

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

**ECOLOGIA DE POPULAÇÃO DE *Chrysophyllum gonocarpum* (MART. & EICHLER)
ENGL. NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.**

Edmilson Bianchini

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Edmilson Bianchini e aprovada pela Comissão Julgadora. 40115/98 Flavio A. M. dos Santos

Orientador: Prof. Dr. Flavio A. M. dos Santos

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

Campinas, SP.

1998



9908649

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA	Edmilson
V.	37273
TÍTULO	229/99
PREZ.	R\$ 11,00
DATA	09/04/99
N.º CPD	

CM-00122030-4

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

Bianchini, Edmilson

B47e Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum*
(Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy,
Londrina, PR./Edmilson Bianchini -- Campinas, SP: [s.n.],
1998.

165f.:ilus

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

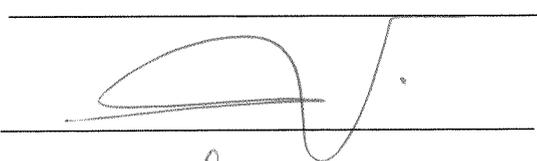
1. Árvores. 2. Ecologia de plantas tropicais. 3. Plantas-população.
I. Santos, Flavio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

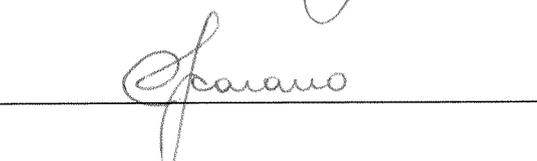
Data da defesa - 10 de novembro de 1998.

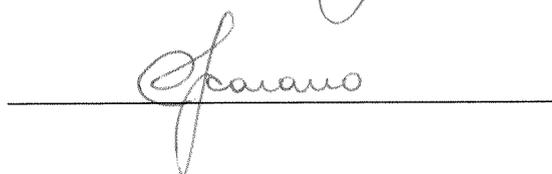
BANCA EXAMINADORA

Titulares:

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (orientador) 

Profª. Drª. Jeanine Maria Felfili Fagg 

Prof. Dr. Moacyr Eurípedes Medri 

Prof. Dr Fábio Rubio Scarano 

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly 

Suplentes:

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Valio 

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins 

À minha esposa, NELCI.

Aos meus filhos, TALISSON e TAVINE,

DEDICO

Aos meus pais,

OSVALDO e LUZIA,

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos, que pela orientação segura, muito contribuiu para a realização deste trabalho.

Aos Professores Dr. Ivany Ferraz Marques Valio, Dra. Jeanine Maria Felfili Fagg e Dra. Dalva Maria da Silva Matos, membros da pré-banca, pelas críticas e sugestões ao trabalho.

Aos Departamentos de Botânica, UNICAMP e de Biologia Animal e Vegetal, UEL, por nos ter possibilitado participar do curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

Ao Instituto Ambiental do Paraná (IAP), por nos ter permitido desenvolver este trabalho no Parque Estadual Mata dos Godoy.

À CAPES, pelo subsídios concedidos por meio de Bolsa de Estudo.

Ao Instituto Agrônômico do Paraná (IAPAR), pela cessão dos dados climáticos.

À minha esposa, Nelci e aos meus filhos, Talisson e Tavine, pela paciência, compreensão e apoio. A Eles peço desculpas pela minha ausência.

Aos meus Pais e Irmãos, que sempre me apoiaram ao longo de minha “vida de estudante”.

Ao amigo Pimenta. Após tantas conversas, dúvidas, idas ao campo, piadinhas, viagens à Campinas, posso dizer que foi muito bom trabalhar com você.

Ao amigo Moacyr, pelo apoio em todos os momentos.

Aos meus procuradores junto à UNICAMP, Cláudio Müller e, posteriormente, Rosana Marta Kolb, por resolver muitos dos meus problemas de ordem burocrática.

Aos amigos que nos auxiliaram nos trabalhos de campo.

Aos amigos, Paulinho (Gaúcho), José Marcelo e Manoel Paiva, pela ajuda no computador.

A todos os Professores e Funcionários do Departamento de Biologia Animal e Vegetal, companheiros de todos os momentos.

A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

A todos que me perguntaram “E a tese?”. Aí esta ela.

MUITO OBRIGADO.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL	1
Caracterização climática da região de estudo	5
Caracterização da espécie	5
Caracterização das áreas de estudo	7
Demarcação das parcelas de estudo	7
Referências bibliográficas	10
CAPÍTULO 1 - VARIAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL NA COBERTURA DO DOSSEL DO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.	
Resumo	14
Abstract	14
Introdução	14
Material e Métodos	16
Resultados	17
Discussão	21
Referências bibliográficas	22
CAPÍTULO 2 - RELAÇÕES ALOMÉTRICAS DE <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.	
Resumo	26
Abstract	26
Introdução	26
Material e Métodos	28
Resultados	29
Discussão	35
Referências bibliográficas	36
CAPÍTULO 3 - ESTRUTURA DE TAMANHO DE <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.	
Resumo	39
Abstract	39
Introdução	39

Material e Métodos	41
Resultados	42
Discussão	50
Referências bibliográficas	52

CAPÍTULO 4 - DINÂMICA POPULACIONAL DE *Chrysophyllum gonocarpum* NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.

Resumo	55
Abstract	55
Introdução	55
Material e Métodos	56
Resultados	58
Discussão	65
Referências bibliográficas	68

CAPÍTULO 5 - PADRÃO ESPACIAL DE *Chrysophyllum gonocarpum* NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.

Resumo	72
Abstract	72
Introdução	72
Material e Métodos	74
Resultados	75
Discussão	86
Referências bibliográficas	88

CAPÍTULO 6 - CRESCIMENTO DE *Chrysophyllum gonocarpum* NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.

Resumo	91
Abstract	91
Introdução	91
Material e Métodos	93
Resultados	95
Discussão	106
Referências bibliográficas	109

CAPÍTULO 7 - ASPECTOS FENOLÓGICOS DE *Chrysophyllum gonocarpum* NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.

Resumo	112
Abstract	112
Introdução	112
Material e Métodos	114
Resultados	116
Discussão	128
Referências bibliográficas	133

CAPÍTULO 8 - AVALIAÇÃO DA HERBIVORIA FOLIAR EM *Chrysophyllum gonocarpum* NO PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.

Resumo	136
Abstract	136
Introdução	136
Material e Métodos	138
Resultados	139
Discussão	144
Referências bibliográficas	146

CAPÍTULO 9 - EFEITOS DO ALAGAMENTO SOBRE O CRESCIMENTO E O CONTEÚDO DE NUTRIENTES DE *Chrysophyllum gonocarpum*.

Resumo	149
Abstract	149
Introdução	150
Material e Métodos	151
Resultados	153
Discussão	156
Referências bibliográficas	160

CONSIDERAÇÕES FINAIS	163
----------------------------	-----

Introdução geral

A chave para entender a organização das comunidades florestais tropicais é conhecer a biologia das populações e a ecologia evolutiva das espécies. Os estudos de indivíduos marcados e observados a longo prazo elucidarão os processos de regeneração das populações, permitindo entender assim a organização das comunidades (Brokaw 1987).

Krebs (1972) define população como um grupo de organismos da mesma espécie ocupando um espaço particular, ao mesmo tempo. A renovação destas populações está na dependência de fatores físicos e biológicos que atuam nas diferentes etapas do ciclo de vida, provocando alterações na abundância dos indivíduos no tempo e no espaço (Watkinson 1986). Portanto, são fundamentais os estudos das alterações numéricas dos indivíduos, em cada etapa do ciclo de vida, relacionadas aos fatores físicos e biológicos.

O período reprodutivo é uma etapa pouco conhecida da ecologia de populações de plantas tropicais (Mantovani 1989). Informações sobre este período podem ser obtidas através de observações fenológicas sistemáticas. Estudos de fenologia contribuem para o entendimento dos processos de estabelecimento de espécies, da regeneração e reprodução de plantas (Morellato & Leitão-Filho 1990). Segundo Gentry (1974), diferenças na fenologia de floração é um dos mecanismos que permite manter uma alta diversidade em comunidades tropicais, tornando possível a convivência de numerosas espécies de plantas que se utilizam de um recurso limitado, o polinizador.

Durante o período reprodutivo as plantas estão sujeitas à intensa predação, tanto das flores, quanto das sementes, o que deve afetar o comportamento de uma população. Van Schaik et al. (1993) enfatizam que as plantas podem reduzir esta predação sincronizando suas atividades fenológicas.

Os padrões de abundância e distribuição dos indivíduos adultos das diferentes espécies estão diretamente relacionados com os processos ligados à dispersão de sementes e ao estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos até a maturidade (Santos 1991) tendo, portanto, importantes implicações na aptidão, no tamanho e na estrutura genética e espacial das populações e, por fim, na diversidade de espécies e nos padrões dentro da comunidade (Augspurger 1983).

A germinação e o estabelecimento de plântulas compõem uma das fases mais susceptíveis do ciclo de vida da planta onde há uma das mais altas taxas de mortalidade (Mantovani 1989). Santos (1991) cita vários estudos que demonstram que a sobrevivência dos diásporos até a maturidade pode ser afetada pela densidade, pela distância de plantas adultas, pela interação com outras espécies de plantas, pela distribuição de sítios favoráveis para a germinação e crescimento no ambiente e pelo efeito de predadores de sementes e/ou plântulas.

A chance de recrutamento de novos indivíduos em uma população é maior a uma certa distância da planta parental em razão da alta mortalidade de sementes e plântulas junto a ela (Janzen 1970, Connell 1971). Entretanto, isto tem sido contestado por outros autores (p. ex. Hubbell 1979, 1980). Condit et al. (1992) estudando uma floresta tropical no Panamá, verificaram que muitas espécies mostravam maior probabilidade de recrutamento imediatamente junto aos parentais e que um grande número de espécies não apresentavam um claro padrão de regeneração, contrariando a hipótese de Janzen-Connell.

