na coluna referente ao t₀ ($F_{(2;297)} = 34,00$, $p < 0,05$); e as letras ^c e ^d indicam diferenças na coluna referente ao t₁ ($F_{(2;297)} = 9,74$, $p < 0,05$).
[†] probabilidade para teste t-pareado, gl = 198

Em relação à área basal média dos indivíduos, foi observado que, na primeira amostragem, os indivíduos de *Piptadenia* eram maiores (515,4 cm² ± 368,5) que os das outras espécies (ANOVA, $F_{(2;280)} = 10,89$, $p < 0,05$), sendo que a área basal média

dos indivíduos de *Aspidosperma* e *Acacia* no t_0 não diferiu significativamente ($238,5 \text{ cm}^2 \pm 341,2$ e $205,7 \text{ cm}^2 \pm 318,1$ respectivamente). Na segunda amostragem, foi observado o mesmo padrão do t_0 , com *Aspidosperma* e *Acacia* apresentando indivíduos com área basal média similares ($283,4 \text{ cm}^2 \pm 426,2$ e $192,4 \text{ cm}^2 \pm 197,0$, respectivamente) e menores que a área basal média dos indivíduos de *Piptadenia* ($816,25 \text{ cm}^2 \pm 1494,7$) que apresentaram uma variação muito grande (ANOVA, $F_{(2;221)} = 9,20$, $p < 0,05$). Para nenhuma das espécies foi encontrada diferença significativa entre a área basal média dos indivíduos no t_0 e no t_1 ($p < 0,05$).

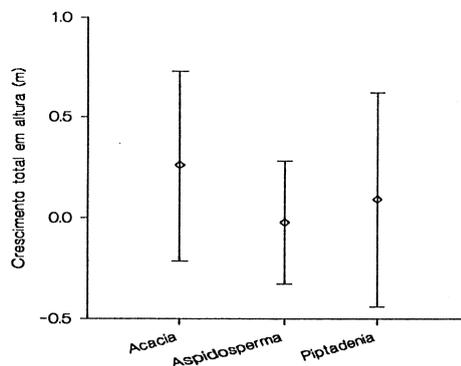
Crescimento

Quanto ao crescimento em altura total (i.e. incluindo também o decréscimo em altura), foram detectadas, através da análise de variância, diferenças significativas entre as três espécies, porém o teste de Tukey não separou as espécies em diferentes grupos. Como a variação na altura total dentro de cada espécie foi muito grande, as diferenças entre as espécies não puderam ser detectadas (Figura 3a). Dessa forma, pode-se apenas sugerir que houve uma diferença nas taxas de crescimento em altura total de *Acacia* e *Aspidosperma*, que representam os extremos. Ao considerar somente o crescimento positivo em altura, observou-se que *Acacia* e *Piptadenia* apresentaram taxas de crescimento em altura semelhantes, sendo significativamente maiores que as de *Aspidosperma* (Figura 3b). Estes resultados sugerem que, pelo menos em *Piptadenia*, as perdas em altura representaram alterações substanciais no crescimento total em altura para a espécie.

Para analisar os decréscimos em altura, somente *Aspidosperma* e *Piptadenia* foram comparadas estatisticamente, uma vez que apenas dois indivíduos de *Acacia* apresentaram decréscimo em altura, no entanto, as três espécies estão representadas na figura 4a. Foi possível notar que *Piptadenia* apresentou uma diminuição média em altura significativamente maior que *Aspidosperma* ($t = 2,00$; $gl = 85$; $p = 0,049$).

Para verificar se houve maior número de indivíduos de *Piptadenia* que tiveram suas copas danificadas ou se alguns poucos indivíduos desta espécie apresentaram uma grande redução da copa, foram comparadas as distribuições das perdas em altura apresentadas pelos indivíduos de *Aspidosperma* e *Piptadenia*. Foi observado que a mediana foi mais alta em *Piptadenia* (Figura 4b), sugerindo que, nesta espécie, a diminuição média em altura foi maior devido à maior proporção de indivíduos que perderam grande parte da copa. Em *Aspidosperma*, um número muito grande de

a)



b)

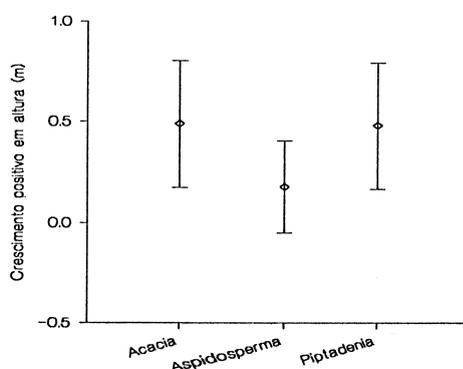
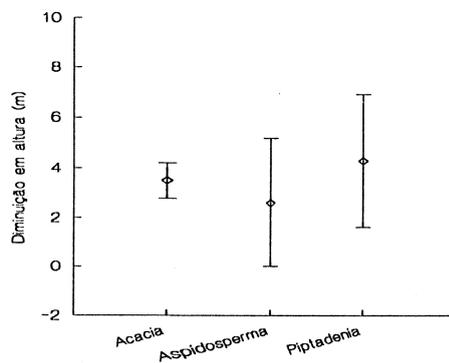


Figura 3: Taxas médias de crescimento anual em altura para as três espécies: a) Crescimento total, incluindo crescimento positivo e diminuição ($F_{(2,183)} = 3,11$, $p = 0,046$); b) Somente crescimento positivo ($F_{(2,94)} = 11,79$, $p < 0,01$)

indivíduos apresentou diminuição de 0,5 a 2 metros, enquanto somente alguns indivíduos perderam grande parte da copa, o que possivelmente levou a espécie a apresentar menor diminuição média em altura.

As taxas médias de crescimento em diâmetro foram diferentes entre as três espécies, com *Piptadenia* apresentando as maiores taxas médias (1,96 cm/ano \pm 1,87) e *Aspidosperma* as menores (0,12 cm/ano \pm 0,21). *Acacia* apresentou taxas intermediárias (0,81 cm/ano \pm 0,56). A maior taxa de crescimento foi observada para um indivíduo de *Piptadenia* que cresceu 9,13 cm/ano (Figura 5). Enquanto 9% dos indivíduos de *Aspidosperma* apresentaram crescimento negativo e 22% não apresentaram nenhum crescimento no período de 11,12 anos amostrado, as outras duas espécies não apresentaram nenhum indivíduo com crescimento menor ou igual a zero.

a)



b)

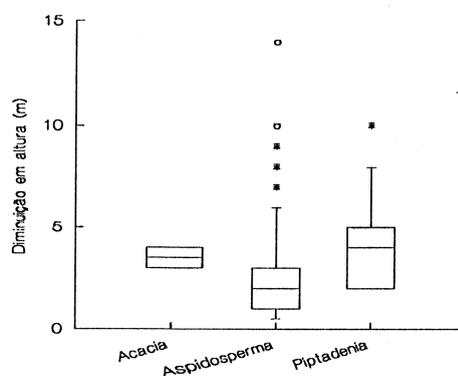


Figura 4: Diminuição em altura observada para as três espécies. a) Diminuição média em altura, com o respectivo desvio padrão. b) "box-plots" da diminuição em altura, nos quais, o retângulo delimita 50% das observações, com a linha central representando a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição, com exceção dos pontos extremos (*) e dos pontos muito extremos (o).

As altíssimas taxas de crescimento observadas para *Piptadenia* podem estar relacionadas à capacidade de ramificação apresentada por esta espécie. Entre os indivíduos desta espécie presentes no t_0 , 38% apresentaram ramificação do caule abaixo de 1,3 m de altura. No t_1 , esse número aumentou para 57,5% porque entre os indivíduos sobreviventes, 50% aumentaram o número de caules no período de tempo e 33% (4) dos 12 indivíduos que ingressaram já apresentavam caule bifurcado. *Acacia* apresentou 3,5% e 21% dos indivíduos com mais de um caule no t_0 e t_1 , respectivamente. *Aspidosperma* não apresentou nenhum indivíduo ramificado no t_0 e apenas 1 (0,6%) no t_1 (Figura 6).

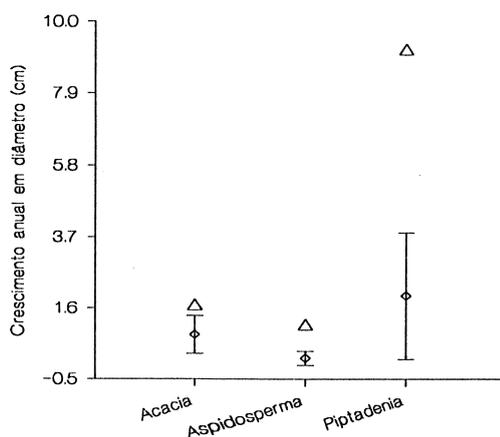


Figura 5: Taxa média de crescimento anual em diâmetro das três espécies ($F_{(2,183)} = 73,32$, $p < 0,01$). Os pontos (Δ) representam as taxas máximas de crescimento.

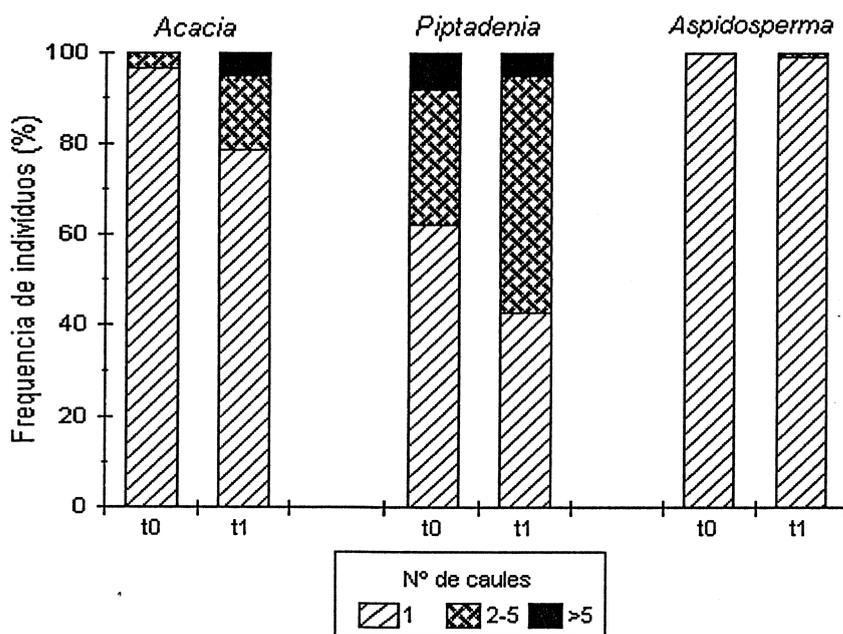
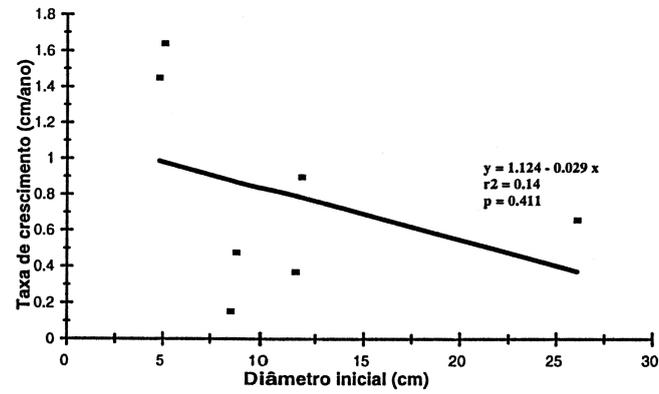


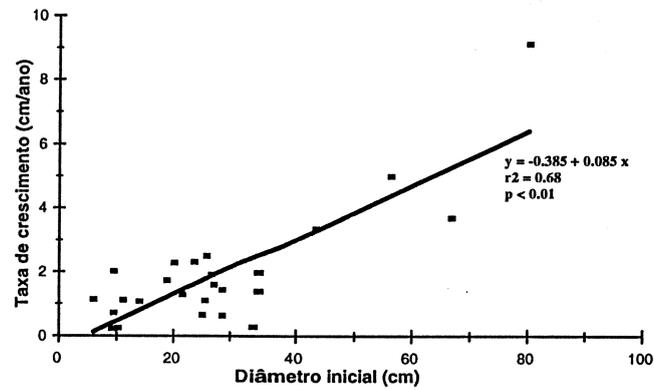
Figura 6: Porcentagem de indivíduos das três espécies apresentando um caule ou mais na primeira (t_0) e na segunda (t_1) amostragem.

As taxas de crescimento em diâmetro dos indivíduos de *Acacia* não se encontram relacionadas ao tamanho inicial da planta, sendo observada uma ampla variação das taxas de crescimento em relação ao diâmetro inicial. No entanto, é importante considerar que o número de indivíduos analisados foi relativamente pequeno (Figura 7a).

a)



b)



c)

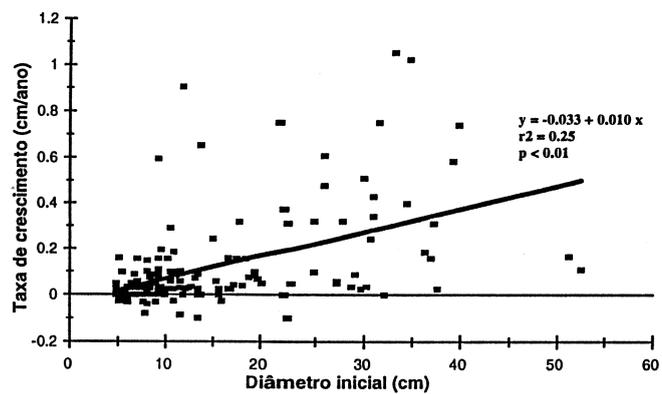


Figura 7: Relação entre a taxa de crescimento e o diâmetro inicial dos indivíduos de : a) *Acacia*, b) *Piptadenia* e, c) *Aspidosperma*.

Para os indivíduos de *Piptadenia* e de *Aspidosperma*, a relação entre crescimento e diâmetro inicial foi positiva e significativa, indicando que os indivíduos maiores crescem mais rapidamente que os pequenos. Para *Piptadenia*, 68% da variação na taxa de crescimento foi explicada pelo tamanho inicial apresentado pelo indivíduo (Figura 7b), no entanto, para *Aspidosperma* foi observada uma grande variação das taxas de crescimento em indivíduos de mesmo tamanho inicial (Figura 7c).

A análise de covariância realizada entre as populações de *Piptadenia* e *Aspidosperma* indicou diferenças significativas ($F_{(1,175)} = 159,30$; $p < 0,01$) entre as espécies, representando que em *Piptadenia* os indivíduos maiores cresceram relativamente mais que os pequenos, quando comparados com os grandes indivíduos de *Aspidosperma* em relação aos pequenos.

Padrão espacial

Quanto ao padrão espacial, as três espécies se comportaram de modos diferentes. Os indivíduos de *Acacia* estavam distribuídos de forma agrupada na primeira amostragem e a mortalidade dos indivíduos ocorreu também de forma agrupada, no entanto, o ingresso de indivíduos ocorreu aleatoriamente, produzindo uma distribuição aleatória para os indivíduos da população atual (Figura 8).

Na primeira amostragem, os indivíduos de *Piptadenia* estavam distribuídos aleatoriamente e os de *Aspidosperma*, agrupadamente. Os padrões espaciais de mortalidade e ingresso para ambas foram aleatórios e na segunda amostragem as duas espécies mantiveram o mesmo padrão observado inicialmente (Figuras 9 e 10).

Estrutura de tamanhos

De acordo com a distribuição de freqüência dos indivíduos em classes de tamanho, observamos que, no t_0 , *Acacia* e *Aspidosperma* apresentaram declínio no número de indivíduos em relação ao aumento da classe de tamanho, caracterizando uma curva exponencial negativa. No t_1 , *Aspidosperma* e *Acacia* mantiveram estruturas de tamanho significativamente semelhantes àquelas do t_0 (Figura 11), sendo que para *Aspidosperma*, a semelhança foi muito grande ($p = 0,950$). Por outro lado, *Piptadenia* apresentou uma distribuição de tamanho no t_0 que se assemelha a uma distribuição normal, com um maior número de indivíduos ocorrendo na classe de tamanho entre 20 e 30 cm. No t_1 , esta espécie apresentou uma distribuição significativamente diferente daquela no t_0 e, aparentemente, apresenta um padrão bimodal.

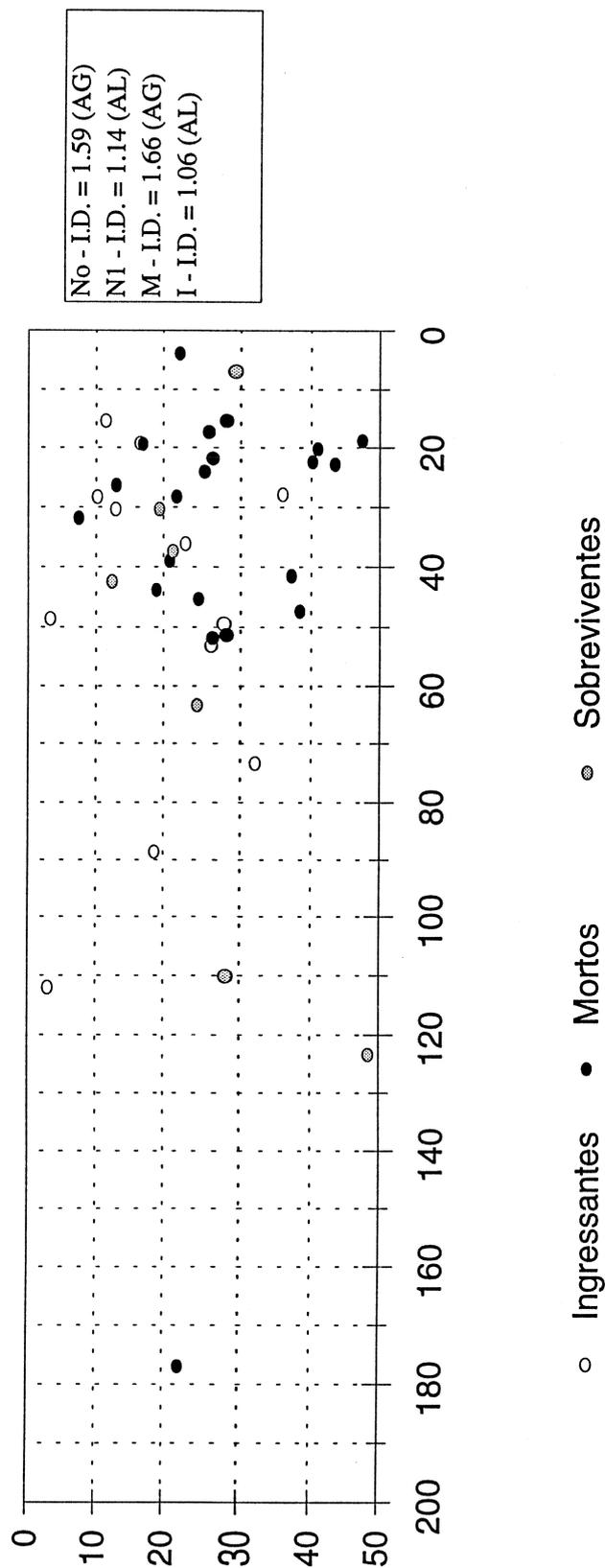


Figura 8: Localização e distribuição espacial dos indivíduos de *Acacia* existentes nos dois períodos de amostragem (N_0 e N_1) e também dos indivíduos mortos (M) e ingressantes (I). Obs.: I.D. = Índice de dispersão; AG = padrão agrupado, AL = padrão aleatório.

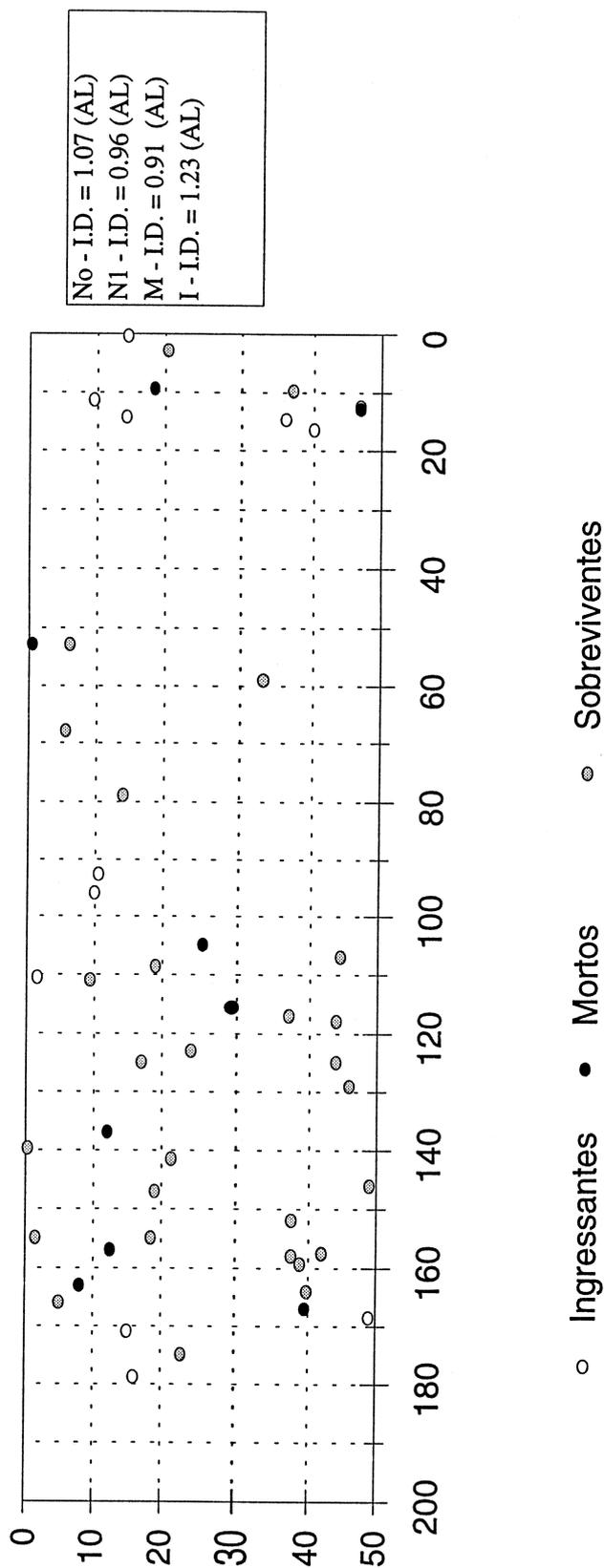


Figura 9: Localização e distribuição espacial dos indivíduos de *Piptadenia* existentes nos dois períodos de amostragem (N_0 e N_1) e também dos indivíduos mortos (M) e ingressantes (I). Obs.: I.D. = Índice de dispersão; AG = padrão agrupado, AL = padrão aleatório.

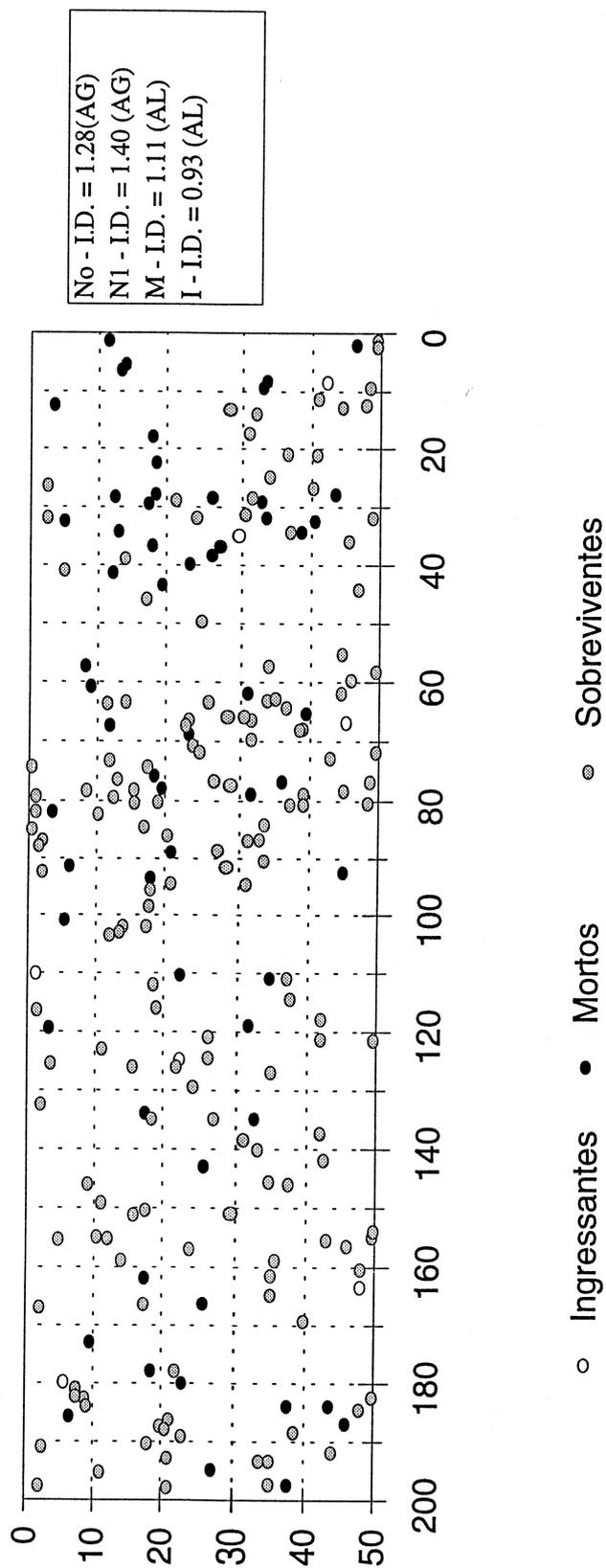


Figura 10: Localização e distribuição espacial dos indivíduos de *Aspidosperma* existentes nos dois períodos de amostragem (N_0 e N_1) e também dos indivíduos mortos (M) e ingressantes (I). Obs.: I.D. = Índice de dispersão; AG = padrão agrupado, AL = padrão aleatório.

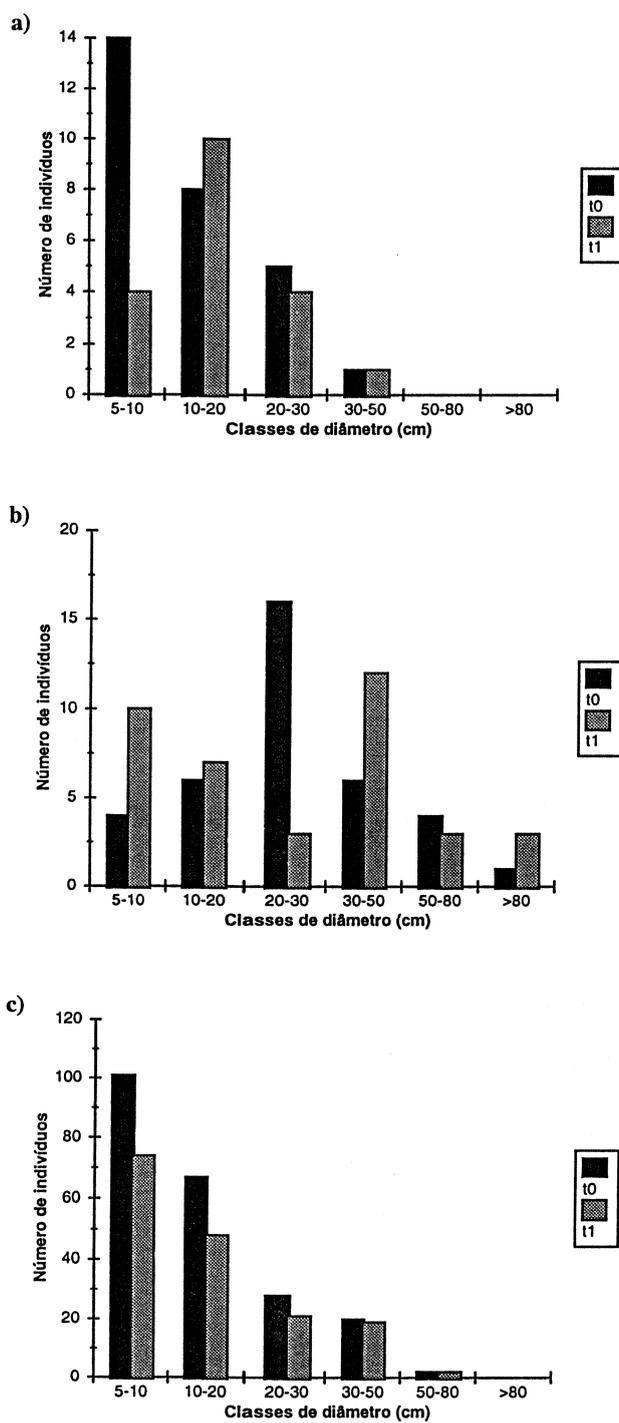


Figura 11: Frequência de indivíduos em classes de tamanho nas duas amostragens para: a) *Acacia* ($\chi^2 = 4,32$, $p = 0,229$, $gl = 3$); b) *Piptadenia* ($\chi^2 = 14,68$, $p < 0,05$, $gl = 5$); c) *Aspidosperma* ($\chi^2 = 0,71$, $p = 0,950$, $gl = 4$).

Um resumo da dinâmica populacional das espécies analisadas pode ser observado através dos diagramas apresentados nas figuras 12, 13 e 14. Através destes diagramas pode-se notar que praticamente nenhum indivíduo de *Acacia* ou *Piptadenia* permaneceu nas mesmas classes de tamanho no intervalo de tempo analisado, enquanto para *Aspidosperma* em quase todas as classes há indivíduos que permaneceram. Além disso, os indivíduos de *Aspidosperma* passaram, no máximo, por duas classes de tamanho no período, enquanto vários indivíduos de *Piptadenia* passaram por três classes ou mais, com um indivíduo chegando a passar por 18 classes de 5 cm. Estas passagens confirmam os padrões de crescimento observados anteriormente, classificando *Piptadenia* como uma espécie de crescimento muito rápido, *Aspidosperma* como uma espécie de crescimento muito lento e *Acacia* uma espécie intermediária, apesar de também apresentar crescimento rápido.

Além disso, o ingresso dos indivíduos em *Acacia* ocorreu nas quatro primeiras classes, enquanto em *Piptadenia* e em *Aspidosperma* ocorreu somente nas duas primeiras classes. Possivelmente, os indivíduos pequenos (menores que 4,5 cm de diâmetro) de *Acacia* apresentaram taxas de crescimento muito altas, chegando a atingir 25 cm de diâmetro no período. No caso de *Piptadenia*, em que os indivíduos grandes (maiores que 4,5 cm de diâmetro) apresentaram altas taxas de crescimento, seria esperado que indivíduos pequenos também apresentassem crescimento rápido, dessa forma, a ausência de indivíduos ingressantes na terceira e quarta classe de tamanho para esta espécie pode estar relacionada a uma deficiência no recrutamento, através de falha na reprodução ou alta mortalidade dos indivíduos pequenos. Por outro lado, os indivíduos de *Aspidosperma* maiores que 4,5 cm de diâmetro analisados neste estudo apresentaram crescimento muito lento e, se for considerado que os indivíduos menores também apresentam crescimento lento, é possível que os indivíduos pequenos desta espécie não tenham conseguido atingir os diâmetros das classes maiores no período estudado.

Também é importante notar que no t_1 as duas primeiras classes de *Acacia* são compostas quase totalmente por indivíduos ingressantes (100% na primeira e 85,7% na segunda classe), devido à alta mortalidade e ao rápido crescimento observado nesta espécie.

Dinâmica populacional e crescimento em relação ao grau de perturbação

A análise de agrupamento das parcelas do hectare produziu três grupos de parcelas (Figura 15), sendo que o grupo 1 consistiu de 18 parcelas consideradas mais perturbadas, por apresentarem as maiores taxas de perda de área basal e de

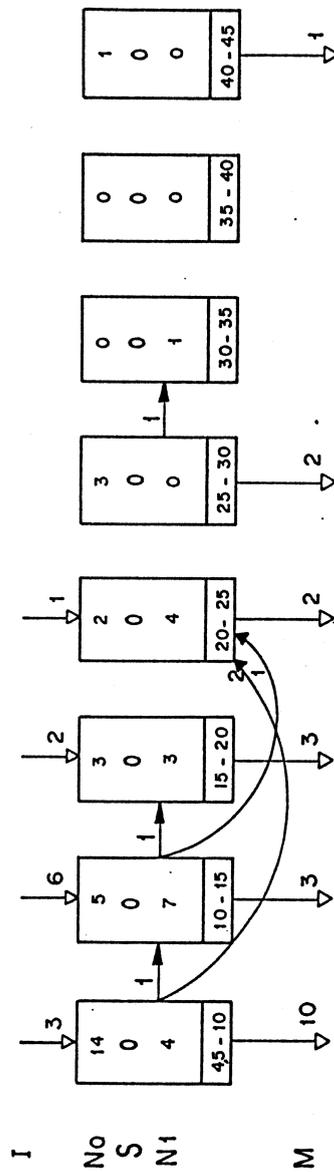
Acacia polyphylla

Figura 12: Diagrama de caixa representando o ingresso, a mortalidade e o crescimento dos indivíduos de *Acacia* em diferentes classes de tamanho. Na divisão inferior das caixas, estão as classes de diâmetro (intervalo aberto à direita). As setas preenchidas em negro representam a passagem de indivíduos de uma classe para outra. (I = ingressantes, N_0 = número inicial de indivíduos, S = sobreviventes na mesma classe, N_1 = número de indivíduos na segunda amostragem, M = mortos).

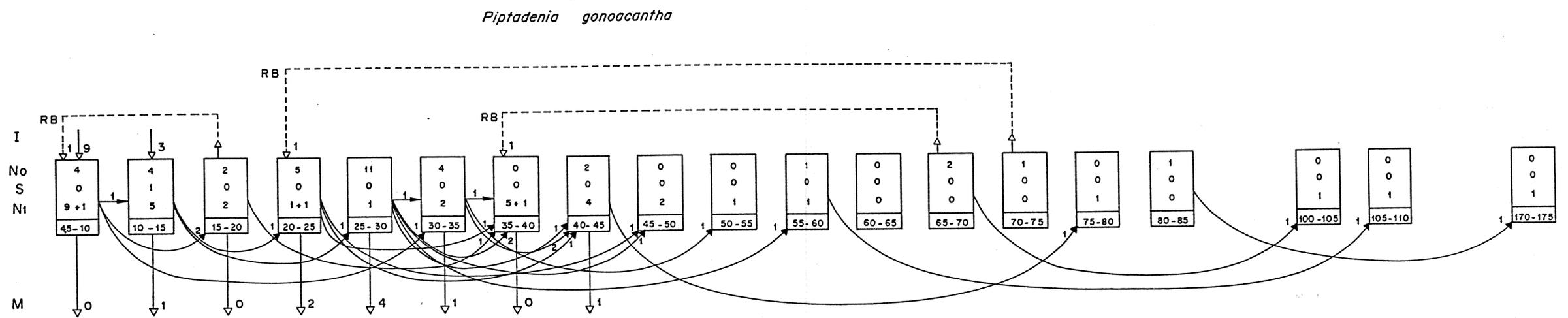


Figura 13: Diagrama de caixa representando o ingresso, a mortalidade e o crescimento dos indivíduos de *Piptadenia* em diferentes classes de tamanho. Na divisão inferior das caixas, estão as classes de diâmetro (intervalo aberto à direita). As setas preenchidas em negro representam a passagem de indivíduos de uma classe para outra. (Legenda igual à figura 11, adicionando-se RB = indivíduos que quebraram e rebrotaram).

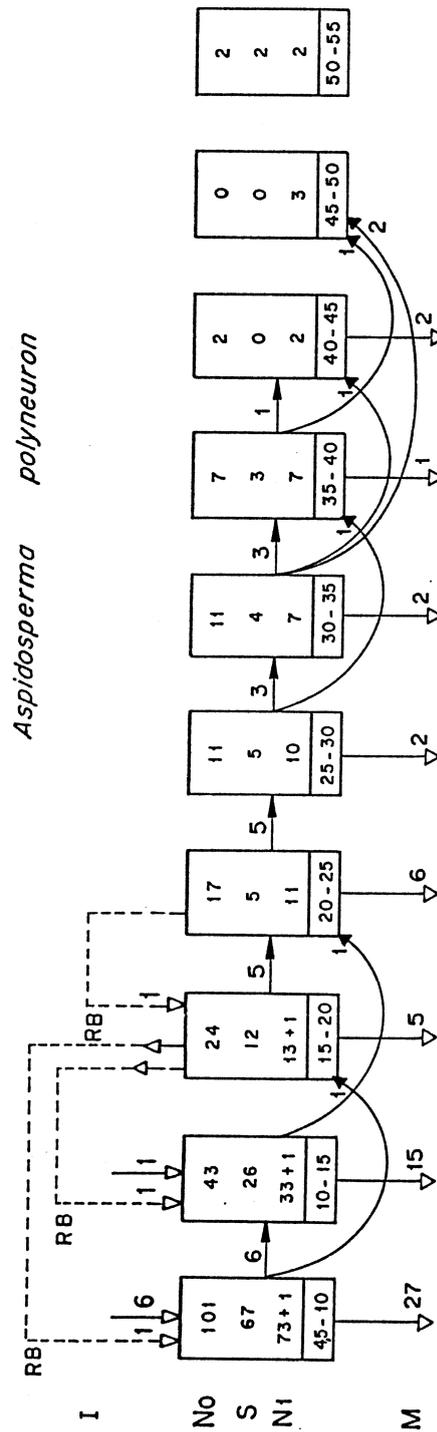


Figura 14: Diagrama de caixa representando o ingresso, a mortalidade e o crescimento dos indivíduos de *Aspidosperma* em diferentes classes de tamanho. Na divisão inferior das caixas, estão as classes de diâmetro (intervalo aberto à direita). As setas preenchidas em negro representam a passagem de indivíduos de uma classe para outra. (Legenda igual à figura 11, adicionando-se RB = indivíduos que quebraram e rebrotaram).

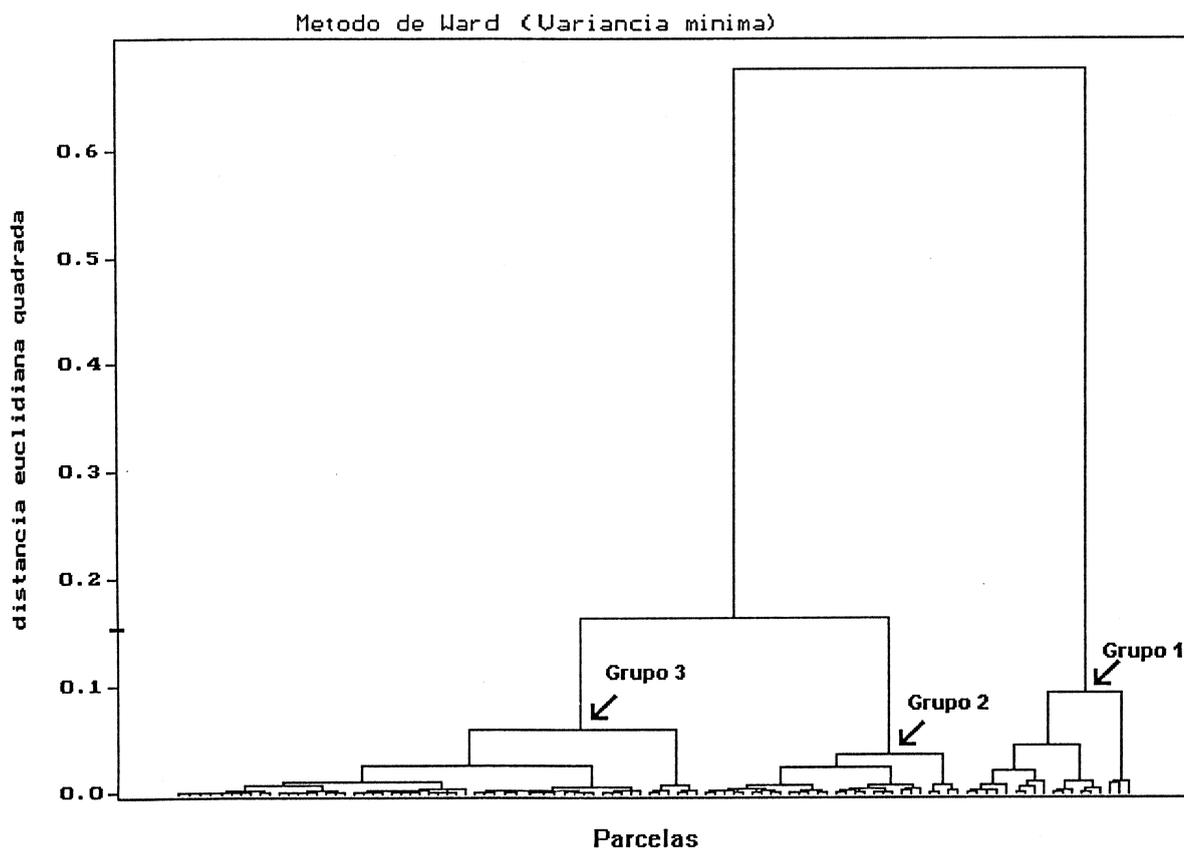


Figura 15: Análise de agrupamento das parcelas com diferentes graus de perturbação. Pode-se notar a formação de 3 grupos distintos.

mortalidade, e taxas negativas de incremento em área basal, apesar de apresentarem uma grande variação na taxa de incremento de indivíduos (Figura 16). As 54 parcelas do grupo 3 apresentaram as menores taxas de perda de área basal e de mortalidade, além de apresentarem valores positivos ou de estabilidade para as taxas de incremento em área basal e de indivíduos, sendo portanto consideradas como parcelas pouco perturbadas. O grupo 2 reuniu 28 parcelas com valores intermediários e/ou muito variáveis em relação aos quatro parâmetros utilizados (Figura 16). A localização das parcelas com diferentes graus de perturbação no hectare pode ser observada na figura 17.