Santos (1991) questiona a demasiada importância dada à obtenção de dados que corroborem ou rejeitem os modelos teóricos propostos e conclui que as estratégias das plantas têm que ser consideradas em estudos sobre padrões de regeneração, antes que se possa fazer generalizações e inferências acerca do comportamento geral esperado, tanto a nível da espécie envolvida, como a nível dos ambientes em que foram desenvolvidos os trabalhos. Nos países tropicais, especialmente no Brasil, os estudos demográficos de espécies são raros e, em geral, abordam somente alguns aspectos da demografia de apenas um estágio de desenvolvimento das plantas. Segundo Clark & Clark (1987) para se entender a regeneração de uma espécie é necessário estudar todas as etapas do seu desenvolvimento.

Até 1930, 84% da superfície do Paraná eram cobertas por floresta primária. A ocupação deste Estado ocorreu sem qualquer preocupação com a conservação de seus recursos naturais, resultando em drástica redução destas áreas florestais. Atualmente, o Paraná apresenta, aproximadamente, 5% da sua cobertura florestal original (IPARDES 1982), podendo chegar a 1% na região norte do Estado (3º planalto). De todo o processo de degradação da cobertura florestal, o das florestas ciliares tem sido bastante significativo pela extração de madeira, construção de barragens, carência de tratamento de esgotos domésticos e industriais, acúmulo de agrotóxicos, etc.

A bacia do rio Tibagi compreende uma área de aproximadamente 26.000 km², correspondendo a 13% da superfície do Estado do Paraná. Este rio, afluente do Paranapanema, com cerca de 550 km de extensão, nasce no sul do Estado, no segundo planalto geográfico e corre em direção ao terceiro planalto, ao norte do Estado. A região do baixo Tibagi (3º planalto) que inclui toda a macrorregião de Londrina, compõe-se de rochas ígneas (basalto) gerando solos de boa fertilidade, com topografia suavemente ondulada (Maack 1968).

Devido à importância das florestas ciliares (Reichardt 1989, Lima 1989), a Universidade Estadual de Londrina desenvolve um programa de recomposição destas florestas, para a bacia do rio Tibagi.

Estudos da composição florística e fitossociologia foram desenvolvidos em remanescentes florestais desta bacia (Silva et al. 1992, Soares-Silva et al. 1992, Silva et al. 1995, Nakagima et al. 1996, Dias et al. 1998 e Vieira et al. 1998). Entretanto, estudos da autoecologia das espécies componentes destas florestas são necessários a fim de subsidiar os programas de recomposição florestal das áreas ciliares degradadas. Kageyama (1987) salienta que pesquisas básicas sobre a biologia da reprodução das espécies arbóreas são de fundamental importância para o conhecimento da organização e dinâmica dos indivíduos de uma população e, portanto, são imprescindíveis para seu uso racional e/ou conservação.

As florestas ciliares apresentam alta diversidade florística em resposta à alta heterogeneidade do ambiente, provocada por diferenças na topografia e flutuações do lençol freático. Entretanto, considerando apenas as áreas sujeitas a inundações periódicas ou esporádicas, a diversidade é bem menor, pois são poucas as espécies que toleram este estresse (Joly 1991).

Uns dos mais importantes remanescentes florestais da bacia do rio Tibagi é o Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W) localizado no município de Londrina, Paraná, região sul do Brasil, o qual é cortado pelo Trópico de Capricórnio (Figura 1). O Parque, em ótimas condições de preservação, possui uma área de 680 hectares. Quanto ao relevo, apresenta-se como uma suave planície na porção norte, com uma altitude aproximada de 600 m e com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. As encostas destas colinas podem atingir o ribeirão dos Apertados formando elevados barrancos ou podem terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30 m de largura e cerca de 500 m de altitude, as quais estão sujeitas à inundações.

Algumas espécies abundantes no Parque não ocorrem nos locais alagáveis, por exemplo *Inga marginata*, enquanto outras espécies somente são encontradas nestes locais, como por exemplo *Sebastiania commersoniana* (Silveira 1993). No entanto, outras espécies estão bem representadas por todo o Parque, inclusive nos locais alagáveis, como por exemplo, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Campomanesia xanthocarpa* e *Nectandra megapotamica* (Silveira 1993, observação pessoal). Praticamente nada se conhece sobre a ecologia de populações destas espécies.

Com o objetivo de compreender a dinâmica populacional de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy desenvolveu-se o presente estudo, buscando responder a seguinte questão: Existe diferença na autoecologia desta espécie, quando se compara os locais alagáveis e não alagáveis? Os dados apresentados poderão ser utilizados em ações de manejo, conservação e recuperação de áreas degradadas desta bacia hidrográfica e contribuir para o entendimento da ecologia desta floresta.

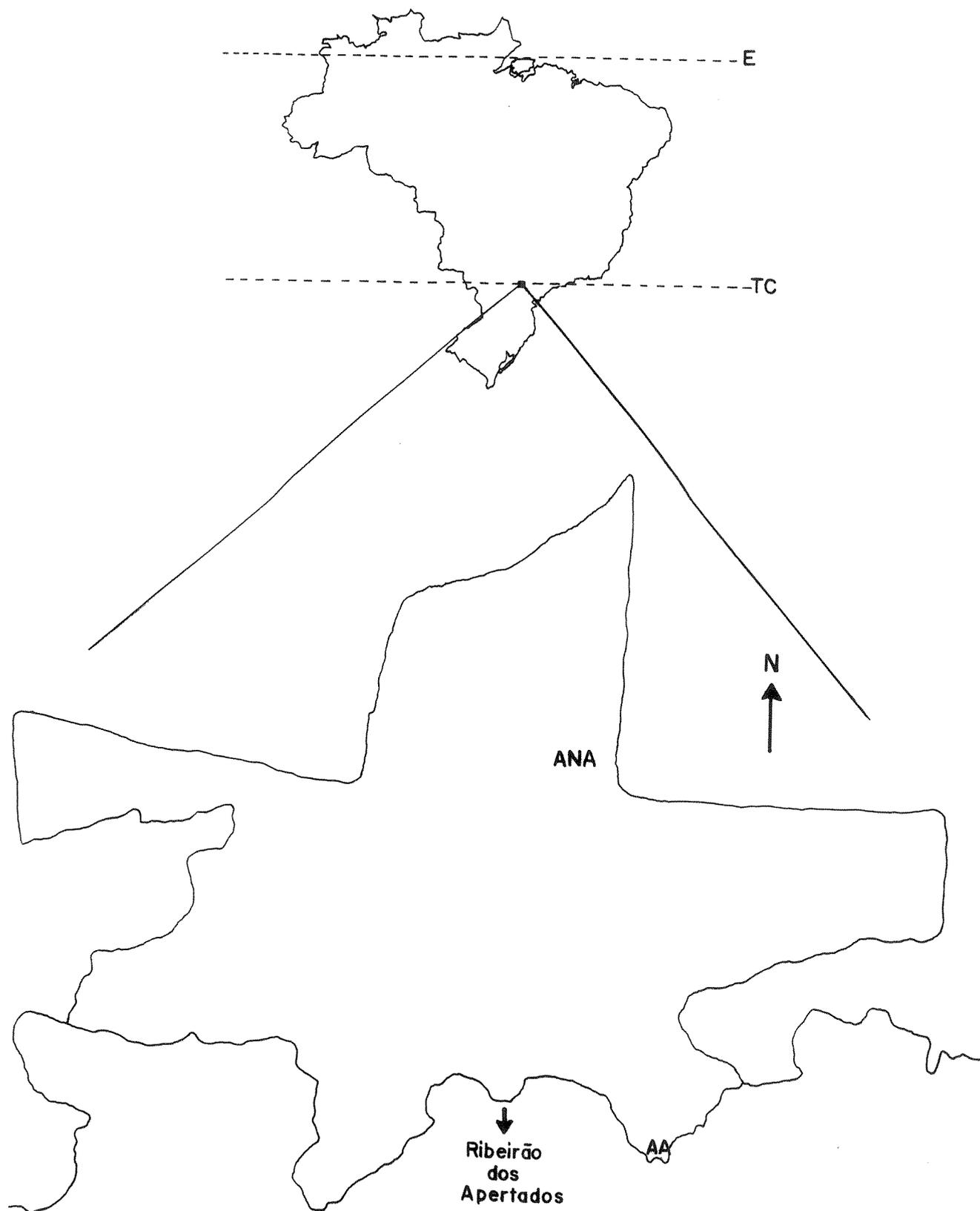


Figura 1. Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. ($23^{\circ}27'S$ e $51^{\circ}15'W$). No detalhe, o contorno do Parque com a indicação das áreas de estudo (AA - área alagável; ANA - áreas não alagáveis). E - equador; TC - Trópico de Capricórnio.

Os resultados são apresentados em capítulos interrelacionados. O capítulo 1 aborda a heterogeneidade na cobertura do dossel entre as áreas amostrais e, no capítulo 2, são apresentadas as relações alométricas de altura, diâmetro e número de folhas. A estrutura de tamanho, a dinâmica e a estrutura espacial da população são tratadas nos capítulos 3, 4 e 5, respectivamente. O capítulo 6 aborda o crescimento em altura, diâmetro e número de folhas de indivíduos jovens, enquanto que no capítulo 7 é apresentada a fenologia desta espécie no Parque. A herbivoria de folhas dos indivíduos jovens é analisada no capítulo 8 e no capítulo 9 é apresentada uma análise de crescimento de indivíduos submetidos ao alagamento em casa de vegetação.

Caracterização climática da região de estudo

Segundo a classificação de Köppen (1948), o clima da região é do tipo Cfa - clima subtropical úmido. A temperatura média anual é de 20,9° C. O mês de janeiro é o mais quente do ano (média de 23,8° C) e o mais frio é o mês de junho (média de 16,6° C), sendo comum a ocorrência de temperaturas inferiores a 2° C no período de maio a agosto. A média pluviométrica anual é de 1612,5 mm, sendo dezembro o mês mais chuvoso (229,2 mm) e agosto o de menor precipitação (50,5 mm). A pluviosidade durante o verão é cerca de duas vezes maior que no inverno, caracterizando duas estações bem definidas quanto à precipitação (Figura 2). Os dados meteorológicos foram obtidos junto ao Setor de Agrometeorologia do Instituto Agrônomo do Paraná - Londrina, englobando o período de janeiro de 1976 a outubro de 1997.