De acordo com o número de parcelas encontrado em cada grupo, a área de estudo parece ter sido pouco perturbada, uma vez que mais de 50% das parcelas (grupo 3) aparentemente não sofreram perturbações e 28% (grupo 2) foram medianamente perturbadas. Além disso, de acordo com a análise de agrupamento (Figura 15), esses dois conjuntos de parcelas se encontram mais conectados entre si, do que em relação ao grupo 1, que é formado pelas parcelas mais perturbadas.

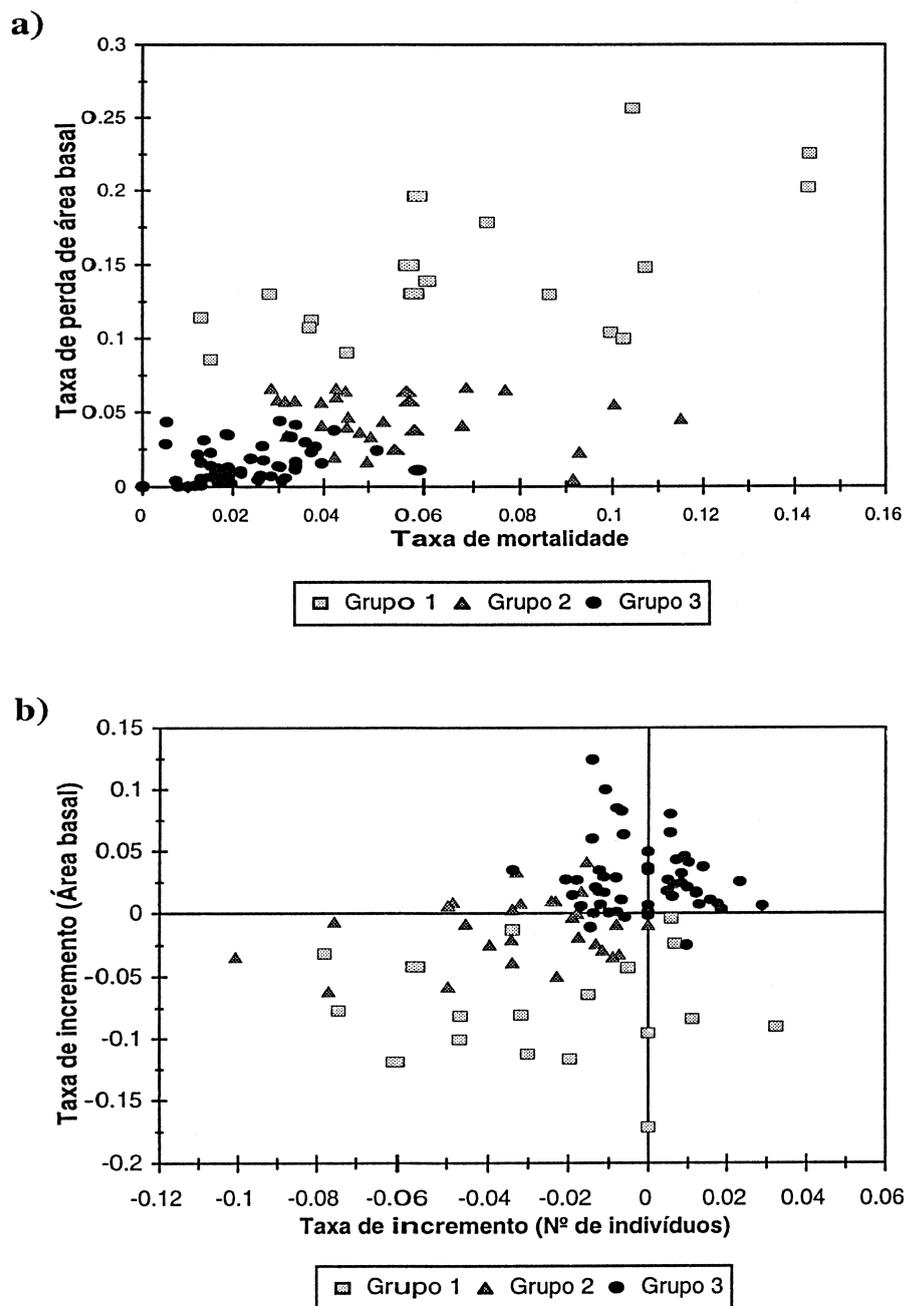


Figura 16: Características das parcelas classificadas em grupos com diferentes graus de perturbação, a) em relação à taxa de mortalidade dos indivíduos e à perda de área basal e; b) em relação às taxas de incremento em número de indivíduos e em área basal.

Apesar das diferenças observadas no grau de perturbação das parcelas, nenhuma das espécies apresentou diferenças entre a taxa de incremento populacional dos indivíduos em cada grupo de perturbação e a taxa de incremento populacional total da espécie, ou seja, os indivíduos dos três grupos acompanharam a tendência da população como um todo nas três espécies.

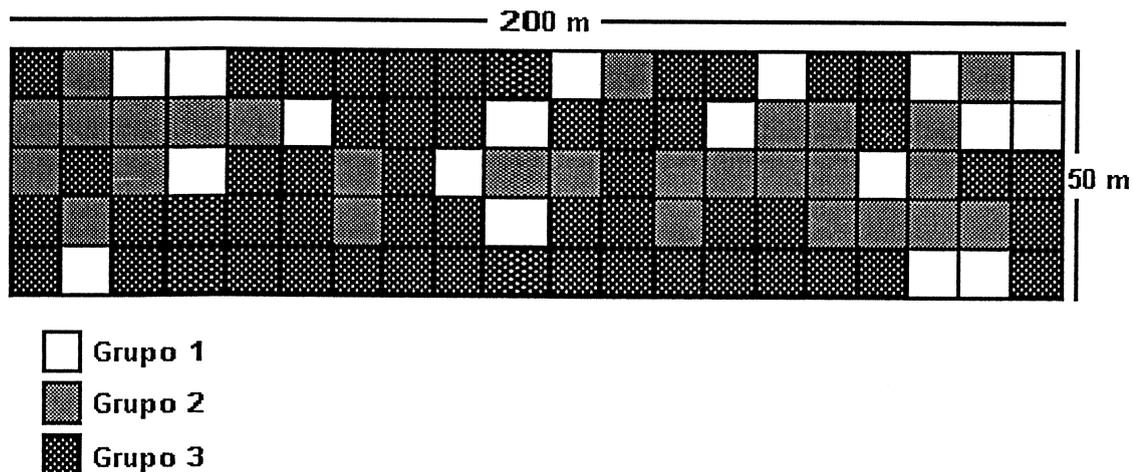


Figura 17: Localização das parcelas de cada grupo com diferentes graus de perturbação. Grupo 1- parcelas mais perturbadas; Grupo 2 - parcelas medianamente perturbadas e; Grupo 3 - parcelas pouco perturbadas.

Dentre as três espécies, apenas *Aspidosperma* mostrou reduções significativas no tamanho populacional nas parcelas dos grupos 1 e 2 (Figura 18 e Tabela 5). É interessante notar que nas parcelas do grupo 3 (pouco perturbadas) *Aspidosperma* não apresentou redução populacional significativa.

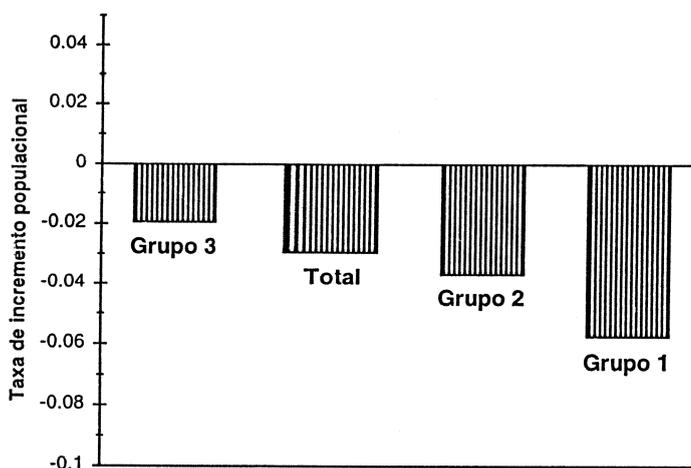


Figura 18: Taxas de incremento populacional (r) dos indivíduos de *Aspidosperma* presentes nos grupos de parcelas com diferentes graus de perturbação, comparadas com a taxa da população total.

Não foram observadas diferenças significativas nas taxas de ingresso para nenhuma das espécies, com exceção de *Piptadenia*, que mostrou uma tendência a apresentar um número maior que o esperado de indivíduos ingressando no grupo 2. Quanto à mortalidade, somente os indivíduos de *Aspidosperma* que se encontravam nas parcelas mais perturbadas (grupo 1) morreram em maior proporção que o esperado para a espécie como um todo (Tabela 5).

Tabela 5: Taxas de incremento populacional (r), mortalidade (m_e e m_a) e ingresso (i) para os indivíduos das três espécies nas parcelas com diferentes graus de perturbação.

Espécie	N_0	N_1	$N_{1-esp}^{\&}$	r	M_{corr}	M_{esp}^{\dagger}	m_e	m_a	i	i_{esp}^{\S}	i
<i>Acacia</i>											
Grupo 1	8	5	5,43	-0,042	5,89	5,87	0,120	0,112	3	3,43	0,029
Grupo 2	13	7	8,82	-0,056	10,81	9,54	0,160	0,148	5	5,57	0,029
Grupo 3	7	7	4,75	0	3,9	5,14	0,073	0,071	4	3,00	0,041
<i>Piptadenia</i>											
Grupo 1	9	9	9,73	0	5,04	2,26	0,074	0,071	5	2,92	0,040
Grupo 2	4	6	4,32	0,036	2,11	1,00	0,067	0,065	4	1,30	0,062
Grupo 3	24	25	25,95	0,004	2,08	6,02	0,008	0,008	3	7,78	0,011
<i>Aspidosperma</i>											
Grupo 1	34	20	25,73	-0,048	15,89	9,36	0,057	0,055	2	1,09	0,005
Grupo 2	66	44	49,95	-0,036	21,91	18,16	0,036	0,036	0	2,12	0
Grupo 3	118	101	89,31	-0,014	22,10	32,47	0,019	0,018	5	3,79	0,004

[&] Obtido através da taxa de incremento populacional da espécie na tabela 4

[†] Obtido através da taxa de mortalidade da espécie na tabela 1

[§] Obtido através da taxa de ingresso da espécie na tabela 3

obs.: em negrito, diferenças significativas para $p < 0,05$; sublinhado, diferenças significativas para $p < 0,10$

Também não foram observadas, para as três espécies, diferenças significativas nas taxas de crescimento em diâmetro entre os indivíduos que se encontravam nas parcelas com diferentes graus de perturbação (Figura 19).

DISCUSSÃO

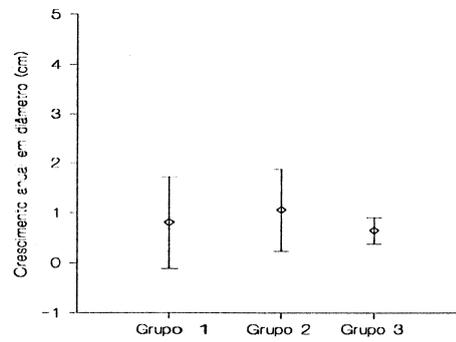
Cada aspecto populacional analisado para as três espécies será discutido abaixo e, sempre que possível, serão feitas considerações a respeito das classificações das espécies nos respectivos grupos ecológicos.

Dinâmica populacional

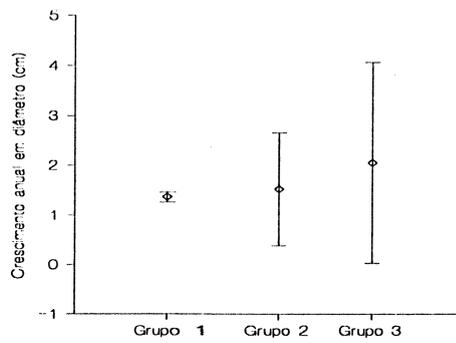
Mortalidade

Comparando com os dados de outras espécies apresentados na literatura, *Piptadenia* e *Aspidosperma* apresentaram taxas levemente acima da grande maioria das espécies analisadas por Condit *et al.* (1995) em Barro Colorado, cujas taxas

a)



b)



c)

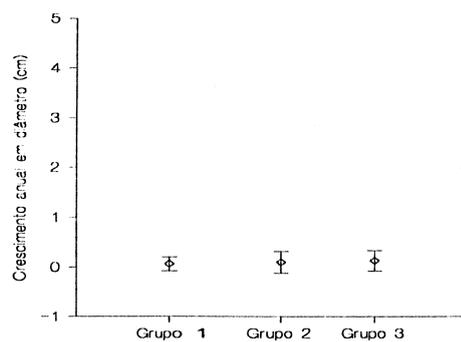


Figura 19: Taxas médias de crescimento anual em diâmetro dos indivíduos em cada grupo de parcela com diferentes graus de perturbação. a) *Acacia*; b) *Piptadenia* e; c) *Aspidosperma* (Grupo 1-parcelas muito perturbadas, Grupo 2-parcelas medianamente perturbadas, Grupo 3-parcelas pouco perturbadas).

estiveram entre 0,5 e 2,0%. Apesar de serem consideradas como árvores emergentes na área de estudo (Santos *et al.* não publicado), suas taxas estão muito acima das taxas encontradas por Clark e Clark (1992) para espécies emergentes em La Selva, Costa Rica, onde a maior taxa observada foi de 0,8% para *Minquartia guianensis*. As duas espécies apresentaram taxas mais próximas às observadas por Felfili (1995) em uma floresta de galeria na região Centro-Oeste do Brasil, onde a autora encontrou que a maior parte das espécies abundantes apresentou taxas de mortalidade menor que 3,5%, que corresponde à taxa observada para a comunidade total nesta floresta de galeria.

As taxas de mortalidade e de ingresso da comunidade analisada por Felfili (1995) são bastante similares às encontradas por Santos *et al.* (não publicado), para a comunidade de espécies desta área de estudo, além de existirem espécies em comum entre as duas florestas. A taxa de mortalidade encontrada para estas duas florestas pode ser considerada relativamente alta quando comparada com outras florestas tropicais (Swaine *et al.* 1987a, Hartshorn 1990, Felfili 1995).

A altíssima taxa de mortalidade de *Acacia* (12,0%), no entanto, foi raramente observada na literatura. Condit *et al.* (1995), que analisaram 205 espécies arbóreas e arbustivas no Panamá (BCI), encontraram que poucas espécies apresentaram mais de 10% de mortalidade anual para indivíduos maiores que 10 cm de dap. Primack *et al.* (1985) encontraram uma taxa de 9,43 % (transformados para m_e , de acordo com Sheil *et al.* 1995) para indivíduos maiores que 10 cm de dap de *Ficus uncinata* em floresta previamente sob exploração madeireira. Para Milton *et al.* (1994), a maior taxa de mortalidade encontrada foi de 6% para os indivíduos de *Pterocarpus rohrii* maiores que 19,1 cm de dap. No trabalho de Felfili (1995), a maior taxa observada foi de 7,9% para *Piptocarpha macropoda*.

Esses resultados obtidos para *Acacia* parecem concordar com o esperado para uma espécie classificada como pioneira. Entretanto, essa alta mortalidade de *Acacia* não parece estar relacionada à densidade de sua madeira, uma vez que as três espécies analisadas possuem madeiras com densidades semelhantes. Possivelmente, uma menor longevidade desta espécie deve estar determinando esta alta mortalidade. No entanto, dados sobre a longevidade de espécies arbóreas tropicais são praticamente inexistentes.

É importante considerar que a área deste estudo está localizada em latitude mais alta que a maioria das outras florestas tropicais analisadas, apresentando longos períodos de seca e temperaturas muito baixas nos períodos de junho a agosto, estando inclusive sujeita a geadas, conforme descrito anteriormente. Esses fatores climáticos podem estar determinando as altas taxas de mortalidade encontradas para

a área como um todo, assim como podem estar afetando principalmente espécies mais sensíveis.

Nenhuma das espécies apresentou mortalidade dependente do tamanho, e isto pode estar relacionado ao tamanho dos indivíduos amostrados neste trabalho (maiores que 5 cm de diâmetro), pois nos trabalhos em que foram observadas diferenças, como Hubbel e Foster (1990) e Clark e Clark (1992), os autores trabalharam com indivíduos acima de 1 cm de diâmetro.

Porém, resultados contrastantes são encontrados na literatura quando são consideradas classes de tamanho e os grupos ecológicos. Por exemplo, Milton *et al.* (1994) e Lang e Knight (1983) encontraram maior mortalidade entre as maiores classes de tamanho para espécies pioneiras, enquanto Hubbel e Foster (1990) encontraram um padrão oposto, onde a mortalidade das pioneiras nas maiores classes de tamanho (acima de 8 cm de diâmetro) diminui e se iguala a das espécies tolerantes à sombra. Também Condit *et al.* (1995), que analisaram as taxas de mortalidade de 205 espécies, encontraram que nas menores classes de tamanho (1 a 9,9 cm de diâmetro) as pioneiras apresentam taxas mais altas que as generalistas, mas para árvores acima de 10 cm de diâmetro não foram encontradas diferenças.

Recrutamento

O número absoluto de indivíduos ingressantes de *Acacia* e *Piptadenia* foi exatamente o mesmo, porém a relação com o número inicial de indivíduos da população indicou que a taxa de recrutamento de *Acacia* foi significativamente mais alta que das outras espécies. Em contraste, *Aspidosperma*, que apresentou um número inicial de indivíduos cerca de 5 vezes maior que as outras espécies, apresentou um número absoluto de ingressantes menor que as outras espécies. Essa deficiência no recrutamento de *Aspidosperma* sugere que houve uma falha na produção de novos indivíduos ou uma altíssima mortalidade nas classes de tamanho abaixo de 5 cm de diâmetro em algum momento deste período. Isso pode estar relacionado ao ciclo reprodutivo de 2 a 4 anos apresentado por esta espécie, de acordo com Lorenzi (1992), no entanto, um acompanhamento da biologia reprodutiva e dos indivíduos jovens desta população seria necessário para esclarecer esta ausência de recrutamento.

Os resultados obtidos para as espécies analisadas não confirmam as hipóteses de Lang e Knight (1983), Hutchings (1986) e Jones *et al.* (1994), de que espécies tolerantes à sombra apresentam altas taxas de ingresso, enquanto espécies pioneiras, de acordo com Lang e Knight (1983), teriam pouco ou nenhum recrutamento. Entretanto, deve-se considerar que se estas sugestões para as taxas

de recrutamento de pioneiras fossem verdadeiras, assim como a premissa de que espécies pioneiras têm altas taxas de mortalidade, então seria esperado que espécies pioneiras estariam sempre em declínio populacional. Da mesma forma, espécies intolerantes à sombra estariam sempre em expansão populacional.

Para se esperar maior ou menor recrutamento para espécies de um determinado grupo ecológico é necessário que se leve em consideração o estágio sucessional da floresta e a abundância relativa de microambientes. Além disso, os dados sobre taxas de recrutamento de espécies arbóreas separadamente são muito escassos, impedindo a verificação da existência ou não de padrões entre espécies de um mesmo grupo ecológico.

Incremento populacional

Acacia e *Piptadenia* mantiveram populações estáveis durante o período amostrado, porém, *Piptadenia* foi uma espécie em que a manutenção da estabilidade populacional ocorreu em função de uma maior sobrevivência dos indivíduos, ao contrário de *Acacia* que se mostrou uma espécie bastante dinâmica, com alta taxa de mortalidade sendo balanceada por uma alta taxa de recrutamento.

Nas duas amostragens, *Aspidosperma* apresentou uma densidade de indivíduos considerada altíssima para florestas tropicais, onde a maioria das espécies arbóreas é rara (Hubbel e Foster 1986, Clark e Clark 1992) e esta espécie foi a única a apresentar um declínio populacional significativo, o que sugere que pode estar havendo um efeito da densidade na sua regulação populacional. No entanto, considerando-se que a mortalidade de *Aspidosperma* não foi muito alta, pode-se concluir que o declínio populacional observado para esta espécie foi causado pela deficiência no recrutamento de indivíduos, que pode ter ocorrido devido a falhas na reprodução ou a uma alta mortalidade de indivíduos jovens no período amostrado.

As três espécies se mantiveram estáveis em relação à área basal, não apresentando diferenças na área basal da população em cada parcela, nem na área basal média dos indivíduos.

A manutenção da área basal da população de *Aspidosperma*, apesar da diminuição no número de indivíduos, parece sugerir a ocorrência de um balanceamento entre as taxas de mortalidade e as taxas de crescimento dos indivíduos. Ainda que proporcionalmente não tenham sido encontradas diferenças nas taxas de mortalidade entre classes de tamanho, cerca de 50% dos indivíduos de *Aspidosperma* que morreram eram indivíduos pequenos, menores que 10 cm de diâmetro. Esta maior mortalidade de indivíduos pequenos pode ser um dos fatores responsáveis pela manutenção da área basal nas parcelas entre as duas

amostragens, pois o crescimento dos indivíduos sobreviventes poderia estar compensando a morte dos indivíduos pequenos.

De modo geral, a área basal média dos indivíduos não foi diferente entre as duas amostragens, no entanto, essa manutenção da área basal média parece ter ocorrido de forma diferente entre as três espécies. Em *Acacia* o coeficiente de variação da área basal dos indivíduos diminuiu na segunda amostragem, sugerindo que os extremos da distribuição foram eliminados, isso possivelmente ocorreu devido a um rápido crescimento dos indivíduos ingressantes, conforme discutido anteriormente, aliado ao fato de que os indivíduos maiores não apresentaram crescimento mais rápido como pôde ser observado nas outras duas espécies.

Em *Piptadenia*, o coeficiente de variação aumentou cerca de 2,5 vezes na segunda amostragem, representando uma situação oposta à encontrada para *Acacia*, ou seja, ocorreu uma ampliação dos limites extremos da distribuição de área basal. Essa situação se confirma quando verificamos as altíssimas taxas de crescimento observadas para os maiores indivíduos da população e um ingresso significativo nas primeiras classes de tamanho. Dessa forma, ainda que a maior mortalidade dos indivíduos desta espécie tenha ocorrido entre indivíduos de porte médio (na faixa de 20 a 35 cm de diâmetro), a existência de um número suficiente de indivíduos nos extremos da distribuição pode ter produzido uma média semelhante.

Em *Aspidosperma*, praticamente não houve diferença no coeficiente de variação entre as duas amostragens. Apesar da maior parte da mortalidade ter ocorrido nas classes de tamanho até 20 cm de diâmetro, o número de indivíduos mantidos nestas classes ainda permaneceu alto. Além disso, o crescimento dos indivíduos desta espécie foi muito lento, possivelmente sendo este o fator mais importante na manutenção da área basal média dos indivíduos.

Crescimento

Acacia e *Piptadenia* apresentaram taxas de crescimento em altura mais altas que *Aspidosperma*, quando considerados somente os indivíduos que apresentaram crescimento positivo, o que concorda com a classificação prévia das espécies, uma vez que seria esperado que espécies tolerantes à sombra apresentassem crescimento mais lento, ao contrário de espécies pertencentes aos estádios iniciais da sucessão.

A taxa média de crescimento em diâmetro observada para *Acacia* (0,81 cm/ano) foi bastante alta, sendo comparável às taxas observadas para *Artocarpus kemando* (1,05 cm/ano) em florestas exploradas (Primack *et al.* 1985), à taxa máxima de 0,72 cm/ano para *Sclerolobium paniculatum* obtida por Felfili (1995), ou às taxas observadas para indivíduos pertencentes às maiores classes de tamanho de outras

espécies arbóreas tropicais (Lang e Knight 1983 e Clark e Clark 1992), o que também parece concordar com a classificação de *Acacia*.

A taxa média de crescimento em diâmetro observada para *Piptadenia* (1,96 cm/ano), no entanto, foi mais alta que a de *Acacia*, e foi raramente observada na literatura, sendo comparável apenas às taxas encontradas por Primack e Lee (1991) para espécies do gênero *Mallotus* e *Macaranga* (máximo de 1,48 e 2,39 cm/ano, respectivamente) em florestas sujeitas a exploração madeireira há menos de 3 ou 4 anos. Dentro deste contexto, *Piptadenia* e *Acacia* parecem se comportar conforme seria esperado para espécies dos estágios iniciais de sucessão, no entanto, seria esperado que a espécie pioneira, *Acacia*, apresentasse crescimento mais rápido que a espécie secundária inicial, *Piptadenia*, o que se encontra invertido no presente estudo.

Os indivíduos de *Piptadenia* que apresentaram as maiores taxas de crescimento (9,13 e 4,3 cm/ano) possuíam 6 e 8 ramos, respectivamente, na segunda amostragem, sugerindo que as altas taxas de crescimento em diâmetro apresentadas por esta espécie estão fortemente relacionadas ao número de ramificações apresentadas pelos indivíduos. No entanto, não foi possível detectar se estas altas taxas de crescimento são devidas ao maior crescimento dos ramos menores (ou secundários) ou ao aumento do número de ramos, uma vez que cada ramo não foi acompanhado individualmente. Esta parece ser uma questão muito interessante para a compreensão do padrão de crescimento de *Piptadenia* e merece atenção especial, talvez relacionando o padrão de ramificação ao tipo de ambiente em que o indivíduo está ocorrendo, ou ainda às freqüentes quebras de ramos da copa que são comumente observadas nesta espécie (obs. pessoal) e que podem estar estimulando a atividade de gemas vegetativas no caule. Os resultados das análises de diminuição em altura, apresentados neste estudo, também indicam que as árvores desta espécie sofrem danos mais sérios, perdendo grande parte da copa.

Um outro fato interessante no padrão de crescimento de *Piptadenia* é que os indivíduos maiores desta espécie apresentaram taxas de crescimento em diâmetro significativamente maiores. De acordo com Swaine *et al.* (1987a), isso pode estar ocorrendo porque as árvores grandes têm maior probabilidade de terem suas copas já no dossel da floresta, ou ainda porque podem suportar copas maiores e, conseqüentemente, ter maior produtividade líquida.

Aspidosperma também apresentou os indivíduos maiores com maiores taxas de crescimento, porém houve muita variação nas taxas de crescimento entre indivíduos do mesmo tamanho, podendo esta variação estar relacionada ao ambiente em que os indivíduos estão ocorrendo ou, ainda, à variabilidade genética intrínseca da

população. Muitos indivíduos desta espécie não apresentaram nenhum crescimento no intervalo de 11,12 anos e 13 indivíduos apresentaram crescimento negativo, produzindo uma pequena taxa média de crescimento. Uma outra espécie do gênero *Aspidosperma*, bastante relacionada a *Aspidosperma polyneuron* e encontrada na área de estudo - *Aspidosperma cylindrocarpon* - também apresentou uma taxa muito pequena de crescimento (0,06 cm/ano) de acordo com os resultados de Felfili (1995).

O padrão apresentado por *Aspidosperma*, com menores taxas de crescimento, tanto em altura como em diâmetro, se assemelha ao descrito por Lieberman *et al.* (1990) para espécies do sub-dossel ou espécies tolerantes à sombra e, de modo geral, tem-se assumido que espécies clímax, sucessionais tardias ou tolerantes à sombra apresentam menores taxas de crescimento (Bazzaz e Pickett 1980, Oberbauer e Donnelly 1986, Lieberman e Lieberman 1987, Manokaran e Kochummen 1987, Primack e Lee 1991). Estes resultados concordam, portanto, com a classificação prévia de *Aspidosperma*.

Apesar de amplamente assumido na literatura que espécies pioneiras ou dependentes de luz apresentam altas taxas de crescimento (Bazzaz e Pickett 1980, Lieberman e Lieberman 1987, Swaine *et al.* 1987a, Swaine e Whitmore 1988, Lieberman *et al.* 1990) raramente são apresentados os dados de espécies separadamente. No trabalho de Manokaran e Kochummen (1987), onde são apresentados os dados para o conjunto de espécies do dossel e dependentes de luz, a taxa apresentada (0,30 cm/ano) é ainda muito menor que as taxas de *Acacia* e de *Piptadenia*, consideradas espécies heliófitas. De acordo com Felfili (1995), as espécies do dossel superior e dependentes de luz tenderam a apresentar altas taxas de crescimento e os incrementos destas espécies tenderam a ser mais altos para as maiores classes de tamanho. No presente estudo, as duas espécies cujos incrementos em diâmetro foram maiores nas maiores classes de tamanho, são espécies do dossel superior ou emergentes (de acordo com Santos *et al.* não publicado), porém *Aspidosperma* é considerada uma espécie tolerante à sombra, o que parece discordar da tendência apresentada por Felfili (1995).

Padrão espacial

Os indivíduos de *Acacia* e *Aspidosperma* estavam distribuídos de forma agrupada na primeira amostragem, porém o tipo de agregação das duas espécies foi muito diferente. Enquanto praticamente todos os indivíduos de *Acacia* se encontravam em um agrupamento ocupando uma área de aproximadamente 50 x 50 m, os indivíduos de *Aspidosperma* formavam vários agrupamentos pequenos espalhados

por todo o hectare. Na segunda amostragem, o padrão espacial de *Aspidosperma* se mantém, porém os indivíduos de *Acacia* se encontram distribuídos aleatoriamente, indicando que os processos de mortalidade e recrutamento que ocorreram no período produziram algum efeito no padrão espacial da população.

Acacia foi a única espécie em que a mortalidade dos indivíduos ocorreu de forma agrupada. Swaine *et al.* (1987a) citam que uma mortalidade agrupada de indivíduos mortos em pé é freqüentemente assumida como ocorrendo em função do ataque de patógenos, porém, nesta espécie apenas dois indivíduos (9,5% dos mortos) foram registrados como mortos em pé. Devido ao longo intervalo entre as duas amostragens é possível que outros indivíduos tenham morrido em pé e caído posteriormente, no entanto parece mais provável que a mortalidade agrupada tenha ocorrido em função do grau de agregação em que já se encontravam os indivíduos na primeira amostragem. Considerando que havia somente um agrupamento com quase todos os indivíduos de *Acacia*, a alta mortalidade observada (75% dos indivíduos morreram) somente poderia ter ocorrido de forma agrupada, ou seja, se todos os indivíduos morressem, a mortalidade seria agrupada, somente porque os indivíduos estavam agrupados inicialmente.

Esta hipótese é reforçada pela relação significativa encontrada entre o número inicial de indivíduos e o número de mortos de *Acacia* nas parcelas. Apesar da relação ter sido significativa e com um alto ajuste à reta, o fato da espécie não ter apresentado nenhuma parcela com mais de 3 indivíduos, sugere que biologicamente é inviável que tenha ocorrido algum efeito intraespecífico de dependência da densidade. O efeito da densidade das outras espécies do hectare sobre as espécies aqui analisadas também não foi um fator importante na determinação das taxas de mortalidade desta espécie.

Para *Aspidosperma*, que apresentou uma densidade muito maior de indivíduos por parcelas, o efeito da densidade sobre a mortalidade não parece ter sido importante, uma vez que esta espécie apresentou mortalidade muito menor que a de *Acacia*.

O padrão aleatório observado para *Acacia* na segunda amostragem parece então ter ocorrido em função da alta mortalidade, que diminuiu o número de indivíduos agrupados inicialmente e, principalmente, em função do ingresso de indivíduos que ocorreu aleatoriamente por todo o hectare. O alto grau de agregação inicial de *Acacia* poderia estar relacionado a uma chance diferencial de estabelecimento em uma determinada área do hectare, determinada pela ocorrência de forma agrupada de microambientes favoráveis ao estabelecimento da espécie. Essa aleatoriedade no ingresso de indivíduos parece sugerir que, durante o período amostrado, tenha

ocorrido uma alteração na disponibilidade de microambientes na área como um todo, criando novos ambientes propícios à regeneração desta espécie.

As três espécies apresentaram um padrão de ingresso aleatório no hectare, o que pode ser um reflexo dos efeitos estocásticos agindo sobre os indivíduos nas menores classes de tamanho até que estes tenham atingido o tamanho considerado como ingresso neste estudo, ou pode estar relacionado a ocorrência aleatória de microambientes favoráveis para o estabelecimento dos indivíduos das três espécies.

É muito importante considerar que enquanto as sementes de *Aspidosperma* são eficientemente dispersadas pelo vento, o mecanismo de dispersão de *Acacia* e de *Piptadenia* é extremamente semelhante, com sementes autocóricas e com os frutos eventualmente sendo dispersados pelo vento, porém, sendo carregados a menores distâncias que as sementes aladas de *Aspidosperma*. Este fato pode estar influenciando no padrão geral de distribuição das espécies observado através dos mapas de localização dos indivíduos, uma vez que *Aspidosperma* se encontra distribuído por todo o hectare desde a primeira amostragem, enquanto *Acacia* e *Piptadenia* ocorriam com maior frequência em uma determinada parte do hectare na primeira amostragem e aparentemente estão expandindo suas áreas de ocorrência dentro do hectare. Esta possível expansão da área de ocorrência de *Acacia* e *Piptadenia* sugere ainda que o fato de estas espécies estarem localizadas em porções opostas do hectare, esteja relacionado ao histórico de ocupação da área por estas espécies e não a uma associação negativa entre elas.

Estrutura de tamanho

Knight (1975) propôs que alguns padrões observados através das distribuições de frequência de indivíduos em classes de tamanho, seriam típicos de determinados grupos de espécies. Por exemplo, uma distribuição com maior número de indivíduos grandes seria típica de espécies dependentes de clareiras, ou que não se reproduzem freqüentemente; uma curva com muitos indivíduos nas primeiras classes de tamanho e poucos ou nenhum nas outras classes seria típica de espécies de pequeno porte do sub-bosque; e a conhecida curva em forma de "J" invertido, onde há uma diminuição exponencial do número de indivíduos em relação ao aumento de tamanho, seria típica de espécies que se reproduzem freqüentemente no sub-bosque da floresta. Posteriormente, a estabilidade e a reprodução freqüente têm sido assumidas diante desta distribuição de tamanhos (Swaine *et al.* 1987b, Gentry e Terborgh 1990, Costa e Mantovani 1992, Tanouchi e Yamamoto 1995).

Se somente a estrutura observada na primeira amostragem fosse analisada para as três espécies, *Piptadenia* seria considerada uma espécie dependente de clareiras e com reprodução infreqüente, enquanto *Acacia* e *Aspidosperma* seriam consideradas espécies estáveis e que se reproduzem bem no sub-bosque da floresta.

Por outro lado, de acordo com a distribuição observada na segunda amostragem *Acacia* e *Piptadenia* seriam espécies dependentes de clareiras e com reprodução infreqüente. Dessa forma, a classificação de *Acacia* teria sido alterada durante o período. Por outro lado, *Aspidosperma* que manteve a mesma estrutura (similar a “J” invertido) nas duas amostragens, seria considerada uma espécie estável e reproduzindo-se com freqüência durante o intervalo do estudo.

Esses resultados são absolutamente discrepantes daqueles obtidos através do estudo da dinâmica populacional destas espécies, onde *Acacia* se mostra atualmente uma espécie estável e com recrutamento suficiente para equilibrar a mortalidade, e *Aspidosperma* se mostra uma espécie em pleno declínio populacional, com recrutamento irregular. Dessa forma, faz-se extremamente necessário repensar a utilização de estruturas estáticas de tamanho como indicadoras de aspectos dinâmicos de populações e, talvez, limitar o uso de estruturas de tamanho como um indicativo de espécies ou populações que mereçam atenção especial para futuros estudos de dinâmica. Johnson *et al.* (1994) já haviam alertado anteriormente para os problemas de inferir que a ocorrência de classes de idade com ausência de indivíduos seria um indício de falhas na reprodução, demonstrando que uma alta mortalidade de indivíduos pode estar determinando estas ausências em distribuições de espécies com reprodução freqüente.

Dinâmica e crescimento em relação ao grau de perturbação

De acordo com os resultados, os indivíduos maiores que 5 cm de dap das três espécies analisadas parecem não responder diferencialmente à ambientes com distintos graus de perturbação em relação a aspectos demográficos. Com exceção de *Aspidosperma*, que apresentou alguma sensibilidade ao grau de perturbação, com um maior número de indivíduos mortos nas parcelas mais perturbadas e mantendo uma “população estável” nas parcelas menos perturbadas, conforme seria esperado para uma espécie que é geralmente encontrada em ambientes sombreados.

No entanto, devido a grande abundância desta espécie na área como um todo, pode estar ocorrendo uma influência da mortalidade de *Aspidosperma* na análise do grau de perturbação das parcelas.

As taxas de crescimento das três espécies se mantiveram homogêneas entre os três diferentes graus de perturbação das parcelas, sugerindo que o efeito do aumento de luminosidade (associado a um aumento na perturbação) não está relacionado às variações intraespecíficas observadas nas taxas de crescimento e que portanto estas variações devem estar relacionadas a outras variáveis ambientais, ou mais fortemente à variabilidade genética das populações.

No entanto, o período de aproximadamente 11 anos pode não ser suficiente para detectar tais diferenças, principalmente se for considerado que os eventos de mortalidade e perda de área basal possivelmente não ocorreram ao mesmo tempo nem no início do intervalo de tempo entre as duas amostragens, nem homoganeamente distribuído por todo o período de tempo. Se estes eventos foram recentes (um ou dois anos, por exemplo), os efeitos sobre a dinâmica e o crescimento dos indivíduos amostrados neste estudo não puderam ainda ser detectados.

Um outro fator a ser considerado é que os indivíduos aqui analisados são indivíduos grandes, já estabelecidos, que possivelmente já passaram pelas fases mais importantes do estabelecimento. De acordo com Clark e Clark (1992), 92 % dos indivíduos de uma população de uma espécie arbórea emergente morrem antes de atingir 4 cm de diâmetro, sendo nesta faixa de tamanho que ocorrem os eventos que determinam quais indivíduos irão alcançar o dossel. Dessa forma, para uma análise mais completa das populações das espécies analisadas, é fundamental entender os processos que estão ocorrendo entre os indivíduos jovens.

Por outro lado, a análise do grau de perturbação das parcelas demonstra que a área estudada não representa uma área homogênea em relação à dinâmica dos indivíduos presentes, ou seja, existem partes do hectare onde há, por exemplo, maior mortalidade de indivíduos, outras onde há maior recrutamento e outras onde há um balanceamento das taxas. O fato das três espécies aqui analisadas não apresentarem diferenças populacionais nestes ambientes pode indicar que estas espécies não são sensíveis aos fatores ambientais que estão determinando esses padrões para o hectare. Outra possibilidade é que esses padrões do hectare sejam produzidos por características intrínsecas de determinadas espécies que estão ocorrendo preferencialmente naquela porção do hectare.