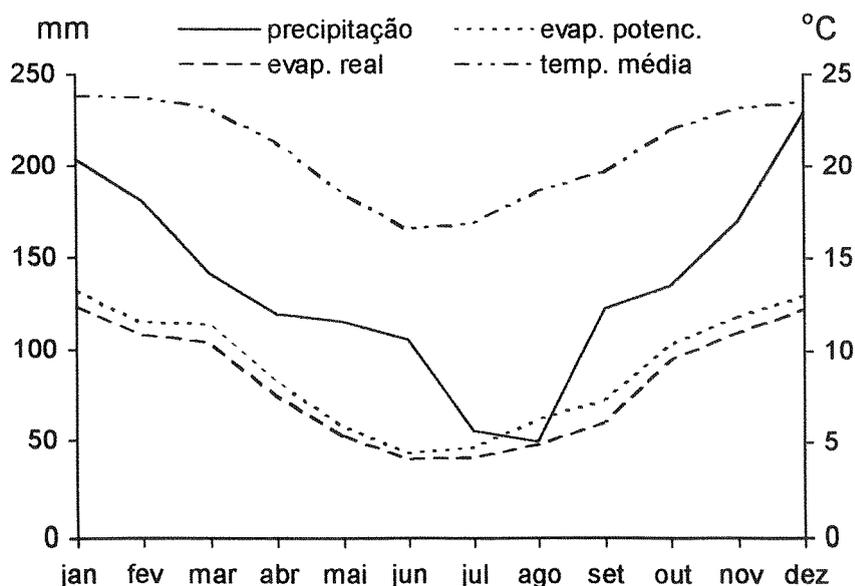


Figura 2. Diagrama climático da região de Londrina, PR no período de janeiro de 1976 a outubro de 1997. Os dados foram fornecidos pela Setor de Agrometeorologia do IAPAR - Londrina.

Caracterização da espécie

O gênero *Chrysophyllum* L. ("chrysós"= prata e "phyllon"= folha: folha prateada) é formado por cem espécies das regiões tropicais do mundo (Reitz 1968), dentre elas *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. ("gonia"=ângulo e 'karpós"=fruto: fruto angulado) vulgarmente conhecido como aguai, aguai-da-serra, guatambú de sapo, etc. Esta espécie é composta por árvores de 6-20 m de altura e 50-80 cm de diâmetro. Possuem folhas simples, elíptico-oblongadas, às vezes estreito-elípticas ou estreito-obovadas, largamente obtusas, arredondadas ou emarginadas. Folhas jovens apresentam pilosidade seríceo-tomentosa com pelos brancos ou levemente rufos. As folhas adultas são glabras, apresentando 7-18 cm de comprimento e 2-6 cm de largura, com nervuras laterais primárias bem evidentes, aparecendo também um evidente retículo de nervuras laterais secundárias e terciárias. O pecíolo possui cerca de 2 cm de comprimento (Reitz 1968).

Esta espécie apresenta de 1-6 flores nas axilas das folhas ou em nós recentemente desfolhados. Flores subsésseis ou em pedicelos de até 5 mm, hermafroditas, sépalas verdes claras, arredondadas, finamente seríceo-estrigosas ou subglabras. Filetes fixos na base do tubo da corola ou ocasionalmente ligados a ele, pouco acima da base. Ovário com pilosidade densa, estilete glabro, não lobado. (Reitz 1968).

Os frutos de *C. gonocarpum* são amarelos, com polpa fina, possuindo de 1-5 sementes, sulcado entre elas, apresentando em geral de 12-15 mm de comprimento. As sementes possuem cicatriz hilar que se estende por quase todo o comprimento da mesma (Reitz 1968). Produz grande quantidade de frutos muito apreciados por pássaros, razão pela qual não pode faltar na composição de florestas heterogêneas destinadas a recuperação de áreas degradadas de preservação permanente. Produz anualmente moderada quantidade de sementes viáveis amplamente disseminadas por pássaros. As sementes permanecem viáveis por mais de seis meses (Lorenzi 1992).

Planta semidecídua, esciófita, seletiva higrófila, característica de matas primárias mais desenvolvidas da floresta semidecídua da Bacia do Rio Paraná. É irregularmente distribuída em fundos de vale e início de encostas ou em terrenos planos onde o solo contém maior teor de umidade (Lorenzi 1992).

Este taxon ocorre desde o Rio de Janeiro e Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, estendendo-se até o Uruguai, Argentina e Paraguai, na floresta latifoliada semidecídua da Bacia do Rio Paraná (Reitz 1968).

Nos levantamentos florísticos e fitossociológicos realizados em remanescentes florestais da Bacia do Rio Tibagi, observa-se a ocorrência da espécie no baixo (Soares-Silva et al. 1992) e

no médio Tibagi (Silva et al. 1995). Esta espécie ocupa a 14^a posição em Índice de valor de importância (IVI), em estudo realizado na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy (Soares-Silva & Barroso 1992); 16^a posição no remanescente florestal da Fazenda Doralice, Município de Ibiporã, PR (Soares-Silva et al. 1992); 16^a posição em IVI no remanescente florestal da Fazenda Bom Sucesso, Município de Sapopema, PR (Silva et al. 1995) e 20^a posição no remanescente da Fazenda Monte Alegre, Município de Telêmaco Borba, PR (Nakagima et al. 1996).

Silveira (1993) estudando uma topossequência no Parque Estadual Mata dos Godoy, verificou que se considerar apenas a área sujeita a alagamentos, a posição em IVI altera de 13^a na região da encosta, para 2^a. Este dado associado a observações de campo no referido Parque, sugerem que esta espécie é mais abundante na região próxima ao rio.

Caracterização das áreas de estudo

Para avaliar a influência das variáveis abióticas, em especial o alagamento, sobre a dinâmica da população de *C. gonocarpum*, foram definidas duas áreas de estudo. A primeira (área alagável ou simplesmente AA) localizava-se às margens do ribeirão dos Apertados, em terreno plano e sujeito a inundações, com cerca de 500 m de altitude (Figura 1). O solo foi classificado como latossolo roxo hidromorfizado na base, sendo bastante argiloso e medianamente ácido (Silveira 1993). Para quantificar a profundidade do lençol freático foram instalados cinco piezômetros (tubos de PVC com 100 mm de diâmetro e 1,5 m de comprimento, com as paredes perfuradas para permitir o livre fluxo de água). Quinzenalmente, media-se a profundidade do lençol freático, com auxílio de metro duplo de carpinteiro. Em geral, o lençol freático apresentou-se com mais de um metro de profundidade, exceto no verão de 1997, quando ocorreu o alagamento da área (Figura 3).

A segunda (área não alagável ou simplesmente ANA) localizava-se na região norte do Parque (espigão), com uma altitude aproximada de 600 m, distando cerca de 2 km do ribeirão dos Apertados (Figura 1). Segundo Silveira (1993), o solo é tipicamente argiloso, acentuadamente drenado, com teores de acidez que variam de médio a alto e média capacidade de troca catiônica, sendo classificado como latossolo roxo eutrófico. Maiores detalhes da composição química do solo podem ser encontrados em Silveira (1993).

A amplitude térmica, quantificada por termômetros de máxima e mínima, foi maior para AA comparado a ANA (Figura 4).

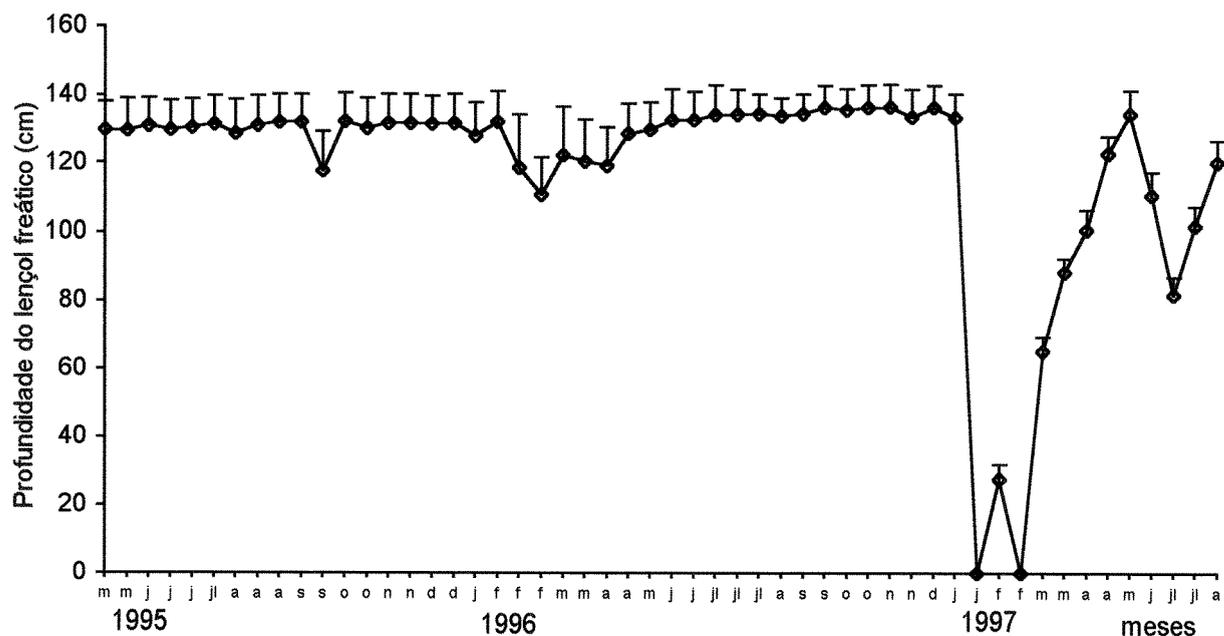


Figura 3. Variação média na profundidade do lençol freático medida em cinco poços piezométricos na área alagável (AA) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, no período de maio/95 a agosto/97. A barra vertical em cada ponto indica o desvio padrão.