Em resumo, as três espécies analisadas apresentaram conjuntos distintos de características e, em geral, *Acacia* e *Aspidosperma* apresentaram características opostas, como em relação à mortalidade, recrutamento e crescimento. Estas características observadas estão relacionadas ao encontrado na literatura para os grupos ecológicos em que ambas estão classificadas. *Piptadenia*, em alguns

aspectos, como crescimento, se assemelha mais a *Acacia*, e em outros, como mortalidade, se assemelha a *Aspidosperma*, sugerindo um padrão intermediário entre as outras espécies, o que também concorda com sua classificação prévia.

Algumas características que fazem parte das estratégias de estabelecimento das espécies, mas que não têm sido utilizadas diretamente nos sistemas de classificação em grupos ecológicos, podem estar determinando importantes aspectos da dinâmica populacional das espécies. A alta frequência de ramificação apresentada por *Piptadenia*, por exemplo, pode estar determinando a altíssima taxa de crescimento em diâmetro observada nesta espécie, assim como pode estar relacionada à menor taxa de mortalidade observada nesta espécie, quando comparada à *Acacia*, por representar que indivíduos quebrados têm maiores chances de rebrotarem e permanecerem vivos. Isso reforça a necessidade de obtenção de informações detalhadas sobre a autoecologia das espécies estudadas para uma melhor compreensão dos processos dinâmicos observados.

Além disso, os próprios processos dinâmicos apresentam grandes variações relacionadas a fatores abióticos, como mudanças climáticas, (Condit *et al.* 1995 e Condit *et al.* 1996), fertilidade do solo (Hartshorn 1990), declividade do terreno (Herwitz e Young 1994), frequência de distúrbios como furacões, (Elmqvist *et al.* 1994), ou fatores bióticos, como ataque de patógenos e herbívoros (Augspurger 1984), competição dependente da densidade (Hubbel e Foster 1990, Condit *et al.* 1994) e mecanismos de dispersão (Gentry e Terborgh 1990).

Dessa forma, são necessários mais estudos buscando verificar de que forma determinadas características ou conjuntos de características apresentados pelas espécies podem estar resultando em diferentes processos populacionais e, a partir destas informações, proceder-se a uma classificação das espécies em grupos ecológicos.

De um modo geral, estudos de dinâmica de florestas tropicais e das espécies existentes nestas florestas são muito escassos, e possivelmente variações nas características intrínsecas da comunidade (como a deciduidade, por exemplo) ou nas condições locais das diferentes florestas (como o tamanho de área florestal contínua, o grau de isolamento em relação a outras áreas florestais e o ambiente em que se encontram inseridas) estejam afetando os processos dinâmicos das populações existentes. A área deste estudo, por exemplo, conforme citado anteriormente, é um fragmento de floresta semidecídua totalmente isolado de outros fragmentos ou de qualquer área de vegetação contínua e não existem informações de dinâmica de outras florestas semidecíduas para verificar se existe algum efeito da fragmentação desta área sobre as populações aqui analisadas.

No entanto, nesta parte do fragmento que foi analisada, não parece estar havendo algum efeito negativo sobre as três espécies analisadas, considerando-se que duas se mantiveram estáveis (*Acacia* e *Piptadenia*) e que a única espécie que está declinando populacionalmente (*Aspidosperma*) apresenta uma densidade altíssima de indivíduos, indicando que esta espécie ainda não se encontra em estado crítico ou em perigo de extinção local. Existe também a possibilidade de que este declínio seja parte de um ciclo populacional desta espécie.

Para verificar a possibilidade de que estes padrões estáveis se mantenham e de que a população de *Aspidosperma* volte a crescer ou se mantenha estável é necessário que estes estudos tenham continuidade e que sejam incluídos os indivíduos menores destas espécies.

BIBLIOGRAFIA

- Arriaga, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. *Biotropica* 20(3):178-184.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Bazzaz, F. A. e S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. pp.:101-108 em Leigh Jr., E.G., A. S. Rand e D. M. Windsor (eds). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Press, Washington, DC.
- Brower, J. E. e J. H. Zar. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. 2ª edição. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- Burkart, A. 1979. Leguminosas. Mimosoídeas. Em Reitz, P. P. (ed) *Flora ilustrada catarinense*.
- Carey, E., S. Brown, A. J. R. Gillespie e A. Lugo. 1994. Tree mortality in Mature Lowland Tropical Moist and Tropical Lower Montane Moist Forests of Venezuela. *Biotropica* 26:255-265.
- Clark, D. A. e D. B. Clark. 1992. Life-history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Condit, R., S. P. Hubbell e R. B. Foster. 1994. Density dependence of survival and growth in two tropical tree species. *Ecology* 75:671-680.
- Condit, R., S. P. Hubbell e R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.
- Condit, R., S. P. Hubbell e R. B. Foster. 1996. Changes in tree species abundance in a Neotropical forest: impact of climatic change. *Journal of Tropical Ecology* 12:231-256.
- Costa, L. G. S. e W. Mantovani. 1992. Dinâmica sucessional da floresta mesófila semidecídua em Piracicaba (SP). *Simpósio sobre Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas*. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Elmqvist, T., W. E. Raney, E. D. Pierson e P. A. Cox. 1994. Effects of tropical cyclones Ofa and Val on the structure of a Samoan lowland rain forest. *Biotropica* 26:384-391.
- Felfili, J. M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in Central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11:67-83.
- Gandolfi, S. H. F. Leitão-Filho e C. L. F. Bezerra. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55:753-767.

- Gentry, A. H. e J. Terborgh. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. pp.:542-564 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suplemento 7):23-30.
- Hartshorn, G. S. 1990. An overview of Neotropical Forest dynamics. pp.:585-599 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA..
- Herwitz, S. R. e S. S. Young. 1994. Mortality, recruitment and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, Northeast Queensland, Australia. *Biotropica* 26:350-361.
- Hubbell, S. P. e R. B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. pp.:205-231 em Soulé, M. (ed). Conservation biology: science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA..
- Hubbell, S. P. e R. B. Foster. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. pp.:522-541 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA..
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant population. pp.:97-136 em Crawley, M.J. (ed.) Plant ecology. Oxford, Blackwell Scientific Publ.
- Johnson, E. A., K. Miyanishi, K. e H. Kleb, 1994. The hazards of interpretation of statistic age structures as shown by stand reconstructions in a Pinus contorta - Picea engelmannii forest. *Journal of ecology* 82: 923-931.
- Jones, R. H. , R. S. Sharitz, S. M. James e P. M. Dixon. 1994. Tree population dynamics in seven South Carolina mixed-species forests. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121:360-368.
- Knight, D. H. 1975. Phytosociological analisis of species-rich tropical forest on Barro Colorado, Panamá. *Ecological Monographs* 45:259-284.
- Lang, G. E. e D. H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64:1075-1080.
- Lawton, R. O. e F. E. Putz, 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69(3):764-777.
- Leitão-Filho, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. pp.:19-29 em Morellato, P.C. e H. F. Leitão-Filho (orgs.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva de Santa Genebra. Editora da Unicamp. Campinas, SP, Brasil.
- Lieberman, D. e M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.

- Lieberman, D., G. S. Hartshorn, M. Lieberman e R. Peralta. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985. pp.:509-521 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA..
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum. SP, Brasil.
- Manokaran, N. e K. M. Kochummen. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. Journal of Tropical Ecology 3:315-350.
- Milton, K. E. A. Laca e M. W. Demment. 1994. Sucessional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. Journal of Ecology 82:79-87.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, Brasil.
- Oberbauer, S. F. e M. A. Donnelly. 1986. Growth analysis and sucessional status of Costa Rican forest trees. New phytologist 104: 517-521.
- Primack, R. B., P. S. Ashton, P. Chai e H. S. Lee. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. Ecology 66:577-588.
- Primack, R. B. e H. S. Lee. 1991. Population dynamics of pioneer (*Macaranga*) trees and understorey (*Mallotus*) trees (Euphorbiaceae) in primary and selectively logged Bornean rain forests. Journal of Tropical Ecology 7:439-458.
- Rodrigues, R. R. 1995. A sucessão florestal. pp.:30-36 em Morellato, P.C. e H. F. Leitão-Filho (orgs.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva de Santa Genebra. Editora da Unicamp. Campinas, SP, Brasil.
- Santos, F. A. M., J. Y. Tamashiro, R. R. Rodrigues e G. J. Shepherd (não publicado). The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, SE Brazil.
- Sarukhán, J. , D. Piñero e M. Martinez-Ramos. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. pp.:17-32 em White, J. (ed). Studies on Plant Demography. Academic Press, Florida, USA..
- Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger, D. L. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. Ecology 70:562-564.
- Sheil, D., D. F. R. P. Burslem e D. Alder. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. Journal of Ecology 83:331-333.
- Sheil, D. e R. M. May. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. Journal of Ecology 84:91--100.
- Swaine, M. D. e D. Lieberman. 1987. Note on the calculation of mortality rates. Journal of Tropical Ecology 3:ii-iii.
- Swaine, M. D., D. Lieberman e F. E. Putz. 1987a. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. Journal of Tropical Ecology 3:359-366.

- Swaine, M. D., J. B. Hall e I. J. Alexander. 1987b. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- Swaine, M. D. e T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Tanouchi, H. e S. Yamamoto. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaf forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* 117:51-60.
- Welden, C. W., S. W. Hewet, S. P. Hubbell e R. B. Foster. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology* 72:35-50.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. pp.:639-655 em Tomlinson, P. B. e M. H. Zimmerman (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Young, T. P. e S. P. Hubbel. 1991. Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology* 72:1464-1471.
- Young, T. P. e V. Perkoča. 1994. Treefalls, crown asymmetry, and buttresses. *Journal of Ecology* 82:319-324.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.

Capítulo 2

ESTRUTURA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

*As folhas sabem procurar pelo sol
e as raízes, procurar, procurar...*

(G.Gil e C. Veloso)

ESTRUTURA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

RESUMO - Neste estudo foram descritos e comparados aspectos populacionais de três espécies arbóreas em um fragmento de floresta semidecídua - Reserva de Santa Genebra - localizada a 22° 49' S e 47° 06' W, na região Sudeste do Brasil. As espécies analisadas foram *Acacia polyphylla* (classificada como pioneira), *Piptadenia gonoacantha* (secundária inicial) e *Aspidosperma polyneuron* (secundária tardia).

Foram amostrados todos os indivíduos, incluindo os menores que 15 cm de pap, das três espécies em uma área de 0,5 ha. Foi analisada a estrutura de tamanho e a estrutura espacial destas populações e foram realizados testes para verificar se os indivíduos em diferentes classes de tamanho (Jovem I, Jovem II e Adultos) estiveram associados.

Foi verificado que, apesar das grandes diferenças observadas na densidade total de indivíduos, as três espécies apresentaram semelhantes proporções entre indivíduos jovens e adultos. A distribuição de tamanho dos indivíduos jovens das três espécies foi muito semelhante, com todas apresentando um número muito alto de indivíduos pequenos e menor número de indivíduos maiores. O padrão espacial dos indivíduos jovens das três espécies foi também muito similar, estando agrupados em todos os tamanhos de parcela, aumentando-se o grau de agregação em parcelas maiores. O grau de agregação dos menores indivíduos foi maior que o observado para os indivíduos adultos. Para *Acacia* e *Aspidosperma* foram encontradas correlações positivas entre a abundância de indivíduos da classe jovem I e jovem II, sugerindo que ambas têm os mesmos requerimentos para se estabelecer. Os indivíduos da classe jovem II e adultos de *Acacia* também estiveram correlacionados positivamente, entretanto, para *Aspidosperma* os indivíduos da classe jovem I e adultos estiveram negativamente correlacionados, sugerindo a ocorrência de efeitos dependentes da distância no estabelecimento dos menores indivíduos.

Para as três espécies, foram observadas diferenças na abundância de indivíduos jovens em parcelas com diferentes graus de perturbação, porém estas diferenças não estão de acordo com o esperado para espécies pertencentes aos grupos ecológicos em que as espécies foram classificadas.

INTRODUÇÃO

As árvores são o componente principal da estrutura da comunidade em florestas tropicais e o entendimento detalhado dos processos populacionais, dos padrões de história de vida e da forma como os indivíduos das espécies arbóreas interagem, é fundamental para a compreensão dos mecanismos que mantêm a excepcional riqueza das comunidades tropicais (Crawley 1986, Clark 1994).

Estudos abordando processos dinâmicos de populações arbóreas tropicais a longo prazo, são os mais adequados para o entendimento dos padrões observados nestas florestas, porém, até o presente momento, estes estudos são raros (Swaine *et al.* 1987, Hartshorn 1990), principalmente devido à grande dificuldade na obtenção deste tipo de informação.

Estudos pontuais sobre a estrutura de populações são mais facilmente realizáveis. Apesar disso, em muitas análises de estrutura de florestas, os estágios mais jovens e as menores plantas são desconsiderados. Poucos estudos têm se concentrado nesta fração da população total (Harper 1977), que geralmente abriga o maior número de indivíduos.

Ainda que a obtenção dos dados seja mais fácil em estudos de estrutura populacional, a interpretação dos resultados obtidos apresenta restrições. A análise da estrutura de tamanho de uma população, por exemplo, tem sido muito utilizada para descrever padrões de regeneração e para classificar espécies em grupos ecológicos (Lang e Knight 1983, Bongers *et al.* 1988, Gentry e Terborgh 1990, Costa e Mantovani 1992). Contudo, Henriques e Souza (1989) ressaltam que sem dados de crescimento e mortalidade estas análises podem ser utilizadas apenas para identificar padrões gerais da população.

As análises sobre a estrutura espacial das populações em diferentes escalas e para indivíduos de diferentes tamanhos podem também sugerir quais os fatores causais envolvidos nas distribuições espaciais observadas (Kershaw 1963 *apud* Hutchings 1986, Hubbel 1979), entre os quais podem estar incluídos fatores abióticos, como luminosidade, temperatura, umidade do ar e do solo e concentração de nutrientes e fatores bióticos, como dispersão de sementes, densidade de indivíduos reprodutivos e interações intra e interespecíficas. No entanto, de acordo com Lieberman e Lieberman (1994), a explicação biológica dos padrões espaciais de árvores tropicais ainda é dominada por uma visão ultrapassada e sem embasamento.

As interações entre as espécies arbóreas e entre os diferentes estádios de crescimento de uma espécie, podem ser analisadas através de testes de associação ou de covariação na abundância de indivíduos entre estes grupos. Estes testes permitem que sejam formuladas hipóteses sobre as possíveis causas destas interações. Em geral, as associações significativas (positivas ou negativas), entre dois conjuntos de indivíduos podem existir porque ambos têm os mesmos requerimentos bióticos e abióticos gerais; porque algum destes conjuntos (ou ambos) têm algum tipo de afinidade pelo outro, podendo ser atração ou repulsão, ou porque ambos selecionam ou evitam o mesmo ambiente (Hubalek 1982 *apud* Ludwig e Reynolds 1988).

A caracterização do ambiente em que as espécies estão ocorrendo parece, portanto, fundamental para compreender alguns aspectos populacionais, principalmente em relação à estrutura espacial e às interações observadas entre as espécies e entre os diferentes estádios de crescimento destas espécies.

Os objetivos do presente estudo foram: i) descrever e comparar a estrutura populacional de três espécies arbóreas tropicais, quanto à estrutura de tamanhos e à estrutura espacial da população destas espécies, com principal enfoque nas menores classes de tamanho; ii) verificar se estas espécies ou se os indivíduos nas diferentes classes de tamanho se encontram associados e; iii) verificar de que forma

os indivíduos jovens das três espécies estão respondendo ao grau de perturbação do ambiente.

ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (22° 49' S, 47° 06' W), um fragmento florestal de aproximadamente 250 ha de floresta semidecídua, localizada a 670 m de altitude, na região Sudeste do Brasil. O clima da região é do tipo Cwa de Köppen (clima mesotérmico com inverno seco, figura 1), a temperatura média anual é de 20,6 °C e a precipitação média anual é de 1383 mm. No inverno, a temperatura mínima pode atingir 0 °C, que, em conjunto com períodos de seca, podem provocar geadas. O intervalo médio de ocorrência de geadas severas na região é de 8,3 anos, com ampla variação de 2 a 24 anos. No ano de 1994, início da coleta de dados, houve um período prolongado de seca, com mais de 60 dias contínuos sem chuva. Também foram registradas duas geadas em julho deste ano, uma de intensidade mediana e outra severa.

Os dados climáticos foram obtidos na estação meteorológica de Centro Experimental de Campinas, localizado a cerca de 6 Km da área de estudo e foram fornecidos pela seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas.

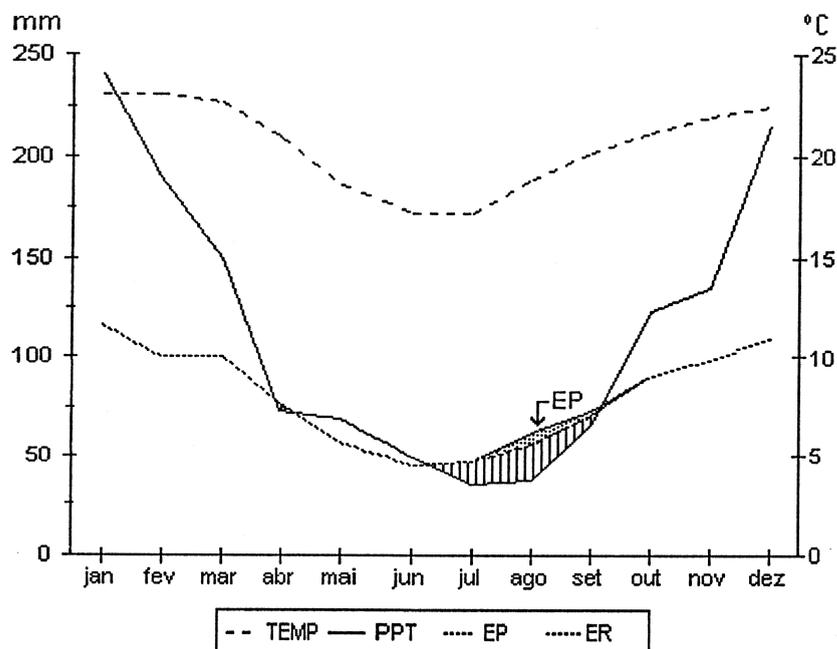


Figura 1: Diagrama climático da região de Campinas no período de 1956 a 1990 (Dados da seção de Climatologia Agrícola-IAC). A área pontilhada corresponde a períodos de déficit hídrico e a área hachurada corresponde a períodos de retirada de água do solo (TEMP = temperatura média mensal; PPT = precipitação média mensal; EP = Evapotranspiração potencial e ER = Evapotranspiração real).

A Reserva de Santa Genebra é um dos poucos fragmentos de floresta que resistiu ao avanço da urbanização na região de maior densidade populacional do país. Alguns estudos sugerem que a reserva apresenta um alto grau de perturbação, mas até o momento estudos conclusivos não foram realizados, apesar de certamente ter havido corte seletivo de madeira. Dentro da reserva existe um mosaico de diferentes ambientes naturais ou antrópicos, como áreas de florestas em baixadas úmidas (conhecidas localmente como “ matas de brejo”), áreas de floresta mais seca, áreas de borda e áreas que foram sujeitas a fogo há cerca de 15 anos (Leitão -Filho 1995, Rodrigues 1995). A maior parte da reserva (85%) é formada por florestas mais secas, e é neste ambiente em que se situa a parcela permanente de acompanhamento de espécies arbóreas (Figura 2). O presente estudo foi realizado em metade desta parcela, conforme indicado no detalhe da figura 2.

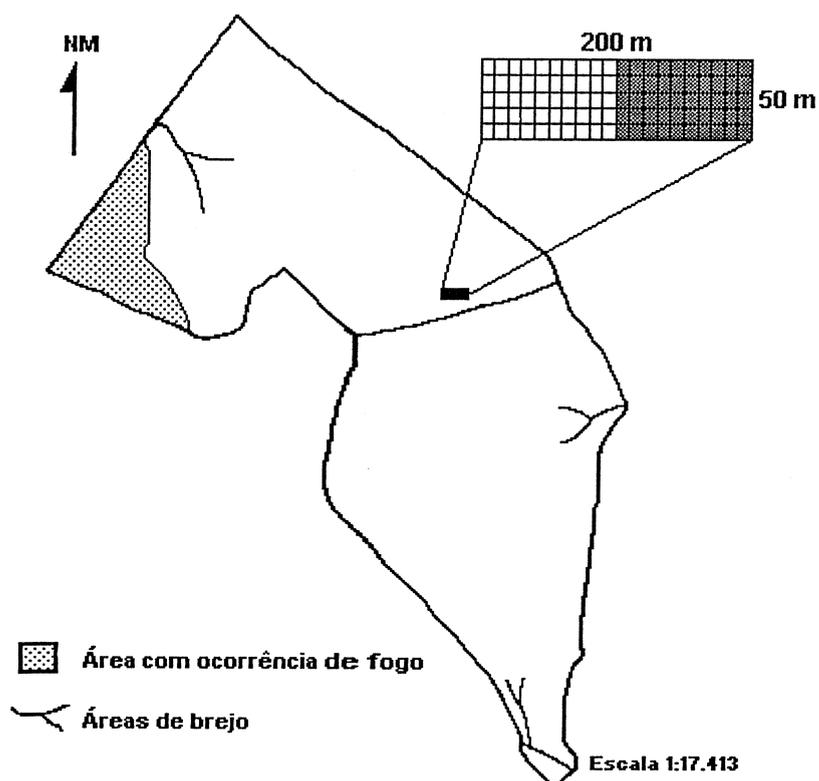


Figura 2: Localização da parcela de estudo na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, Brasil (22° 49'S, 46° 07'W). No detalhe, o tamanho e o formato da parcela permanente e na parte sombreada a área da parcela amostrada neste estudo (Mapa adaptado de Morellato 1991)

ESPÉCIES ESTUDADAS

Na parcela permanente estabelecida na Reserva de Santa Genebra, foi realizado um estudo com todos os indivíduos acima de 15 cm de perímetro à altura do peito (Santos *et al.*, não publicado). Entre as espécies mais abundantes encontradas, foram selecionadas, para a realização deste estudo, três espécies previamente classificadas como pertencentes a diferentes grupos ecológicos (de acordo com Ricardo R. Rodrigues, com. pessoal, baseado na classificação apresentada por Gandolfi 1995). Algumas características das espécies são descritas abaixo.

- *Acacia polyphylla* DC. (Leguminosae-Mimosoideae) - MONJOLEIRO - Árvore do dossel, heliófita, atingindo de 15 a 25 m de altura, semidecídua ou decídua. Produz anualmente grande quantidade de sementes. Floresce nos períodos úmidos de dezembro a março e os frutos se tornam maduros no período de agosto a setembro. Suas sementes são ovaladas, planas, têm aproximadamente 1 cm de diâmetro e apresentam dispersão autocórica, porém os frutos (vagem seca) podem ser eventualmente dispersados pelo vento. Apresentam crescimento rápido no campo, alcançando facilmente 4,5 m aos 2 anos (Burkart 1979, Lorenzi 1992). Classificada como pioneira.

- *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Leguminosae-Mimosoideae)- PAU JACARÉ - Árvore do dossel, heliófita, atingindo de 10 a 25 metros de altura, semidecídua, ocorrendo geralmente em associações secundárias como capoeiras e capoeirões. Floresce a partir do final de outubro, prolongando-se até janeiro. Apresenta frutos maduros durante os meses de setembro e outubro, muito semelhantes aos frutos de *Acacia*. Suas sementes são planas, ovaladas, em média com 0,9 cm de comprimento e 0,8 cm de largura e apresentam dispersão autocórica. Seus frutos (vagem seca) podem ser eventualmente dispersados pelo vento. Apresenta crescimento muito rápido, atingindo 5 m aos 2 anos (Burkart 1979, Lorenzi 1992, Carvalho 1994)). Classificada como secundária inicial.

- *Aspidosperma polyneuron* M. Arg. (Apocynaceae)- PEROBA ROSA - Árvore de 20 a 30 metros de altura, esciófita, perenifólia, ocorrendo exclusivamente no interior da floresta primária densa. Produz grande quantidade de sementes apenas a cada 2-4 anos. Floresce durante os meses de outubro a novembro. A maturação dos frutos ocorre nos meses de agosto a setembro. Suas sementes são aladas, providas de

núcleo seminal basal, com 2 a 4 cm de comprimento por 1 cm de largura. Dispersão anemocórica. Apresenta crescimento lento, não ultrapassando 2,5 m aos 2 anos (Lorenzi 1992, Carvalho 1994). Classificada como secundária tardia.

Outras informações sobre as espécies e detalhes da classificação podem ser encontrados na Introdução Geral e no Capítulo 1. Daqui em diante, as espécies serão referidas somente através do gênero, como *Acacia*, *Piptadenia* e *Aspidosperma*.

METODOLOGIA

No período de outubro de 1994 a julho de 1995, foram amostrados, numa área de 50 x 100 m, subdividida em 200 parcelas contíguas de 5 x 5 m, todos os indivíduos das três espécies descritas acima. Para os indivíduos menores que 15 cm de perímetro à altura do peito foram tomadas medidas de diâmetro à altura do solo (das). Foram tomadas duas medidas perpendiculares com um paquímetro (com precisão de décimo de milímetros), obtendo-se posteriormente o diâmetro médio do indivíduo, que foi utilizado em todas as análises descritas abaixo. Para os indivíduos maiores que 15 cm de perímetro à altura do peito, foi medido o perímetro à altura do solo (pas) utilizando-se uma fita métrica, o qual foi posteriormente convertido para diâmetro à altura do solo (das).

As populações das três espécies foram subdivididas em três classes de tamanho, sendo: i) Jovem I, os indivíduos menores que 1 cm de diâmetro à altura do solo; ii) Jovem II, indivíduos maiores ou iguais a 1 cm de diâmetro à altura do solo e menores que 15 cm de perímetro à altura do peito e; iii) Adultos, indivíduos maiores ou iguais a 15 cm de perímetro à altura do peito. É importante esclarecer que estas classes representam apenas divisões de tamanho e não refletem estádios ontogenéticos das plantas. Por exemplo, na classe de “Adultos” estão incluídos tanto indivíduos reprodutivos como não-reprodutivos.

As plântulas, que foram definidas como indivíduos apresentando folhas cotiledonares ou marcas de cotilédones, não foram analisadas neste estudo. Porém é importante considerar que, durante o período de amostragem, *Acacia* não apresentou plântulas, enquanto foi observado o surgimento de grande quantidade de plântulas de *Piptadenia* em novembro de 1994 e de *Aspidosperma* em maio de 1995.

Para analisar a estrutura de tamanho das populações das três espécies, primeiramente foi calculada a proporção de indivíduos menores que 15 cm de pap

(jovens, incluindo as classes I e II) em relação aos maiores de cada espécie (adultos). Posteriormente, os indivíduos jovens foram divididos em classes de 0,5 cm de diâmetro, para verificar a proporção de indivíduos em cada classe de tamanho. A primeira classe de tamanho inclui os indivíduos de 0 a 0,49 cm de diâmetro, a segunda inclui indivíduos de 0,5 a 0,99 cm de diâmetro, e assim por diante. Daqui em diante, sempre que houver alguma referência a diâmetro, será em relação ao diâmetro à altura do solo, exceto quando esclarecido.

Para análise do padrão espacial dos indivíduos de cada espécie foi utilizado o índice de dispersão (ID), calculado pela razão entre a variância e a média do número de indivíduos por parcela. Valores de ID > 0, indicam uma distribuição agregada dos indivíduos, valores de ID < 0, indicam distribuição uniforme e ID = 0, significa uma distribuição aleatória, ou seja, possivelmente ajustada à distribuição de Poisson. Para testar se os valores obtidos diferiram significativamente de 0, utilizou-se um teste t, onde

$$t = \frac{|C.D. - 1|}{\sqrt{2 / (n - 1)}},$$

com graus de liberdade igual a $n - 1$, de acordo com Brower e Zar (1986).

O índice de dispersão foi então calculado para as três classes de tamanho e para a população como um todo em diferentes tamanhos de parcela, sendo, 25 m² (5 x 5 m), 50 m² (5 x 10 m), 100 m² (10 x 10 m), 250 m² (10 x 25 m) e 625 m² (25 x 25 m), para verificar se ocorreram alterações no padrão espacial dos indivíduos em função da escala observada.

Os padrões de ocupação do ambiente apresentados pelas três espécies, foram também comparados através da realização de testes de covariação na abundância de indivíduos em parcela de 100 m². Foram então calculados, de acordo com Ludwig e Reynolds (1988), os coeficientes de correlação de Spearman entre os indivíduos : i) de diferentes classes de tamanho de uma mesma espécie; ii) das mesmas classes de tamanho das três espécies; iii) das diferentes classes de tamanho das três espécies e; iv) das diferentes classes de tamanho das três espécies em relação ao total de indivíduos adultos das outras espécies da área estudada. Nesta última análise foram considerados os indivíduos adultos de todas as espécies encontradas no levantamento de Santos *et al.* (não publicado), excluindo-se os indivíduos da espécie que estava sendo analisada.

Com a finalidade de verificar possíveis efeitos do ambiente sobre o estabelecimento dos indivíduos jovens, foi analisada a frequência de indivíduos de cada classe de tamanho das três espécies em relação ao grau de perturbação das parcelas. Esse grau de perturbação foi obtido através dos dados dos indivíduos adultos de todas as espécies presentes na parcela permanente (Santos *et al.* não publicado). Na definição do grau de perturbação, foram consideradas, para cada parcela de 10 x 10 m, a mortalidade de indivíduos, a perda de área basal nas parcelas, e a capacidade de recuperação destas parcelas. Foram encontrados três grupos de parcelas, o grupo 1, apresentando as parcelas com as mais altas taxas de mortalidade e perda de área basal e pouca capacidade de recuperação, o grupo 2, com parcelas apresentando valores intermediários ou muito variáveis nestas taxas e o grupo 3, representando as parcelas com menor grau de perturbação. Maiores detalhes sobre a definição e as restrições de uso desse sistema de classificação das parcelas podem ser encontrados no capítulo 1.

Na metade da parcela permanente onde este estudo foi realizado, foram encontradas, entre as 50 parcelas de 10 x 10 m analisadas, 10 parcelas pertencentes ao grupo 1 (20%), 16 parcelas no grupo 2 (32%) e 24 parcelas no grupo 3 (48%). Para cada classe de tamanho das três espécies foram, então, realizados testes de qui-quadrado entre a frequência de indivíduos observada nas parcelas de cada grupo de perturbação e a frequência esperada, considerando a proporção de parcelas em cada grupo.

RESULTADOS

O número amostrado de indivíduos das três espécies foi bastante diferente, sendo encontrados 16 indivíduos adultos (> 15 cm de pap) e 356 jovens de *Acacia*, 14 adultos e 162 jovens de *Piptadenia*, e 89 adultos e 1154 jovens de *Aspidosperma*. No entanto, a proporção entre indivíduos jovens e adultos nas três espécies foi praticamente a mesma, apenas com *Acacia* apresentando uma maior proporção de indivíduos jovens, porém com uma diferença muito pequena em relação às outras espécies (Figura 3).

Entre os indivíduos jovens de *Acacia* e *Aspidosperma*, a proporção entre menores e maiores que 1 cm de diâmetro, foi praticamente a mesma. *Piptadenia* apresentou menor proporção de indivíduos maiores que 1 cm de diâmetro (Jovem II) que as outras espécies, sendo o número de indivíduos encontrado nesta classe exatamente igual ao número de adultos desta espécie.

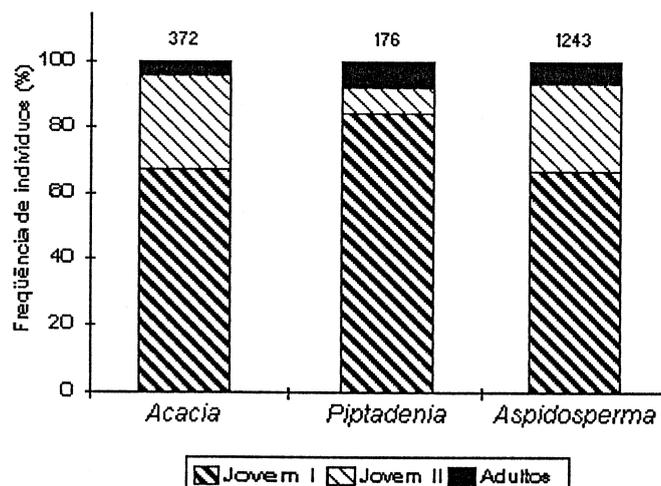


Figura 3: Proporção de indivíduos em diferentes classes de tamanho. Jovem I - menores que 1 cm de das; Jovem II - maiores que 1 cm de das e menores que 15 cm de pap; Adultos - maiores que 15 cm de pap.

Através da distribuição de diâmetros dos indivíduos jovens em classes de 5 mm, observa-se que em *Acacia* há, entre as primeiras classes, uma diminuição gradual de cerca de 50% no número de indivíduos de uma classe em relação à classe seguinte (Figura 4). Em *Piptadenia* essa diminuição é mais abrupta, com uma diminuição de cerca de 80 % entre as classes iniciais consecutivas. Nestas duas espécies, o número de indivíduos declina a menos de 20 a partir da terceira classe de tamanho (> 1 cm de diâmetro). Em *Aspidosperma* a primeira classe apresenta um número menor de indivíduos que a classe seguinte. Nas duas classes posteriores, há uma diminuição medianamente abrupta de cerca de 70 %, enquanto entre as outras classes a diminuição é bem mais suave.

Considerando o total de indivíduos das populações, as três espécies apresentaram padrão agrupado de distribuição espacial, atingindo o grau máximo de agrupamento em parcelas de 625 m². Quando analisados os indivíduos de diferentes classes de tamanho em função do tamanho da parcela, observa-se que os adultos de *Piptadenia* apresentaram padrão aleatório em todos os tamanhos de parcela analisados. Os adultos de *Acacia* apresentaram padrão agrupado somente em parcelas de 625 m², estando distribuídos aleatoriamente quando analisadas parcelas de menor tamanho. Em *Aspidosperma*, os indivíduos adultos estavam distribuídos aleatoriamente apenas nas menores escalas (parcelas de 25 e 50 m²), enquanto nas parcelas de maior tamanho ocorreram agrupadamente (Figura 5).

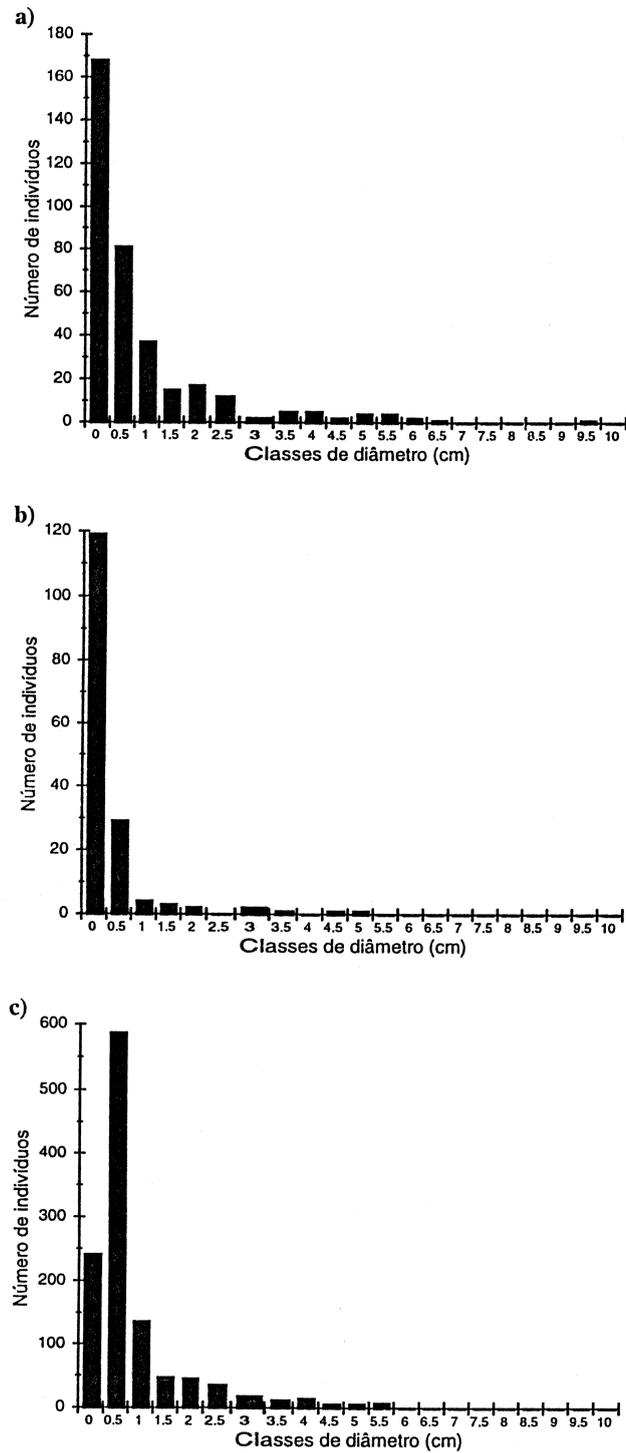


Figura 4: Frequência de indivíduos jovens em classes de tamanho de a) *Acacia*; b) *Piptadenia* e; c) *Aspidosperma*.

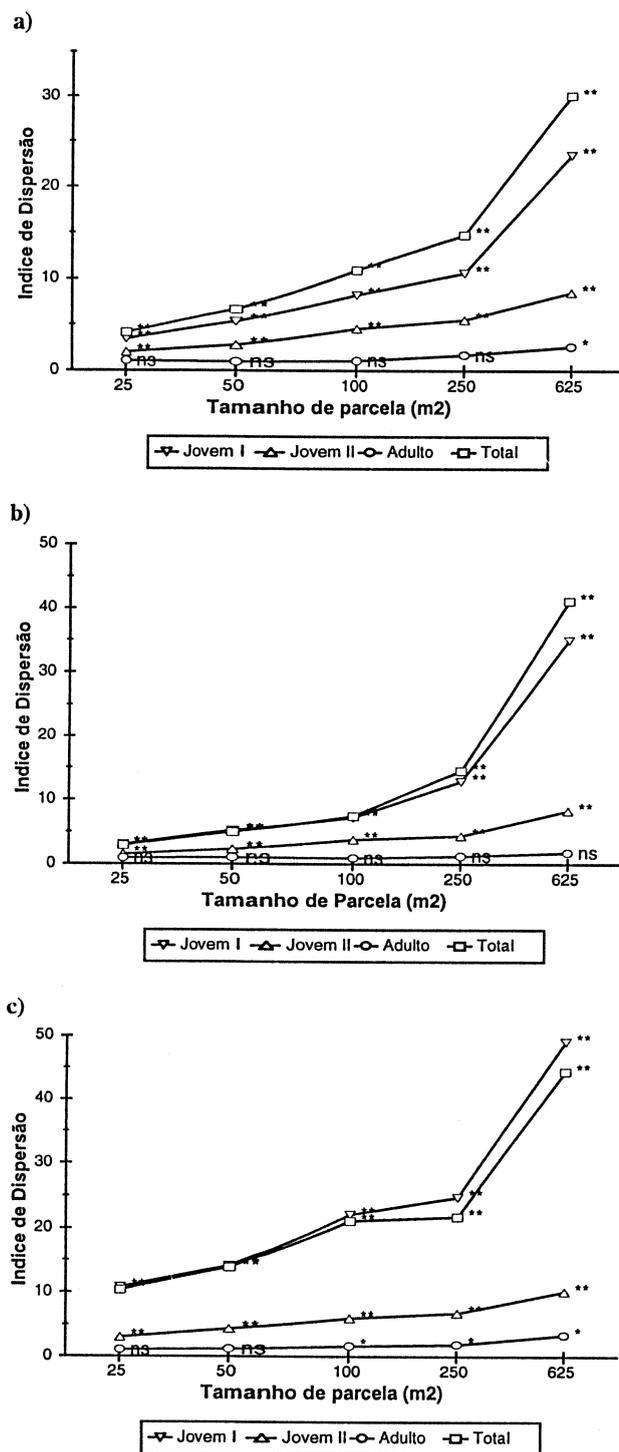


Figura 5: Valores do índice de dispersão em relação ao tamanho da parcela para diferentes classes de tamanho dos indivíduos de a) *Acacia*; b) *Piptadenia* e; c) *Aspidosperma*.

Os indivíduos jovens (tanto jovens I, como jovens II) das três espécies ocorreram agrupadamente em qualquer tamanho de parcela e apresentaram maior grau de agregação em parcelas de 625 m². Em todos os tamanhos de parcela, o índice de dispersão foi maior entre jovens I, intermediário para jovens II e menor para adultos, estando sempre mais próximos entre jovens II e adultos.