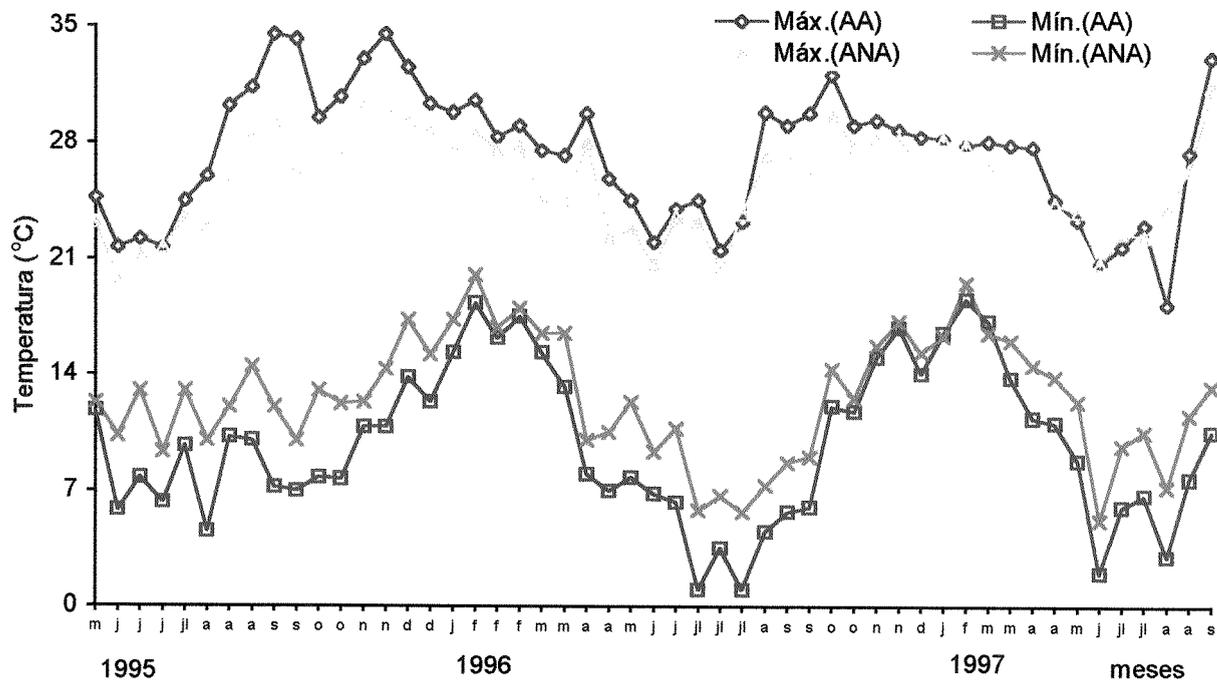


Figura 4. Temperaturas máximas e mínimas das áreas alagável (AA) e não alagável (ANA) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, no período de maio/95 a agosto/97.

Demarcação das parcelas de estudo

Para estudar os vários aspectos da biologia de população de *C. gonocarpum*, demarcou-se na área alagável (AA), 50 parcelas de 100 m² (10 m x 10 m), totalizando 0,5 hectare (5000 m²). Como as partes alagáveis do Parque são restritas e descontínuas, foram alocados 3 grupos de 16, 18 e 16 parcelas contíguas (Figura 5). Na área não alagável foram demarcadas 100 parcelas de 100 m² (10 m x 10 m) totalizando 1 hectare. Destas parcelas, 50 foram alocadas contiguamente formando um retângulo de 50 m x 100 m (ANA1). As 50 parcelas restantes (ANA2) foram distribuídas seguindo o esquema de alocação de parcelas da área alagável (Figura 5). Analisou-se as três áreas separadamente. Desta forma foi possível comparar se os modelos de distribuição de parcelas forneceram resultados discrepantes e verificar se o comportamento da espécie era mais semelhante entre ANA1 e ANA2 do que entre ANA e AA.

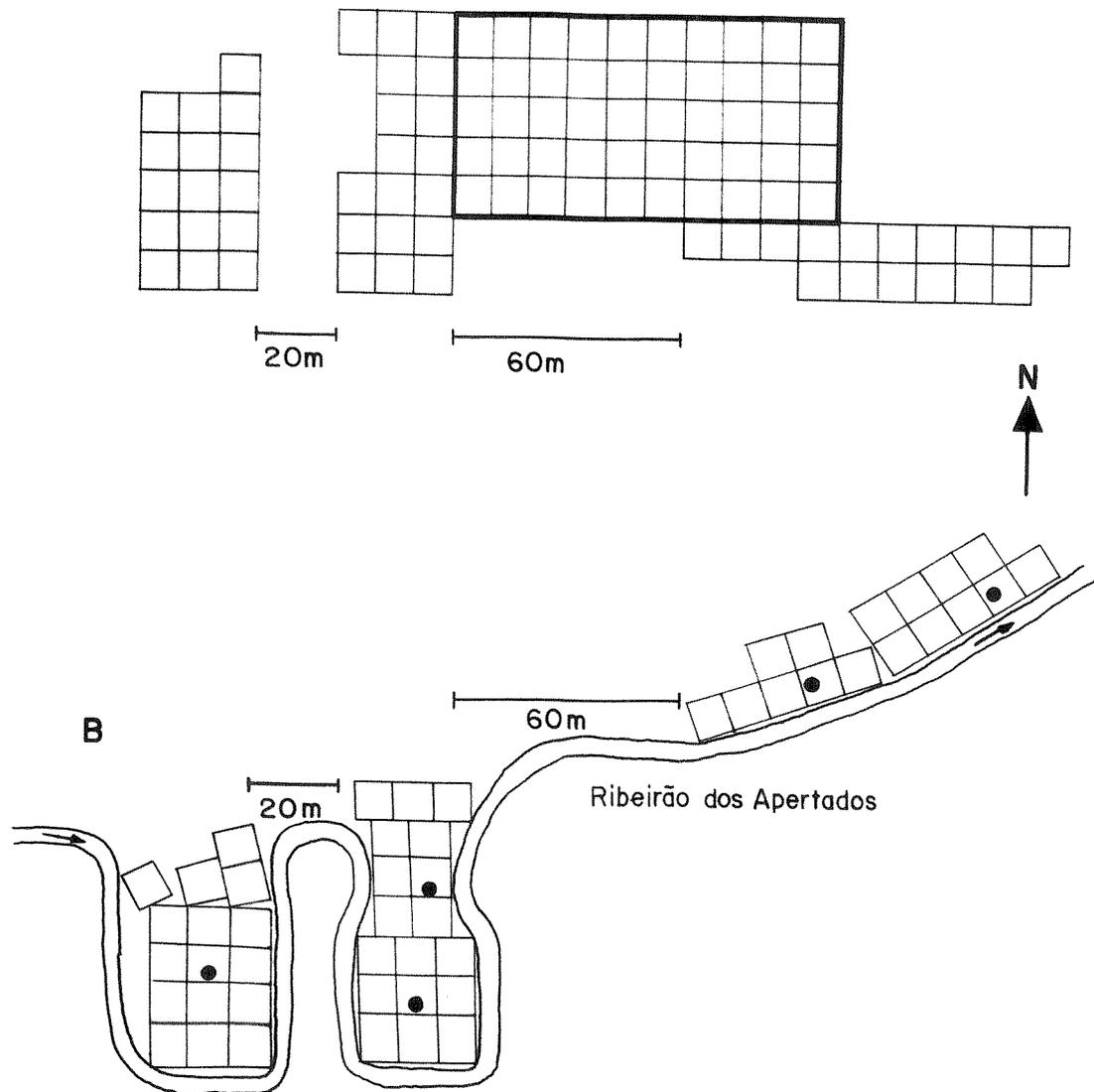


Figura 5. Esquema de distribuição das parcelas nas áreas de estudo do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área não alagável 1 (retângulo destacado por linhas mais escuras) e área não alagável 2 (demais parcelas). B: área alagável (grupos de parcelas às margens do ribeirão dos Apertados - os pontos indicam os piezômetros).

Referências bibliográficas

- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-771.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Algunos aspectos importantes en el estudio de la demografía de plantas en los bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1):205-206.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1):41-54.
- Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140:261-286.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In *Dynamics of populations*. P.J. Den Boer & G.R. Gradwell (eds.). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. pp.298-312.
- Dias, M.C; Vieira A.O.S.; Nakagima, J.N.; Pimenta, J.A. & Lobo, P.C. 1998. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 4. Fazenda Batavo, município de Tibagi, Pr. *Revista brasileira de Botânica* (aceito)
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- IPARDES. 1982. Estudos para a formulação de políticas de desenvolvimento do setor florestal. v I. Instituto Paranaense de Desenvolvimento Econômico e Social, Curitiba.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- Joly, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In *Plant life under oxygen deprivation*. M.B. Jackson, D.D. Daves & H. Lambers (eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 23-34.
- Kageyama, P.Y. 1987. Conservação "in situ" de recursos genéticos de plantas. *IPEF* 35:7-37.
- Krebs, C.J. 1972. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, New York.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México.