Analisando as relações intraespecíficas em parcelas de 100 m² foi possível observar correlações positivas entre a abundância de indivíduos da classe de jovens II e dos adultos e também entre jovens I e jovens II de *Acacia*, sendo esta a correlação mais forte observada ($r = 0,679$). Os indivíduos menores (jovens I) de *Aspidosperma* estiveram correlacionados positivamente com os indivíduos jovens II, porém estiveram correlacionados negativamente com os adultos, sendo ambas correlações fortes (Tabela 1).

Uma visualização da distribuição espacial dos indivíduos das três espécies e de como varia a abundância dos indivíduos em parcelas de 10 x 10 m pode ser obtida através das figuras 6, 7 e 8. Pode-se notar a alta densidade de indivíduos da classe de jovem I de *Aspidosperma*, que chega a apresentar 83 indivíduos em uma única parcela, sendo que nesta parcela não foi encontrado nenhum indivíduo adulto desta espécie (Figura 8).

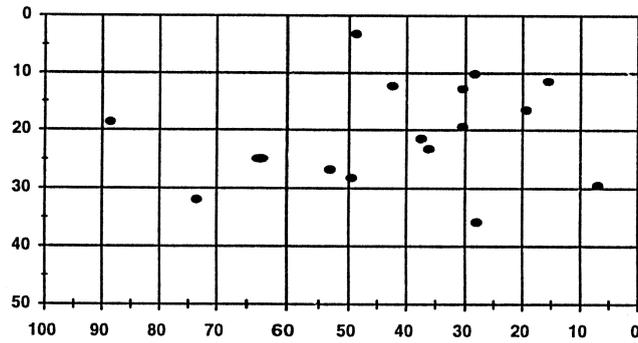
Tabela 1: Coeficientes de correlação de Spearman (r) entre a abundância de indivíduos de diferentes classes de tamanho em parcelas de 100 m² para as três espécies.

	Aca-jovI	Aca-jovII	Aca-adul	Pip-jovI	Pip-jovII	Pip-adul	Asp-jovI	Asp-jovII	Asp-adul
Aca-jovII	0,679								
Aca-adul	0,210	0,372							
Pip-jovI	-0,205	-0,128	-0,070						
Pip-jovII	-0,004	0,165	0,103	0,177					
Pip-adul	-0,229	-0,174	-0,132	0,226	0,116				
Asp-jovI	-0,163	-0,100	0,162	-0,130	-0,140	0,233			
Asp-jovII	-0,108	-0,085	0,124	0,113	-0,135	0,255	0,667		
Asp-adul	0,144	-0,069	-0,144	0,111	0,106	-0,281	-0,581	-0,145	
Total	0,100	-0,269	-0,204	-0,182	-0,063	-0,232	-0,226	-0,129	0,314

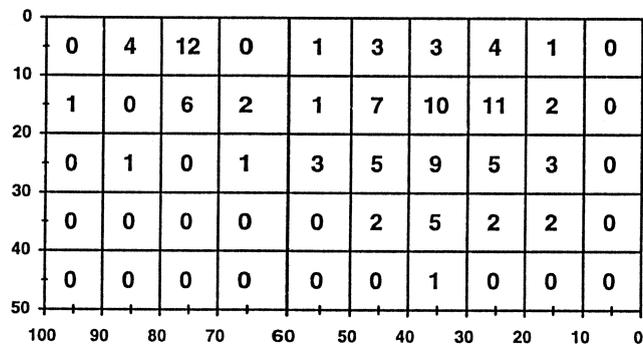
Obs.: as áreas sombreadas representam as relações intraespecíficas. Os números em negrito representam os valores de r significativos para $p < 0,05$.

Na análise das relações interespecíficas, somente os indivíduos adultos de *Aspidosperma* estiveram correlacionados positivamente com o total de indivíduos adultos da parcela (considerando todas as espécies presentes de acordo com o levantamento de Santos *et al.* (não publicado), excluindo os indivíduos de *Aspidosperma*).

Adultos



Jovem II



Jovem I

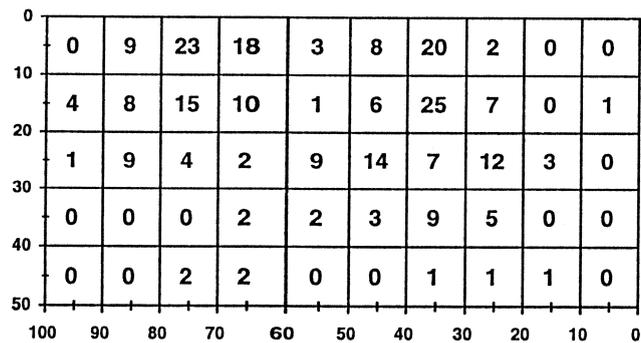


Figura 6: Distribuição espacial dos indivíduos de diferentes classes de tamanho de *Acacia*. Para Adultos, observa-se a localização dos indivíduos. Para jovens I e II, observa-se o número de indivíduos em cada parcela.

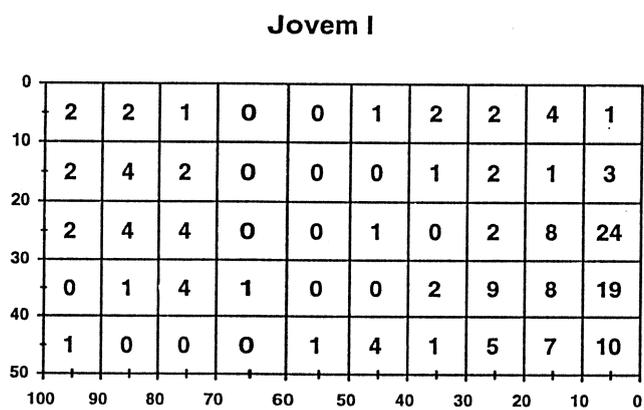
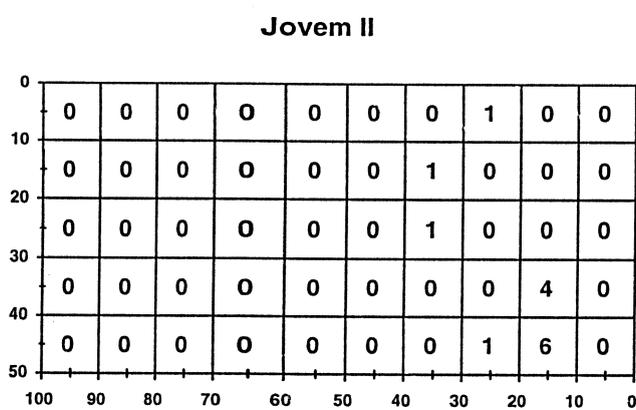
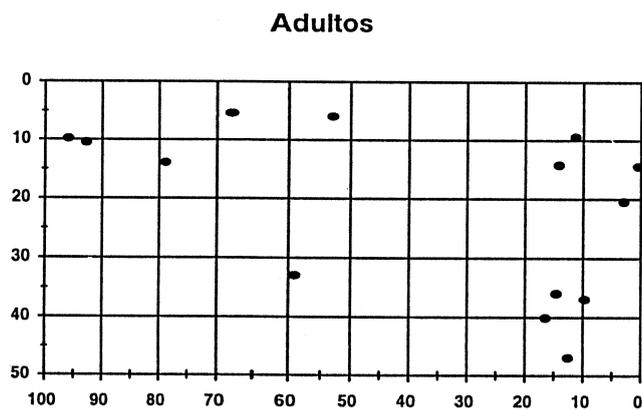


Figura 7: Distribuição espacial dos indivíduos de diferentes classes de tamanho de *Piptadenia*. Para Adultos, observa-se a localização dos indivíduos. Para jovens I e II, observa-se o número de indivíduos em cada parcela.

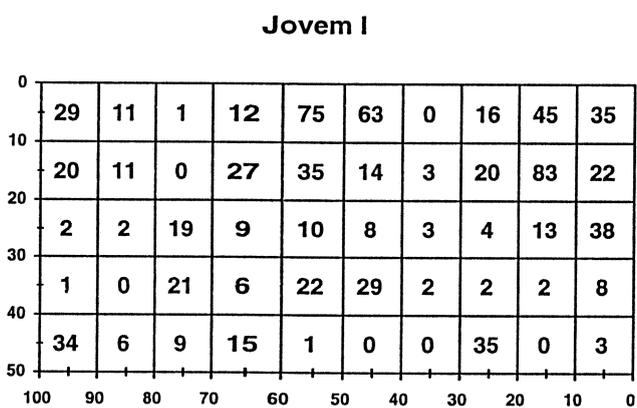
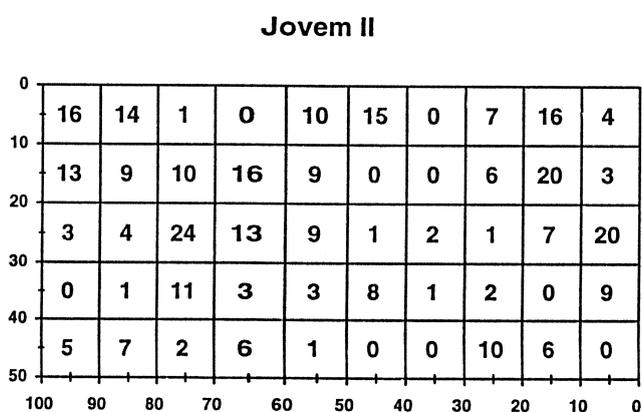
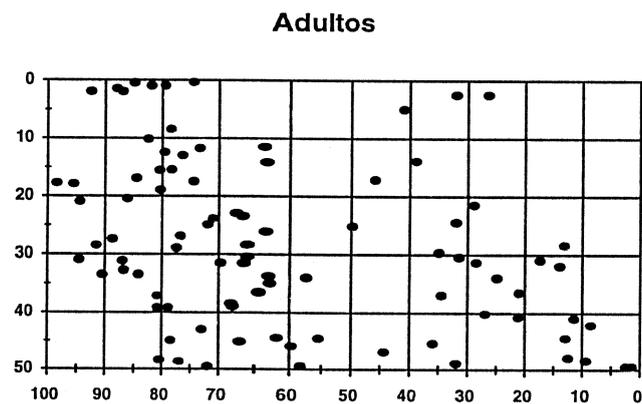


Figura 8: Distribuição espacial dos indivíduos de diferentes classes de tamanho de *Aspidosperma*. Para Adultos, observa-se a localização dos indivíduos. Para jovens I e II, observa-se o número de indivíduos em cada parcela.

Não foram encontradas correlações significativas entre a abundância de indivíduos das três espécies nas mesmas classes de tamanho ou entre diferentes classes de tamanho (Tabela 1).

Devido ao grau máximo de agregação das três espécies ter ocorrido em parcelas de 625 m², foram realizadas, também para esta escala, análises de covariância sobre a abundância de indivíduos entre as diferentes classes de tamanho de cada uma das espécies. Somente foi observada uma correlação significativa e positiva entre os indivíduos jovens I e Jovens II de *Acacia* (Tabela 2).

Tabela 2: Coeficientes de correlação de Spearman (*r*) para diferentes classes de tamanho das três espécies em parcelas de 625m². Somente consideradas as relações intraespecíficas

	<i>Acacia</i>		<i>Piptadenia</i>		<i>Aspidosperma</i>	
	Jovem I	Jovem II	Jovem I	Jovem II	Jovem I	Jovem II
Jovem II	0,762		0,398		0,599	
Adultos	0,303	0,558	0,531	-0,070	-0,467	0,000

Obs.: Os números em negrito representam os valores de *r* significativos para $p < 0,05$.

Os indivíduos adultos das três espécies analisadas não apresentaram diferenças significativas no número de indivíduos em parcelas com diferentes graus de perturbação. Por outro lado, os indivíduos das classes jovem I e jovem II de *Acacia* foram encontrados em menor número nas parcelas mais perturbadas e em maior número nas parcelas de perturbação intermediária. Os indivíduos menores (jovem I) desta espécie foram encontrados em maior número que o esperado nas parcelas pouco perturbadas, ao contrário dos jovens II. Os menores indivíduos de *Piptadenia* ocorreram em maior número nas parcelas pouco perturbadas e em menor número nas parcelas mais perturbadas e intermediárias. Apenas um indivíduo dos jovens II desta espécie foi encontrado nas parcelas pouco perturbadas, enquanto um número maior que o esperado foi encontrado nas parcelas perturbadas. No entanto, o teste para esta classe deve ser analisado cautelosamente, devido aos baixos valores observados e esperados obtidos, que representam uma restrição ao uso do teste de qui-quadrado. Os indivíduos das classes jovem I e jovem II de *Aspidosperma* foram encontrados em maior número nas parcelas muito perturbadas e em menor número que o esperado nas parcelas pouco perturbadas (Tabela 3).

Tabela 3: Frequência de indivíduos em parcelas com diferentes graus de perturbação (os valores entre parênteses representam o número esperado de indivíduos em cada classe).

	Parcelas muito perturbadas	Parcelas intermediárias	Parcelas pouco perturbadas	χ^2	P
<i>Acacia</i>					
Jovem I	25 (49,8)	82 (79,7)	142 (119,5)	16,65	< 0,01
Jovem II	18 (21,4)	49 (34,2)	40 (51,4)	9,42	< 0,05
Adultos	4 (3,2)	7 (5,1)	5 (7,7)	1,86	ns
<i>Piptadenia</i>					
Jovem I	21 (29,6)	40 (47,4)	87 (71,0)	7,26	< 0,05
Jovem II	9 (2,8)	4 (4,5)	1 (6,7)	18,63	< 0,05
Adultos	5 (2,8)	3 (4,5)	6 (6,7)	2,3	ns
<i>Aspidosperma</i>					
Jovem I	325 (165,2)	233 (264,3)	268 (396,5)	199,93	< 0,01
Jovem II	94 (65,6)	118 (105,0)	116 (157,4)	24,79	< 0,01
Adultos	11 (17,8)	25 (28,5)	53 (42,7)	5,51	ns

DISCUSSÃO

Apesar do número total de indivíduos ter sido muito diferente entre as espécies, com *Aspidosperma* apresentando cerca de 4 vezes mais indivíduos que *Acacia* e 7 vezes mais que *Piptadenia*, as três espécies apresentaram padrão semelhante quanto à proporção observada entre indivíduos jovens e adultos. Isto sugere que a disponibilidade de indivíduos jovens para a reposição de adultos seria a mesma para as três espécies e que possíveis diferenças nas taxas de recrutamento para a classe de adultos entre elas seriam produzidas através dos processos dinâmicos dos indivíduos jovens como, por exemplo, suas taxas de sobrevivência ou de crescimento.

Em um estudo realizado cerca de 10 anos antes, na mesma área, com indivíduos entre 3 e 15 cm de pap (que corresponde aproximadamente à classe de jovem II, do presente estudo), Salis *et al.* (não publicado) encontraram proporções semelhantes às encontradas neste estudo entre indivíduos de *Acacia* e *Aspidosperma*, com densidades estimadas de 50 ind./ha e 165 ind./ha, respectivamente. Isto sugere que as abundâncias dos indivíduos de *Acacia* e *Aspidosperma* desta classe de tamanho foram afetadas da mesma forma no decorrer deste período. Por outro lado, a proporção de indivíduos de *Piptadenia* (com densidade estimada de 15 ind./ha) em relação às outras duas espécies era maior no estudo de Salis *et al.* (não publicado). No presente estudo, a densidade estimada de indivíduos da classe de jovem II foi de 214 ind./ha de *Acacia*, 656 ind./ha de *Aspidosperma* e 28 ind./ha de *Piptadenia*, sendo, no caso de *Acacia* e *Aspidosperma*, sendo muito superiores às densidades observadas por Salis *et al.* (não publicado).

No trabalho realizado por Zickel (1995), em que os dados foram coletados entre 1990 e 1992, na mesma área do presente estudo, a autora analisou indivíduos menores que 1 m de altura em 50 parcelas de 2 x 1 m localizadas aleatoriamente na parcela permanente, encontrando 54 indivíduos de *Aspidosperma*, 34 indivíduos de *Acacia* e nenhum de *Piptadenia* em um total de 100m². No presente estudo, os números médio e máximo (entre parênteses) de indivíduos menores que 1 m de altura em parcelas de 100 m² foram 18,42 (91), 4,28 (21) e 2,78 (23) para *Aspidosperma*, *Acacia* e *Piptadenia*, respectivamente. É interessante notar que a densidade de indivíduos encontrada pela autora para *Acacia* foi cerca de 8 vezes maior que a encontrada neste estudo e para *Aspidosperma* foi cerca de três vezes maior, enquanto não foi observado nenhum indivíduo de *Piptadenia*.

As diferenças observadas em relação aos dois estudos sugerem a ocorrência de fortes flutuações na abundância dos indivíduos jovens das três espécies entre os anos amostrados, o que possivelmente seria consequência de ciclos reprodutivos irregulares, ou de variação nas taxas de sobrevivência destes indivíduos em períodos diferentes.

Porém, esses resultados podem estar sendo influenciados pela grande variação espacial dos indivíduos jovens na área de estudo. Na metade da parcela permanente, onde o presente estudo foi realizado, os indivíduos jovens das três espécies encontram-se bastante agregados, de modo que a amostragem de somente algumas sub-parcelas poderia estar incluindo ou não um agrupamento, produzindo resultados bastante diferentes. Além disso, nos dois estudos citados acima, estavam incluídas sub-parcelas amostradas também na outra metade do hectare, onde o padrão espacial e a densidade de indivíduos jovens pode ser diferente.

Um fato muito importante a ser considerado é a distribuição dos indivíduos adultos em toda a parcela permanente, que pode ser observada através dos mapas apresentados no capítulo 1. Nestes mapas, pode-se notar que a maior parte dos indivíduos adultos de *Piptadenia* se encontra na porção da parcela permanente que não foi amostrada no presente estudo, ao contrário de *Acacia*, que praticamente não apresenta indivíduos naquela parte da parcela. Esse fato traz importantes implicações quanto à densidade total de indivíduos jovens na parcela permanente para estas espécies.

Considerando que foi encontrada uma correlação positiva significativa entre a abundância de indivíduos jovens e adultos de *Acacia* e que esta correlação não foi encontrada para *Piptadenia*, a densidade de indivíduos de *Acacia* poderia ser relativamente menor que a de *Piptadenia* quando considerada toda a parcela

permanente. Os adultos de *Aspidosperma* se encontram distribuídos por toda a parcela permanente e, possivelmente, a alta densidade de indivíduos jovens observada nesta metade da parcela seria mantida.

Analisando a estrutura de tamanho dos indivíduos jovens das três espécies, também é possível verificar que elas apresentam grande abundância de indivíduos muito pequenos (apesar das diferenças observadas na frequência de indivíduos entre as classes iniciais de diâmetro) e um menor número de indivíduos maiores. Alguns autores têm sugerido que este padrão de distribuição de indivíduos em classes de tamanho representa populações estáveis e auto-regenerativas, com reprodução frequente (Knight 1975, Bongers *et al.* 1988). Dessa forma, as três espécies analisadas poderiam ser assim classificadas.

No entanto, em um trabalho realizado na mesma área deste estudo, onde foi analisada a dinâmica populacional dos indivíduos adultos (maiores que 15 cm de pap) destas três espécies em um período de aproximadamente 11 anos (Capítulo 1), observou-se que *Aspidosperma* apresentou um declínio populacional a uma taxa de 2,5 % por ano e que o número de indivíduos que havia atingido a classe de tamanho de 15 cm de pap ao final do período amostrado foi muito pequeno.

Conforme citado anteriormente, *Aspidosperma* foi a espécie que apresentou maior número de indivíduos nas classes de tamanho abaixo de 15 cm de pap. A partir dos dados do presente estudo, é possível apenas sugerir explicações para essa deficiência no recrutamento acima de 15 cm de pap observado no Capítulo 1, devido às limitações que um estudo pontual possui. Primeiramente, se os ciclos reprodutivos das três espécies são constantes, a deficiência pode ser resultante de diferenças nas chances que um indivíduo tem de atingir 15 cm de pap, por exemplo, devido a diferenças nas taxas de mortalidade ou nas taxas de crescimento. Segundo, se as chances de um indivíduo atingir 15 cm de pap são semelhantes entre as diferentes classes de tamanho, essa deficiência pode ser resultante de diferenças a cada ciclo reprodutivo. Por exemplo, um ano em que houve falha na produção de frutos ou sementes, pode produzir uma deficiência de indivíduos de um certo tamanho após um período de tempo. Terceiro, a espécie pode apresentar ciclos de expansão e redução populacional, os quais não podem ser detectados em amostragens pontuais, como neste estudo, ou em amostragens considerando apenas um período de tempo.