- Lima, W.P. 1989. Função hidrológica da mata ciliar. In Simpósio sobre mata ciliar. L.M. Barbosa (ed.). Fundação Cargill, Campinas. pp. 25-42.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa. p. 323.
- Maack, R. 1968. Geografia física do Estado do Paraná. BADEP/UFPR/IBPT, Curitiba.
- Mantovani, W. 1989. Dinâmica de populações. In Simpósio sobre mata ciliar. L.M. Barbosa (ed.). Fundação Cargill, Campinas. pp. 120-129.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50:163-173.
- Nakagima, J.N., Soares-Silva, L.H., Medri, M.E., Goldenberg, R. & Correa, G.T. 1996. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 6. Fazenda Monte Alegre, município de Telêmaco Borba, Pr. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39:933-948.
- Reichardt, K. 1989. Relações água-solo-planta em mata ciliar. In Simpósio sobre mata ciliar. L.M. Barbosa (ed.). Fundação Cargill, Campinas. pp. 20-24.
- Reitz, R. 1968. Sapotáceas. In *Flora Catarinense*. R. Reitz (ed.). Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí.
- Santos, F.A.M. 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Silva, S.M., Silva, F.C., Vieira, A.O.S., Nakagima, J.N., Pimenta J.A. & Colli, S. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 2. Várzea do rio Bitumirim, município de Ipiranga, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:192-198.
- Silva, F.C., Fonseca, E.P., Soares-Silva, L.H., Muller, C. & Bianchini, E. 1995. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 3. Fazenda Bom Sucesso, município de Sapopema, Pr. *Acta Botanica Brasilica* 9:289-302.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Soares-Silva, L.H. & Barroso, G.M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina-PR, Brasil. In *Anais do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Campinas. pp. 101-112.
- Soares-Silva, L.H., Bianchini, E., Fonseca, E.P., Dias, M.C., Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Ibiporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.

- Van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- Vieira, A.O.S., Dias, M.C., Silva, S.M., Colli, S. & Marques, M.C.M. 1998. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 5. Fazenda Barra Grande, município de Tibagi, Pr. *Revista brasileira de Botânica* (aceito).
- Watkinson, A.R. 1986. Plant population dynamics. In *Plant ecology*. M.J. Crawley (ed.). Blackwell Scientific Publications, London. pp.137-184.

Capítulo 1

**Varição espacial e temporal na cobertura do dossel do Parque Estadual Mata dos Godoy,
Londrina, PR.**

RESUMO - Florestas podem ser consideradas um mosaico de manchas de vegetação em diferentes estádios sucessionais. Variações espaciais e temporais no grau de cobertura do dossel foram comparadas em sítios esporadicamente alagáveis e não alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W), região Sul do Brasil. As leituras foram realizadas sazonalmente, em parcelas de 100 m², com um densiômetro esférico, da primavera de 1995 até o inverno de 1996. A área alagável apresentou maior variação espacial e temporal na cobertura do dossel do que as áreas não alagáveis, indicando ser mais aberta e mais iluminada. Esta maior heterogeneidade da área alagável pode ser devido a características estruturais do dossel (maior espaçamento entre indivíduos arbóreos, dossel mais baixo e menos estratificado), distúrbios naturais mais freqüentes e maior grau de decíduidade. Estas causas parecem estar de alguma forma relacionadas à presença do rio e ao alagamento e suas conseqüências.

ABSTRACT - Forests may be considered a mosaic of vegetation patches at different succeeding stages. Spatial and temporal variations in the degree of the canopy cover were compared at sites, some of which flooded sporadically in the Mata dos Godoy State Park (23°27'S, 51°15'W) South Brazil. The readings were taken seasonally in 100²m plots using a spheric densiometer from spring 1995 to winter 1996. The flood area had a greater spatial and temporal variation in the canopy cover than the unflooded areas, which indicates that it is more open and lighter. The greater heterogeneity in the flood area may be due to structural characteristics in the canopy (greater spacing between individual trees, lower canopy and less stratified canopy), more frequent natural disturbances and a greater degree of deciduity. These causes seem to be related in some way to the presence of the river and flooding and their consequences.

Key words - canopy, flooding, seasonality, spatial heterogeneity, structural heterogeneity, tropical forest

Introdução

As florestas podem ser consideradas um mosaico de manchas de vegetação em diferentes estádios sucessionais (Martínez-Ramos et al. 1989). Esta variação espacial e temporal da estrutura florestal é produto da queda de ramos e árvores que formam clareiras no dossel e geram heterogeneidade no ambiente (Denslow 1980, Martínez-Ramos 1985). Independente do regime de perturbação, as florestas tropicais apresentam um dossel heterogêneo com variações contínuas de luminosidade entre o que é chamado de "clareira" e "não clareira" (Lieberman et al. 1989).

A frequência com que ocorrem os distúrbios naturais numa floresta, pode variar entre locais. A formação de grandes clareiras produzidas pela queda de árvores pode ser mais abundante na margem de rios e em solos rochosos e inclinados, em razão da inundação, superficialidade do sistema de raízes e do vento (Gomez-Pompa & Vázquez-Yanes 1985). No entanto, a frequência espacial de pequenas clareiras, produzidas pela queda de ramos e lianas, é muito maior que a das grandes clareiras (Martínez-Ramos 1985).

Apesar da alta pluviosidade anual, muitas florestas tropicais apresentam um período seco em razão da redução sazonal das chuvas (Richards 1952). Neste período elas são decíduas, pelo menos parcialmente, e suas árvores apresentam, com frequência, maior brotamento no início do período chuvoso (Mulkey et al. 1996). A radiação medida a um metro do solo no subosque de uma floresta decídua do México, na estação úmida, foi nove vezes menor que na estação seca (Lerdau et al. 1992). Estas variações temporais na radiação, possivelmente, também ocorram em florestas semidecíduas, o que pode aumentar ainda mais sua heterogeneidade espacial. Estas variações temporais e espaciais podem influenciar na regeneração das espécies. Uma das possíveis explicações, para a ocorrência de juvenis de espécies pioneiras no subosque florestal, pode ser a deciduidade das espécies do dossel (Hubbell & Foster 1987). No entanto, poucos dados estão disponíveis na literatura sobre mudanças na luminosidade do subosque em florestas tropicais decíduas (Bellingham et al. 1996) e semidecíduas.

Variações na luminosidade provocam também mudanças na temperatura, disponibilidade de nutrientes e outras propriedades do ambiente que podem influenciar a dinâmica das populações de árvores sob diferentes escalas espacial e temporal (Spies & Franklin 1989, Whitmore 1989). Desse modo, estudos focalizando fatores como a luz e a temperatura são importantes para avançar o conhecimento sobre estrutura e dinâmica das florestas e maior entendimento da regeneração natural (Denslow & Hartshorn 1994).

A floresta estacional semidecidual que cobria toda a região Norte do Estado do Paraná, Sul do Brasil, foi intensamente devastada restando, atualmente, apenas alguns remanescentes. O Parque Estadual Mata dos Godoy, um destes remanescentes, apresenta grande diversidade de ambientes, comparando-se a porção norte (espigão) com a porção sul (fundo de vale) onde existem partes alagáveis. Além disso, esta floresta perde grande quantidade de folhas durante o inverno, que parece não ser de forma homogênea para todo o Parque. Este estudo compara o grau de cobertura do dossel em diferentes áreas amostrais do Parque ao longo do ano, visando responder às seguintes questões:

- O grau de cobertura do dossel varia dentro e entre as áreas alagável e não alagável do Parque?
- O grau de deciduidade é o mesmo entre as áreas alagável e não alagável?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy ($23^{\circ}27' S$ e $51^{\circ}15' W$), Londrina (PR), o qual é cortado pelo Trópico de Capricórnio e possui uma área de 680 hectares, em ótimas condições de preservação. O relevo é uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declives moderados na parte sul. As encostas destas colinas podem atingir o ribeirão dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou podem terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30 m de largura, as quais estão sujeitas a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

O grau de cobertura do dossel foi amostrado em duas áreas do Parque, uma sujeita ao alagamento e outra não. A área alagável (AA), com uma altitude de aproximadamente 500 m, localiza-se às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano e a não alagável (ANA) está na região norte do Parque (espigão) com cerca de 600 m de altitude, distando cerca de 2 km do ribeirão (Figura 1 da introdução geral).

Para avaliar as variações no índice de cobertura florestal dentro e entre as áreas amostrais, demarcou-se na AA 50 parcelas de 100 m^2 (10 m x 10 m), totalizando 5000 m^2 (0,5 ha). Como as partes alagáveis do Parque são restritas e descontínuas, foram alocados 3 grupos, 2 com 16 e 1 com 18 parcelas contíguas. Na ANA demarcou-se 100 parcelas de 100 m^2 (10 m x 10 m) totalizando 1ha. Destas parcelas, 50 foram alocadas contiguamente, formando um retângulo de 50 m x 100 m (ANA1). As outras 50 (ANA2) foram distribuídas seguindo o esquema de alocação de parcelas da AA (Figura 5 da introdução geral).

Com a finalidade de comparar o grau de cobertura entre estações do ano, foram feitas medições simultâneas do índice de cobertura nas três áreas amostrais e nas quatro estações, possibilitando observar variações temporais entre e dentro das áreas amostrais. As três áreas foram analisadas separadamente, sendo possível verificar se a forma de distribuição das parcelas influenciou nos resultados, e se ANA1 e ANA2 apresentaram maior homogeneidade na cobertura do dossel quando comparadas com a AA.

Os índices de cobertura foram avaliados da seguinte forma: no centro de cada parcela de 10 m x 10 m, foram efetuadas 4 medidas do índice de cobertura, sendo cada uma delas voltada para um dos diferentes vértices da parcela, de modo a possibilitar uma avaliação aproximada de cada quadrante, perfazendo um total de 200 quadrantes para cada área amostral. Os índices de cobertura foram obtidos utilizando-se um densiômetro de cobertura esférico (Lemmon 1956), com medidas feitas à altura do peito.

Resultados

A área alagável apresentou menor cobertura e maior variação espacial que as áreas não alagáveis (Figura 1). Calculando-se o índice médio de cobertura entre as quatro estações, verificou-se que 47% dos quadrantes analisados na AA apresentaram cobertura maior que 90%, enquanto que na ANA1 e ANA2, 70,5% e 72,5% dos quadrantes, respectivamente, possuíam cobertura superior a 90% (Figura 1). De maneira geral, a variação na cobertura do dossel ocorreu em uma escala espacial menor dentro das parcelas (quadrantes), principalmente na AA (Figura 1).