O fato da primeira classe de tamanho (indivíduos com menos de 0,5 cm de diâmetro) da distribuição dos jovens de *Aspidosperma* apresentar menor número de indivíduos que a classe seguinte, poderia estar representando um novo período de supressão na sua reprodução, porém, esse pode ser também um artefato da divisão

arbitrária das classes de tamanho. Realizando testes com diferentes tamanhos de classes, foi possível verificar que se as classes fossem de 0,7 cm, esse padrão citado acima não seria observado, portanto diferenças em uma escala tão pequena devem ser analisadas muito cautelosamente.

No trabalho realizado por Zickel (1995), foram analisados indivíduos menores que 1 m de altura e observada a distribuição de tamanho para as espécies mais abundantes na amostragem. A autora descreveu para *Aspidosperma*, uma distribuição com quase todas as classes de diâmetro contendo o mesmo número de indivíduos. Apesar das diferenças na divisão das classes entre os dois estudos, essa distribuição estaria representando que, naquele período, o número de indivíduos de tamanho médio em relação aos muito pequenos era proporcionalmente menor que o encontrado atualmente. No entanto, o número de indivíduos utilizado pela autora é pequeno (54 indivíduos), o que dificulta uma análise sobre a estrutura de diâmetro apresentada.

É extremamente importante considerar que uma análise baseada somente em idade ou tamanho dos indivíduos pode apenas fornecer uma descrição parcial da população (Watkinson 1986) e que as estruturas de tamanho devem ser utilizadas somente para descrever padrões gerais da população (Henriques e Souza 1989), não sendo adequado fazer previsões a respeito do passado ou do futuro a partir destas distribuições (Whitmore 1975, Capítulo 1). Estudos repetidos a longo prazo, analisando a mortalidade e o crescimento dos indivíduos jovens e adultos, são fundamentais para se fazer qualquer inferência a respeito de ciclos populacionais ou da manutenção de estabilidade em espécies arbóreas tropicais.

A análise do padrão espacial em função das classes de tamanho dos indivíduos tem sido utilizada para indicar que tipo de fatores causais estão determinando a estrutura espacial da população como um todo. Alguns autores (Oliveira *et al.* 1989, Henriques e Souza 1989, Silva 1991) têm realizado comparações entre os padrões espaciais de diferentes classes de tamanho de uma população e têm sugerido que, quando uma população apresenta os indivíduos das maiores classes de tamanho menos agregados que os indivíduos menores, como foi observado para as três espécies analisadas neste estudo, efeitos dependentes da densidade podem estar atuando sobre os indivíduos menores, propiciando um aumento no espaçamento entre os indivíduos adultos.

No entanto, esse tipo de análise, que propicia um enfoque dinâmico a partir de dados de estrutura espacial aliados a dados de estrutura de tamanho assume, como premissa básica, a estabilidade destas estruturas populacionais, mantida através de ciclos reprodutivos regulares e taxas constantes de mortalidade,

recrutamento e crescimento através do tempo. Porém, sem que estas informações sejam conhecidas para a população em questão, é extremamente duvidoso assumir tais conclusões.

Da mesma forma que em relação às previsões feitas a partir das estruturas de tamanho de uma população, também não parece adequado fazer inferências sobre o passado de uma população a partir de dados da estrutura espacial observada no presente para diferentes classes de tamanho.

Ao analisar o padrão espacial das espécies em função do tamanho da parcela, foi observado que o padrão espacial do conjunto total de indivíduos das três espécies foi muito similar, apresentando um nível máximo de agregação no maior tamanho de parcela analisado. O conjunto total de indivíduos foi fortemente influenciado pelo grande número de indivíduos menores (jovem I), que apresentaram um aumento muito grande no valor do índice de dispersão nas parcelas de 625 m².

Em *Acacia*, este maior agrupamento dos indivíduos menores pode estar ocorrendo em função dos indivíduos adultos, que somente se encontram agrupados nessa escala, estando distribuídos aleatoriamente em todos os outros tamanhos de parcela. Em *Piptadenia*, os indivíduos adultos estão distribuídos aleatoriamente mesmo em parcelas de 625 m², porém, as maiores densidades de indivíduos pequenos (80 e 18 indivíduos/ 625m²) foram encontradas nas duas parcelas com mais adultos (4 indivíduos/625 m²). O agrupamento dos indivíduos pequenos nesta escala pode estar ocorrendo em função do padrão de dispersão de sementes apresentado por estas duas espécies, que têm sementes autocóricas, que em geral, não permitem uma disseminação a distâncias muito longas, fazendo com que a maior parte dos indivíduos se estabeleça próximo às plantas matrizes.

No entanto, nos testes de covariação entre a abundância de indivíduos pequenos (jovem I) e adultos de cada espécie em parcelas de 625 m², não foram observadas correlações positivas significativas. É muito importante lembrar que, na classe de adultos, não estão incluídos somente os indivíduos reprodutivos, o que dificulta uma interpretação direta do estabelecimento de indivíduos pequenos em função da distância em relação à planta-mãe.

A observação de uma forte correlação positiva entre os indivíduos jovem I e jovem II de *Acacia*, tanto em uma escala de 25 x 25 m quanto de 10 x 10 m, parece indicar que os ambientes propícios ao estabelecimento dos indivíduos pequenos são os mesmos para os indivíduos de tamanho médio. Se os maiores indivíduos (jovens II) forem indivíduos estabelecidos a mais tempo, é possível que a chance de

chegada e de estabelecimento nestes ambiente esteja sendo mantida, entretanto, é extremamente difícil verificar a idade destes indivíduos.

Para *Aspidosperma*, em uma escala de 25 x 25 m, o maior número de indivíduos pequenos (254 ind./625 m²) foi encontrado em uma parcela em que não havia nenhum indivíduo adulto desta espécie. Considerando que as sementes desta espécie são adaptadas à dispersão pelo vento, podendo alcançar longas distâncias, esses indivíduos podem ser provenientes de adultos de outras parcelas, de adultos de fora da área amostrada, ou ainda de adultos reprodutivos que morreram antes da realização deste estudo. De acordo com os dados do capítulo 1, há aproximadamente 11 anos atrás, haviam dois indivíduos potencialmente reprodutivos nesta parcela, entretanto, é muito difícil saber há quanto tempo estes indivíduos grandes morreram e qual a idade aproximada dos indivíduos jovens.

O teste de covariação entre indivíduos adultos e pequenos (jovem I), na escala de 25 x 25 m, não foi significativo, mas foram observados coeficientes negativos. Na escala de 10 x 10 m, foi observada uma forte correlação negativa entre indivíduos pequenos e adultos, sugerindo, então, a existência de efeitos dependentes da distância produzindo mortalidade de plântulas ou inviabilidade de sementes próximo às plantas matrizes. Vários fatores podem estar causando esse distanciamento, como ataque de patógenos e herbívoros, predação, alelopatia intraespecífica ou competição por nutrientes (Howe e Smallwood 1982, Clark e Clark 1984, Augspurger 1984, Henriques e Souza 1989).

Por outro lado, também foi encontrada nesta espécie, uma forte correlação positiva entre indivíduos jovens I e jovens II, sugerindo, da mesma forma que para *Acacia*, que ambas classes de tamanho necessitam de ambientes similares para seu estabelecimento.

O grau de agregação apresentado pelos indivíduos das três espécies (com exceção dos adultos de *Piptadenia*) indica que estas espécies estão se estabelecendo preferencialmente ou evitando se estabelecer em determinadas partes da área amostrada. Fatores abióticos como luminosidade, temperatura, umidade do ar e do solo ou concentração de nutrientes podem estar promovendo estes padrões (Silva 1991), porém, não existem informações sobre quais fatores estariam determinando algum favorecimento na área de estudo. Fatores bióticos como competição intra e interespecífica e predação ou ataque de patógenos podem também determinar o padrão espacial de uma população (Augspurger 1983, Oliveira *et al.* 1989, Henriques e Souza 1989, Silva 1991).

Uma floresta representa um mosaico de condições ambientais (Whitmore 1978, Sarukhán *et al.* 1985), onde espécies com determinados conjuntos de

características ecológicas podem responder de forma diferenciada à estas condições (Whitmore 1978, Denslow 1980, Brokaw 1985, Swaine e Whitmore 1988). Dessa forma, considerando que existe uma heterogeneidade de ambientes na área estudada (Capítulo 1) e que as três espécies analisadas neste estudo são classificadas como pertencentes a diferentes grupos ecológicos, poderiam ser esperadas diferenças no estabelecimento espacial dos indivíduos destas espécies, preferindo determinados tipos de ambientes.

A correlação positiva e significativa observada entre a abundância de indivíduos adultos de *Aspidosperma* e a abundância de indivíduos considerando todas as espécies da área de estudo (excetuando-se a própria *Aspidosperma*), pode indicar que em parcelas onde há um maior número de indivíduos adultos exista um ambiente mais favorável ao estabelecimento de *Aspidosperma*, talvez por um maior nível de sombreamento.

Quando consideradas somente as espécies analisadas neste estudo, a ausência de relações interespecíficas indica que as três espécies (apesar de serem bastante abundantes na área) não parecem estar influenciando o estabelecimento de indivíduos entre elas e também não demonstram estar preferindo ou evitando algum tipo de ambiente de forma interrelacionada. Os indivíduos de espécies classificadas em diferentes grupos ecológicos estão ocorrendo independentemente nos diferentes tipos de ambiente. Lieberman *et al.* (1995) classificaram ambientes com diferentes graus de abertura no dossel e também observaram que espécies classificadas em diferentes grupos ecológicos foram encontradas ocorrendo em todos os ambientes. Possivelmente, existam diferenças nas taxas de crescimento e de mortalidade dos indivíduos em diferentes condições, porém, essas diferenças não parecem estar impedindo que os indivíduos destas espécies se estabeleçam em ambientes com diferentes características.

Entretanto, em relação à frequência de indivíduos em parcelas com diferentes graus de perturbação, foram observadas diferenças entre as três espécies. É muito interessante notar que as espécies classificadas como pioneira (*Acacia*) e secundária inicial (*Piptadenia*) não estão apresentando maior número de indivíduos nas parcelas mais perturbadas, conforme seria esperado e, ao contrário, a espécie secundária tardia (*Aspidosperma*) apresenta menor número de indivíduos que o esperado nas parcelas pouco perturbadas, onde os indivíduos desta espécie, por definição, teriam condições de permanecer por longos períodos, podendo haver um acúmulo e, conseqüentemente, maior número de indivíduos registrados nestas parcelas.

Foi verificada a possibilidade de que a mortalidade dos indivíduos adultos (que foi o fator chave na determinação do grau de perturbação) poderia estar afetando negativamente os indivíduos jovens de *Acacia* e *Piptadenia*, e não os indivíduos de *Aspidosperma*, devido a danos físicos relacionados à queda dos galhos das árvores mortas em pé ou à queda das árvores. Os indivíduos de *Aspidosperma* poderiam, por exemplo, ser mais resistentes ou ter maior capacidade de rebrotar após danos físicos. No entanto, a proporção de indivíduos vivos de *Acacia* (11,5%) e de *Aspidosperma* (9,9%) que apresentaram evidências de fortes quebras anteriores foi praticamente a mesma. Em *Piptadenia* essa proporção foi menor (4,3%).

Ao contrário dos indivíduos adultos, que não apresentaram diferenças nas taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento (Capítulo 1) em relação ao grau de perturbação, os indivíduos jovens estão ocorrendo preferencialmente em parcelas com diferentes graus de perturbação, porém, não estiveram de acordo com o esperado para espécies classificadas em seus respectivos grupos ecológicos, não sendo possível detectar as causas deste favorecimento.

De acordo com a classificação das espécies em grupos ecológicos, seria esperado que o fator luz fosse o mais importante diferenciando o estabelecimento de indivíduos. No entanto, é importante lembrar que a floresta analisada é uma floresta semidecídua, onde sazonalmente grande parte das árvores perdem as folhas, permitindo a entrada de luz no sub-bosque e criando condições similares para espécies dos diferentes grupos ecológicos. Possivelmente, existam fatores associados aos parâmetros que foram escolhidos para a realização da análise de agrupamento que estejam determinando os padrões de estabelecimento observados. A obtenção de mais informações a respeito das condições físicas destas parcelas parece fundamental.

BIBLIOGRAFIA

- Augspurger, C. K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in distance with time. *Oikos* 40:184-196.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo e J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55-80.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Brower, J. E. e J. H. Zar. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. 2ª edição. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- Burkart, A. 1979. Leguminosas. Mimosoídeas. Em Reitz, P. P. (ed) Flora ilustrada catarinense.
- Carvalho, P. E. R. 1994. Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa-CNPQ. Brasília, DF, Brasil.
- Clark, D. A. 1994. Demography of La Selva plants. pp.:90-105 em McDade, L. A., K. S. Bawa, H. Hespenehede e G. S. Hartshorn (eds). La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA..
- Clark, D. A. e D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124:769-788.
- Costa, L. G. S. e W. Mantovani. 1992. Dinâmica sucessional da floresta mesófila semidecídua em Piracicaba (SP). Simpósio sobre Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Crawley, M. J. 1986. The structure of plant communities. pp.:1-50 em Crawley, M.J. (ed.) Plant ecology. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- Denslow, J. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12 (supl.):47-55.
- Gandolfi, S. H. F. Leitão-Filho e C. L. F. Bezerra. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55:753-767.
- Gentry, A. H. e J. Terborgh. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. pp.:542-564 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London.

- Hartshorn, G. S. 1990. An overview of Neotropical Forest dynamics. pp.:585-599 em Gentry, A. H. (ed). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press. New Haven, USA..
- Henriques, R. P. B. e E. C. E. G. Souza, 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21: 204-209.
- Howe, H. A. e J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Hubbel, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant population. pp.:97-136 em Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- Knight, D. H. 1975. Phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado, Panamá. *Ecological Monographs* 45:259-284.
- Lang, G. E. e D. H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64:1075-1080.
- Leitão-Filho, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. pp.:19-29 em Morellato, P.C. e H. F. Leitão-Filho (orgs.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp. Campinas, SP, Brasil.
- Lieberman, M. e D. Lieberman. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. pp.:106-119 em McDade, L. A., K. S. Bawa, H. Hespdenheide e G. S. Hartshorn (eds). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA..
- Lieberman, M., D. Lieberman, R. Peralta e G. S. Hartshorn. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11:161-178.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum. SP, Brasil.
- Ludwig, J. A. e J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, Inc. NY, USA.
- Oliveira, P. E. A. M., J. F. Ribeiro e M. I. Gonzales, 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 39-47.
- Rodrigues, R. R. 1995. A sucessão florestal. pp.:30-36 em Morellato, P.C. e H. F. Leitão-Filho (orgs.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp. Campinas, SP, Brasil.
- Salis, S. M., C. S. Zickel e J. Y. Tamashiro (não publicado). *Fitossociologia do sub-bosque da mata da Reserva Municipal de Santa genebra, Campinas (Estado de São Paulo)*.

- Santos, F. A. M., J. Y. Tamashiro, R. R. Rodrigues e G. J. Shepherd (não publicado). The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, SE Brazil.
- Sarukhán, J. , D. Piñero e M. Martinez-Ramos. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. pp.:17-32 em White, J. (ed). Studies on Plant Demography. Academic Press, Florida, USA..
- Silva, D. M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de mestrado, Instituto de Biologia, Campinas.
- Swaine, M. D., D. Lieberman e F. E. Putz. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- Swaine, M. D. e T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Watkinson, A. R. 1986. Plant population dynamics. pp.:137-184 em Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forests of the far east*. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. pp.:639-655 em Tomlinson, P. B. e M. H. Zimmerman (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Zickel, C. S. 1995. Fitossociologia e dinâmica do estrato herbáceo de dois fragmentos florestais do estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, Brasil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As três espécies analisadas neste estudo apresentaram diferentes processos dinâmicos, com *Acacia* e *Piptadenia* mantendo populações estáveis no período amostrado, através de diferentes estratégias. *Acacia* se mostrou uma espécie bastante dinâmica, com altas taxas de mortalidade sendo balanceadas por altas taxas de ingresso. *Piptadenia* também manteve uma população estável, porém com pequenas taxas de renovação.

Por outro lado, *Aspidosperma*, que apresentou uma densidade de indivíduos considerada altíssima para espécies arbóreas tropicais, apresentou um declínio populacional no período amostrado, relacionado principalmente com uma deficiência no recrutamento de indivíduos.

Apesar das diferenças nos processos dinâmicos dos indivíduos adultos e das diferenças na densidade populacional, a estrutura de tamanho e a estrutura espacial dos indivíduos jovens, foram muito semelhantes entre as espécies analisadas. Além disso, a proporção entre adultos e jovens foi similar para as três espécies, sugerindo que diferenças, entre as três espécies, no recrutamento de indivíduos para as maiores classes de tamanho poderiam estar ocorrendo em função de diferenças nos processos dinâmicos dos indivíduos jovens.

A deficiência observada no recrutamento de *Aspidosperma*, portanto, pode estar indicando a existência de fatores, como taxas de sobrevivência e crescimento dos indivíduos jovens, que não puderam ser detectados através dos estudos realizados até o momento. São necessários estudos adicionais verificando a possibilidade de ocorrência de ciclos de expansão e redução populacional, ou ainda, de ciclos reprodutivos irregulares nesta espécie.

Dessa forma, uma análise completa sobre a população de qualquer espécie arbórea tropical, deve abordar os processos dinâmicos, tanto de indivíduos adultos como jovens. Os levantamentos devem ser realizados um maior número de vezes em intervalos mais curtos que o analisado neste estudo e o acompanhamento dos ciclos reprodutivos, incluindo a produção de propágulos, a germinação e o estabelecimento de plântulas também são fundamentais para detectar alterações cíclicas nas populações analisadas.

Além disso, a obtenção de informações sobre as características físicas do microambiente em que as espécies são encontradas (como por exemplo, qualidade e intensidade de luz, temperatura, solo) é fundamental para responder as questões

levantadas através da análise dos padrões espaciais e da dinâmica populacional das espécies.

Quanto à relação entre os processos dinâmicos e a classificação das espécies em grupos ecológicos foi observado que as três espécies apresentaram estratégias diferentes. Considerando um contínuo entre pioneiras e não-pioneiras, *Acacia* e *Piptadenia* estão mais próximas do grupo das pioneiras, devido às altas taxas de crescimento apresentadas por ambas e, no caso de *Acacia* devido também à alta taxa de renovação populacional observada. Por outro lado, *Aspidosperma* estaria mais próxima do outro extremo, devido principalmente às baixas taxas de crescimento observadas. No entanto, *Piptadenia* e *Aspidosperma* apresentaram taxas de mortalidade similares, que, quando comparadas a outras florestas são relativamente altas, porém entre as espécies da Reserva de Santa Genebra estas taxas são intermediárias, sugerindo que diferentes processos podem estar atuando na área de estudo.

As condições climáticas, que propiciam a ocorrência de geadas ou períodos prolongados de seca nas regiões em que se encontram estas florestas, e a marcante deciduidade, que anualmente permite a penetração de luz nos estratos inferiores da floresta, poderiam permitir o desenvolvimento de estratégias de ocupação do ambiente diferentes daquelas observadas para as florestas perenifólias em regiões de clima não estacional. Por exemplo, nas florestas semidecíduas, as espécies dependentes de luz não têm sua ocorrência necessariamente restrita às clareiras, devido ao caráter decíduo da floresta, podendo, ao invés de produzir banco de sementes, investir em propágulos mais resistentes e dispersados em períodos anteriores ao período de queda de folhas.

Dessa forma, a utilização dos mesmos conceitos de grupos ecológicos em qualquer ambiente de floresta pode impedir que as verdadeiras estratégias de ocupação desenvolvidas em um determinado ambiente sejam verificadas. Devido à ausência de informações sobre a dinâmica de florestas semidecíduas ou das espécies que ali ocorrem, torna-se difícil verificar quais características podem ser utilizadas na separação de espécies em grupos ecológicos que estejam realmente refletindo diferentes estratégias de ocupação do ambiente.