A área alagável do Parque apresentou, em geral, índices de cobertura inferiores aos das áreas não alagáveis, demonstrando ser mais aberta e conseqüentemente, mais iluminada. Entre as áreas não alagáveis os índices de cobertura foram semelhantes (Figura 2). O dossel florestal apresentou-se mais aberto no inverno, confirmando sua semidecuidade. A partir de setembro, com o aumento da precipitação (Figura 2 da introdução geral), a vegetação começa a rebrotar e o dossel da floresta torna-se mais fechado na primavera-verão (Figura 2).

A maioria dos quadrantes apresentou índices de cobertura acima de 90% na primavera, verão e outono, para as três áreas amostradas (Figura 3A-C). Entretanto, na área AA um maior número de quadrantes apresentou um índice de cobertura inferior a 90%. No inverno, cerca de 37% dos quadrantes da AA apresentaram um índice de cobertura inferior a 80% e em apenas cerca de 7% deles o índice foi superior a 90%. Nas áreas não alagáveis, 9% (ANA1) e 16% (ANA2) dos quadrantes, apresentaram menos de 80% de cobertura, enquanto que em cerca de 35% deles, o índice foi superior a 90% para ambas as áreas amostradas (Figura 3D). Os resultados indicam que a área AA possui o dossel florestal mais aberto do que as ANAs.

A relação entre os índices de cobertura do verão e do inverno foi positiva e significativa para as três áreas amostradas (Figura 4), indicando que, em geral, os quadrantes com maior luminosidade foram os mesmos no verão e no inverno. Entretanto, os pontos foram mais dispersos na área alagável, mostrando que em alguns quadrantes, o índice de cobertura foi alto no verão e bastante baixo no inverno, sugerindo a presença de árvores total ou parcialmente decíduas, nestes pontos (Figura 4A-C). Isto está de acordo com a maior diferença na cobertura do dossel entre verão e inverno apresentado pela AA. Além disso, a maior dispersão dos pontos mostra a alta heterogeneidade no grau de variação da cobertura nos sítios da AA ao longo do ano.

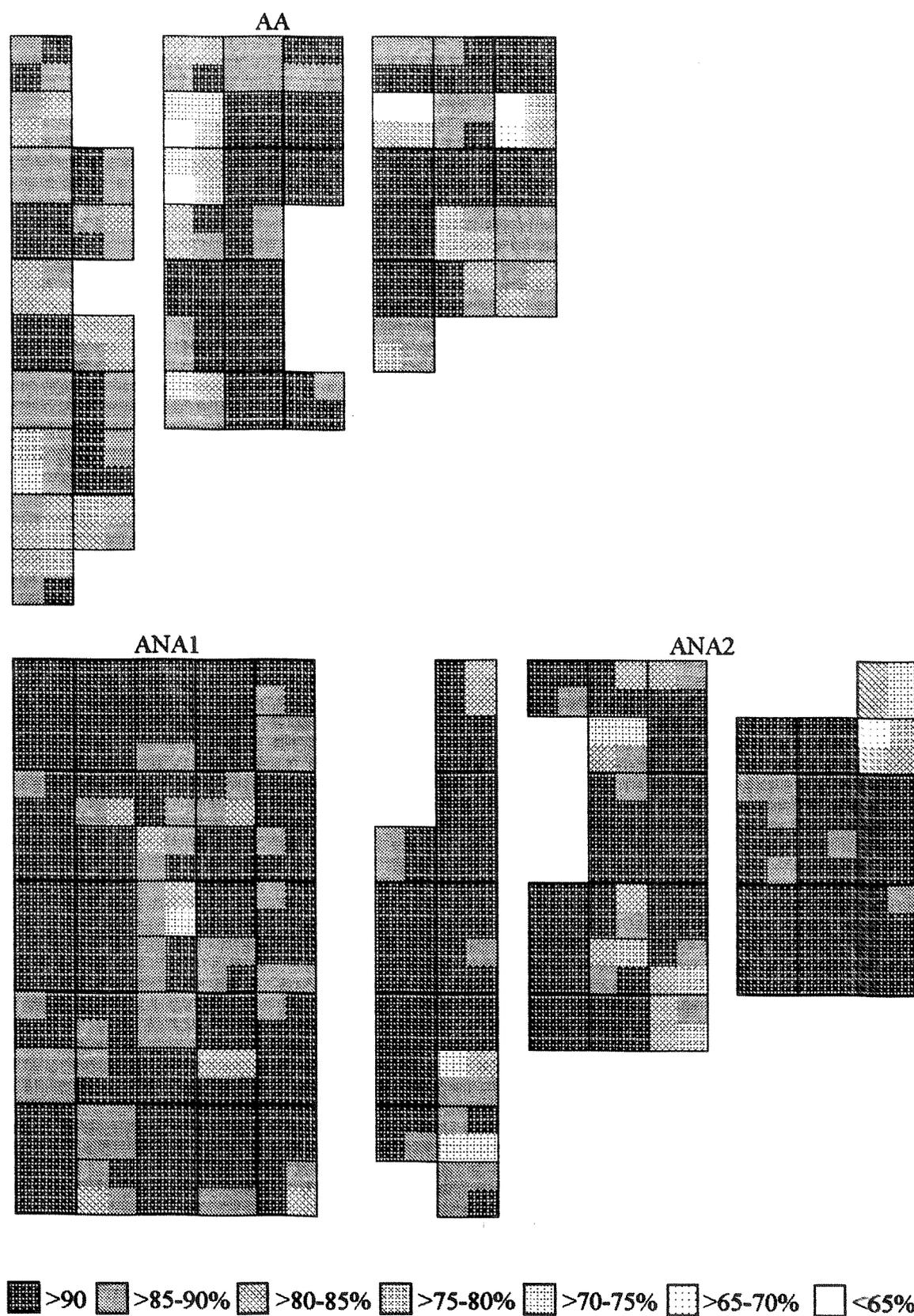


Figura 1. Índice de cobertura dos quadrantes de cada parcela (10 m x 10 m) da área alagável (AA) e não alagáveis (ANA1 e ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr. O índice representa a média das leituras nas quatro estações.

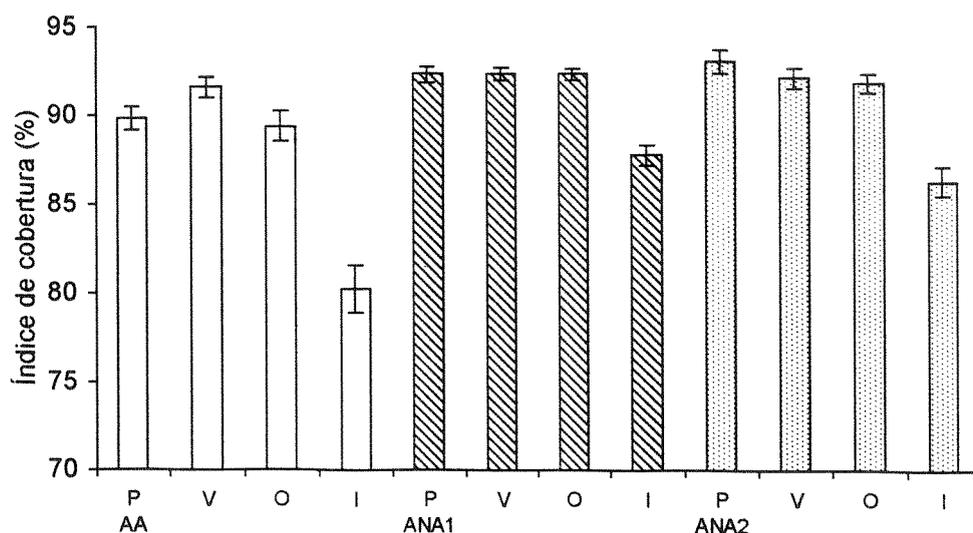


Figura 2. Índice de cobertura médio, para as quatro estações do ano, das áreas alagável (AA) e não alagáveis (ANA1 e ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. As barras verticais indicam o erro padrão. P - primavera, V - verão, O - outono, I - inverno.

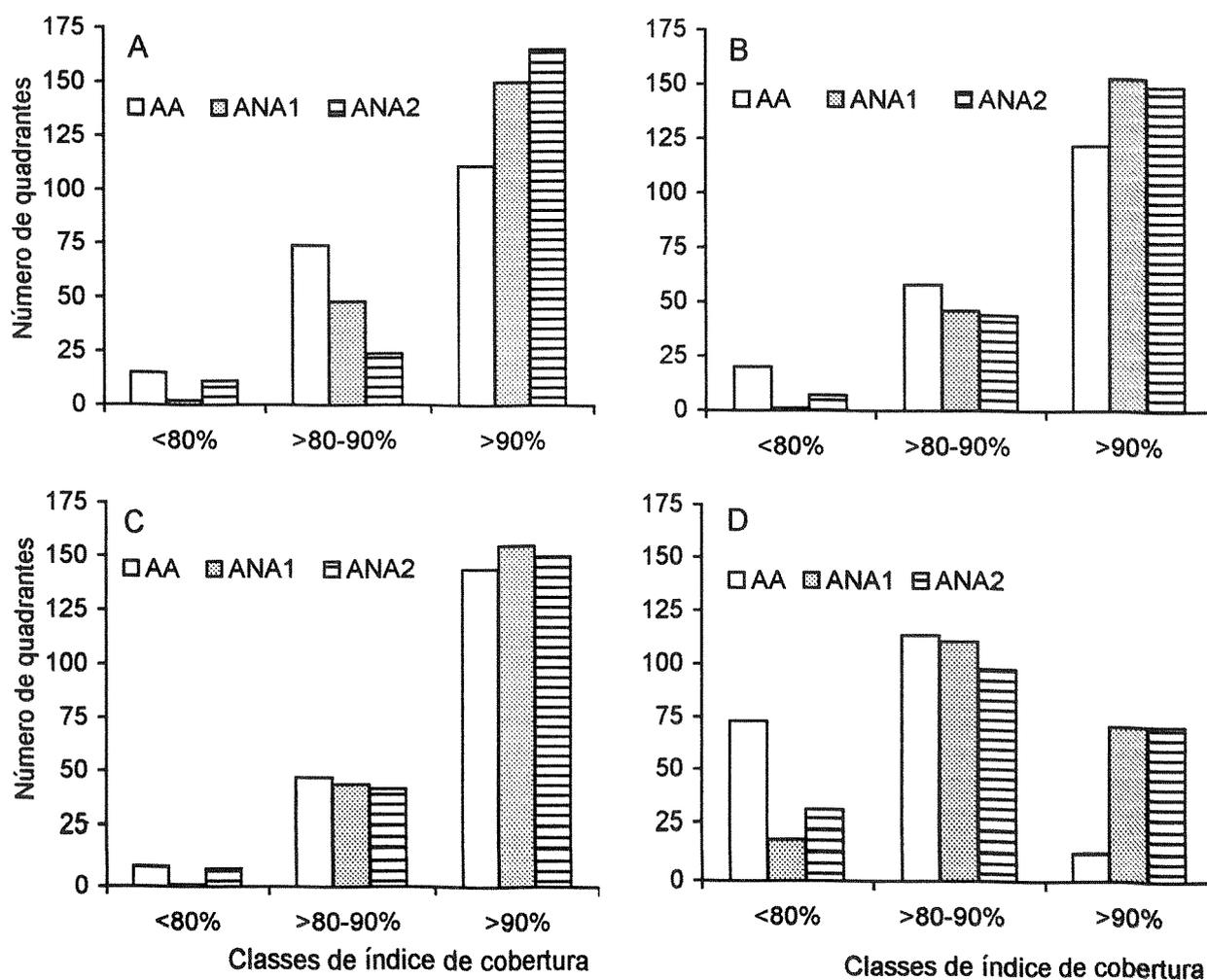


Figura 3. Número de quadrantes por classe de índice de cobertura do dossel, em cada estação, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - primavera; B - verão; C - outono; D - inverno.

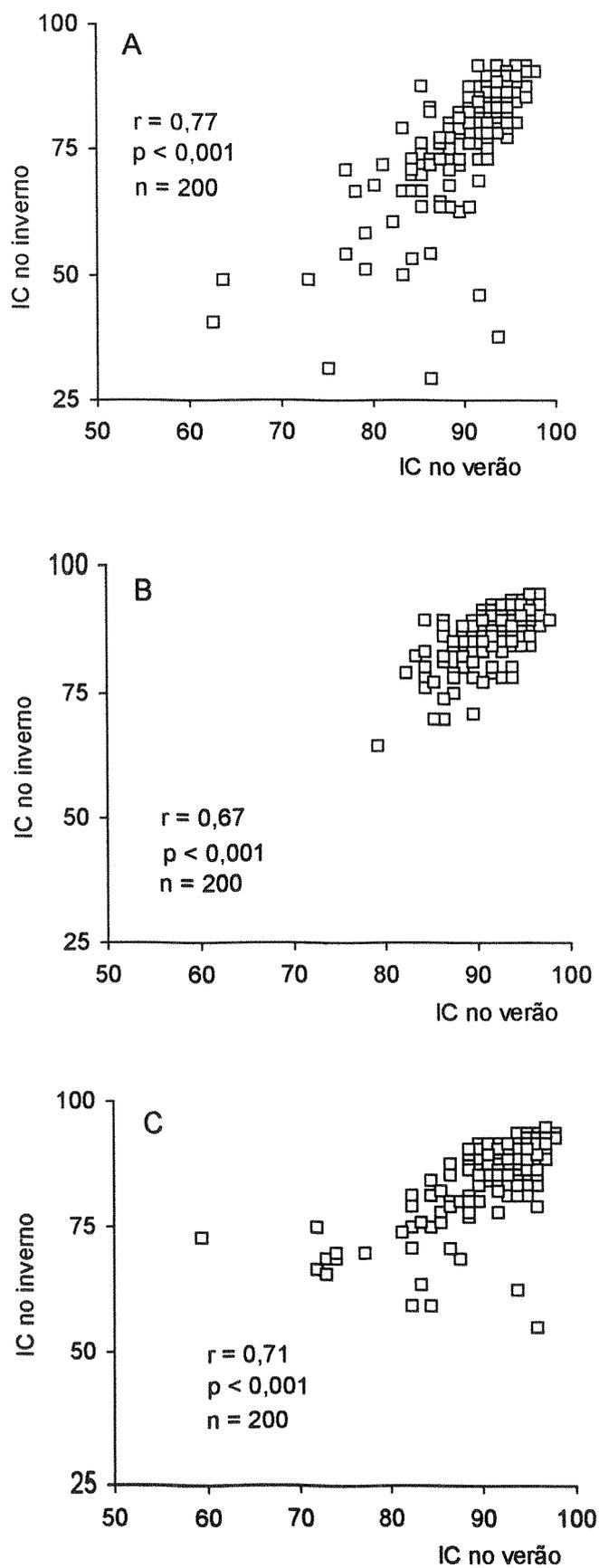


Figura 4. Correlação dos índices de cobertura do dossel no verão e no inverno para as três áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A-área alagável; B-área não alagável 1; C-área não alagável 2.

Discussão

A área alagável apresentou maior heterogeneidade espacial e temporal do que as áreas não alagáveis. Quais seriam as causas desta maior heterogeneidade?

O dossel florestal pode variar quanto a composição de espécies, a altura em relação ao solo, bem como em espessura e densidade foliar (Lieberman et al 1989). A agregação de copas no dossel depende da distribuição espacial dos indivíduos e da formação de clareiras (Smith et al 1989). Portanto, o arranjo espacial das plantas, a arquitetura de suas copas e a sua área foliar vão determinar a penetração de luz através do dossel florestal.

A diversidade é menor em áreas sujeitas à inundação (Joly 1991) e os alagamentos podem influenciar a composição de árvores do dossel (Mori & Becker 1991), bem como impedir o estabelecimento de uma cobertura arbórea contínua (Denslow & Hartshorn 1994). Além disto, nestes ambientes as raízes são mais superficiais e os solos são mais instáveis durante a inundação (Martínez-Ramos 1985), o que amplia a possibilidade de danos (tombamento, quebra ou morte) nos indivíduos e limita o crescimento em altura de outros. No Parque Estadual Mata dos Godoy, Silveira (1993) observou marcante diferença na composição de espécies entre a área aluvial (AIII) às margens do ribeirão dos Apertados e a área florestal no alto da vertente (AI). Apenas sete espécies foram comuns entre as áreas, enquanto que 31 espécies ocorreram apenas na AI e 20 espécies apenas na AIII. Além disto, o dossel da AIII apresentou-se mais descontínuo que o dossel da AI (Silveira 1993). No presente trabalho, não se observou estratificação definida no Parque. No entanto, as árvores que compõem o dossel florestal da área AA tendem a ser mais espaçadas, a maioria com as copas entre 8 e 12 m e raramente se observa indivíduos emergentes (>15 m). Em contraste, nas ANAs se observa frequentemente indivíduos emergentes (>25 m), o dossel é mais alto (10 a 18 m), sendo possível verificar um estrato mais baixo (5 a 8 m). Estas características estruturais do dossel, provavelmente impostas pelo alagamento, respondem em parte pelas diferenças no índice de cobertura entre as áreas.

Durante o estudo foi observado a quebra de ramos e de parte da copa de alguns indivíduos, principalmente na área alagável. Provavelmente a ação do vento, em razão da calha do ribeirão, seja a responsável pela maior ocorrência de perturbação no dossel florestal desta área. A frequência de distúrbios no dossel contribui para a variação da cobertura dentro das áreas e entre elas, sendo que quanto maior esta frequência (AA), maior a heterogeneidade da cobertura arbórea.

A variação sazonal no índice de cobertura do dossel das áreas amostradas está relacionada ao grau de deciduidade destas áreas. A área alagável apresentou maior deciduidade porque possui

um número proporcionalmente maior de espécies total ou parcialmente decíduas e ou estas espécies apresentam maior densidade de indivíduos, por serem tolerantes aos alagamentos esporádicos.

É possível também que determinadas espécies que ocorram em ambas as áreas possam perder mais folhas na AA que na ANA. Isto pode estar relacionado ao “status” de água da planta (Reich 1995). Possivelmente, em razão de ser mais aberta, a AA apresenta uma atmosfera mais seca e, conseqüentemente, maior demanda transpiratória das plantas. Além disto, durante o período de menor precipitação, a parte superficial do solo da AA, onde encontra-se a maioria das raízes absorventes das plantas, torna-se ressecada e compactada. Se a absorção de água do solo não for suficiente para compensar a corrente transpiratória, isto poderá acarretar a abscisão de folhas em algumas espécies, principalmente naquelas que não têm acesso a água mais profunda no solo. A abscisão das folhas também pode estar relacionada a alterações nos níveis hormonais, como por exemplo aumento nos níveis de ácido abscísico, em decorrência da redução na absorção de água pelas raízes superficiais.

Esta maior deciduidade da área alagável pode também estar relacionada ao custo de produção e manutenção de folhas (Kikuzawa 1991). Em um ambiente mais iluminado e sob condições desfavoráveis, as folhas velhas podem sofrer abscisão em razão da senescência (ciclo de vida foliar) e serem substituídas por novas folhas, mais eficientes fotossinteticamente, quando as condições do ambiente voltarem a ser favoráveis. Em um ambiente mais sombreado, o custo de produção de novas folhas pode ser limitante e a deciduidade pode estar limitada aos indivíduos mais iluminados do dossel superior e emergentes.

A luz solar decai exponencialmente à medida que atravessa o dossel (Mulkey et al 1996), sendo que o nível de luz que alcança o subosque é apenas 1 a 2% da luz solar incidente (Chazdon & Fetcher 1984). As clareiras pequenas e os espaços existentes nas folhagens são atravessados por feixes de luz que enriquecem a energia quântica do subosque (Martínez-Ramos 1985) o que pode afetar a performance de plântulas e plantas jovens nestes ambientes (Clark 1990).

Em resumo, a área alagável apresentou maior variação no índice de cobertura comparada às áreas não alagáveis em razão de características próprias do dossel, de distúrbios naturais mais freqüentes e do maior grau de deciduidade. Todas estas causas parecem estar de alguma forma relacionadas à presença do rio e ao alagamento e suas conseqüências. Isto pode ter importantes implicações na dinâmica das populações presentes nesta área. Estudos avaliando a influência da luz e do alagamento sobre populações presentes em ambas as áreas amostrais seriam fundamentais para a compreensão do complexo funcionamento destas comunidades.

Referências bibliográficas

- Bellingham, P.J., Tanner, E.V.J., Rich, P.M. & Goodland, T.C.R. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after a hurricane. *Journal of Tropical Ecology* 12:699-722.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. In *Reproductive ecology of tropical forest plants*. K.S. Bawa & M. Hadley (eds.). UNESCO / The Parthenon Publ., Paris. pp. 291-315.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain-forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J.L. & Hartshorn, G.S. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. I. McDade & A. Lucinda (eds.). The University of Chicago Press, Chicago. pp.120-127.
- Gomez-Pompa, A. & Vázquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la regeneracion de selvas en regiones calido-humedas de Mexico. In *Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, Mexico*. A. Gomez-Pompa & S. R. Amo (eds.). Editorial Alhambra Mexicana, Mexico. pp. 1-25.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1):7-22.
- Joly, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In *Plant life under oxygen deprivation*. M.B. Jackson, D.D. Daves & H. Lambers (eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 23-34.
- Kikuzawa, K. 1991. A cost - benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138:1250-1263.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2:314-320.
- Lerdau, M.T., Holbrook, N.M., Mooney, H.A., Rich, P.M. & Whitbeck, J.L. 1992. Seasonal patterns of acid fluctuations and resource storage in the arborescent *Opuntia excelsa* in relation to light availability and size. *Oecologia* 92:166-172.
- Lieberman, M., Lieberman, D. & Peralta, R. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70:550-552.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneracion natural de las selvas altas perennifolias. In *Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, Mexico*. A. Gomez-Pompa & S. R. Amo (eds.). Editorial Alhambra Mexicana, Mexico. pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. & Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70:555-558.

- Mori, S.A. & Becker, P. 1991. Flooding affects survival of Lecythidaceae in terra firme forest near Manaus, Brazil. *Biotropica* 23:87-90.
- Mulkey, S.S., Kitajima, K. & Wright, S.J. 1996. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. *Tree* 11:408-412.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174.
- Richards, P.W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, London.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, PR. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Smith, W.K., Knapp, A.K. & Reiners, W.A. 1989. Penumbral effects on sunlight penetration in plant communities. *Ecology* 70:1603-1609.
- Spies, T.A. & Franklin, J.F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70:543-546.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:1167-1178.

Capítulo 2

**Relações alométricas de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy,
Londrina, PR.**

RESUMO - *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) ocorre em locais esporadicamente inundáveis e não inundáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W), região Sul do Brasil. Foi avaliado se as relações alométricas (altura x diâmetro, altura x número de folhas e altura x altura do fuste) variavam entre os locais. O fator de segurança diminuiu com o aumento em altura dos indivíduos. Não foram observadas diferenças nas relações de altura e diâmetro, entre as áreas amostrais. As relações alométricas indicaram que os investimentos no crescimento em altura e diâmetro foram similares. Entretanto, quando se analisaram apenas os indivíduos adultos, as relações alométricas indicaram maior investimento no crescimento em diâmetro. Os indivíduos da área alagável apresentaram maior número de folhas para uma dada altura, quando comparados aos indivíduos das áreas não alagáveis. A profundidade da copa foi maior para os indivíduos da área alagável. Apesar da maior heterogeneidade da cobertura do dossel na área alagável, não se observaram grandes diferenças na forma dos indivíduos entre as áreas amostrais.

ABSTRACT - *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) is found in sporadically flooded localities and unflooded localities in the Mata dos Godoy State Park (23°27'S, 51°15'W), South Brazil. The allometric relationship (height x diameter, height x number of leaves and total height x shaft height) were assessed to see if there were variations among the localities. The safety factor reduced with the increase in the individuals' height. No differences were found in the height and diameter relationship among the sample areas. The allometric relationships showed that the investments in growth and height and diameter were similar. Nevertheless, when only the individual adults are analyzed, the allometric relationships indicate a greater investment in diameter growth. The individuals in the flood area had a greater number of leaves for a given height, when compared to the individuals in the unflooded areas. The depth of the crown was greater for the individuals in the flood area. In spite of the greater heterogeneity of the canopy cover in the flood area, no great differences were observed in the form of the individuals among the sample areas.

Key words - allometry, *Chrysophyllum gonocarpum*, flooding, Sapotaceae, shape, tropical tree

Introdução

A alometria de árvores tem um substancial efeito sobre a estrutura e a função da floresta (King 1986, 1996). A relação entre altura e diâmetro é importante nos estudos de ecologia florestal e de evolução do hábito arborescente (Rich et al. 1986), sendo a relação alométrica mais estudada.

A luz é o fator primário responsável pela evolução e manutenção da forma de vida arbórea (King 1990b) sendo que a principal função do caule é suportar os órgãos fotossintéticos em um local bem iluminado (Claussen & Maycock 1995). Em florestas, as plantas competem por luz com seus vizinhos e quem ganha ou perde a competição é principalmente determinado por quem sombreia quem (O'Brien et al. 1995), levando as plantas a desenvolverem, evolutivamente, adaptações que aumentem suas habilidades competitivas (King 1981). Por exemplo, árvores que crescem em florestas com dossel fechado tendem a ter copas menores, concentradas na extremidade distal do caule e são estruturalmente mais simples que os indivíduos crescendo em ambientes abertos (O'Brien et al. 1995, observação pessoal).

As florestas tropicais são bastante heterogêneas quanto a cobertura do dossel, inclusive em áreas não perturbadas (capítulo 1). Em pontos menos iluminados, os indivíduos de espécies do dossel (ou subdossel), provavelmente, foram selecionados para usar eficientemente a biomassa para crescer em altura, possibilitando-os alcançar o ambiente altamente iluminado do estrato superior da floresta. Desta forma, os assimilados fotossintéticos são alocados principalmente para o crescimento em altura, ao invés de serem alocados para o crescimento em diâmetro, produção de ramos laterais e folhas (King 1990a, 1996, Hara et al. 1991, Aiba & Kohyama 1996, Sterck & Bongers 1998). Em contraste, nos pontos mais iluminados destas florestas, os indivíduos destas espécies podem alocar maior proporção de assimilados para a expansão da copa, interceptando maior quantidade de luz (King 1996) e no crescimento em diâmetro para reduzir a possibilidade de estresse mecânico da planta em razão do seu próprio peso e do vento (King 1986, 1990b, Sterck & Bongers 1998).

McMahon (1973) estabeleceu o modelo de similaridade elástica que prevê um limite teórico de quebra. Segundo este modelo, se uma árvore for espessa apenas o suficiente para impedir a quebra, o diâmetro basal de seu caule deve equivaler a $3/2$ de sua altura: $D = w * H^{1,5}$, onde D é o diâmetro, H a altura do caule e w uma constante. Dois modelos alternativos de crescimento de árvores são: o modelo de similaridade geométrica (Rich et al. 1986) e o modelo de tensão constante (Dean & Long 1986). De acordo com o modelo de similaridade geométrica, o expoente de equivalência entre altura e diâmetro é igual a 1,0 ($D \propto H$), enquanto que o modelo de tensão constante prevê um expoente de equivalência igual a 2,0 ($D \propto H^2$).

Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) é uma planta semidecídua, esciófita, seletiva higrófila, característica de matas primárias mais desenvolvidas da floresta semidecídua da Bacia do Rio Paraná (Lorenzi 1992) e comum nos fragmentos florestais na região norte do Paraná (Soares-Silva et al. 1992, Silveira 1993). No Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina (PR), o número de indivíduos desta espécie é maior em locais sujeitos a

inundações esporádicas (observação pessoal), os quais apresentam o dossel florestal mais aberto, provavelmente em consequência do alagamento (capítulo 1). O objetivo deste estudo foi comparar as relações alométricas de indivíduos de *C. gonocarpum* em áreas alagáveis e não alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy, visando responder a seguinte questão: Existe diferença na forma dos indivíduos, quando se compara as áreas alagáveis e não alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy ?

Material e métodos

O Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), na região Sul do Brasil, possui uma área florestada de 680 hectares em ótimas condições de preservação. Este remanescente de floresta estacional semidecidual (Silveira 1993), ao norte, ocupa uma planície no alto de uma vertente (espigão), com cerca de 600 m de altitude, e se estende para o sul até as margens do ribeirão dos Apertados, terminando em elevados barrancos ou em uma parte aluvial com cerca de 10-30 m de largura e 500 m de altitude, a qual está sujeita à inundações.

Foram demarcadas três áreas amostrais de 5000 m² cada, sendo uma na parte alagável da porção sul (AA) e as outras duas na porção norte (áreas amostrais não alagáveis - ANA1 e ANA2). Desta forma foi possível verificar se as ANAs eram mais homogêneas entre si, quando comparadas a AA. Nestas áreas, todas as plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* foram amostradas, inclusive plântulas recém-germinadas.

Para os indivíduos com até 1,5 m de comprimento, foram medidos, com auxílio de fita métrica e paquímetro, o comprimento e o diâmetro ao nível do solo (DAS), contando-se também o número de folhas. Para os indivíduos maiores que 1,5 m, utilizando-se de fita métrica, foi medida a circunferência ao nível do solo, sendo posteriormente convertida para DAS ($D = C / \pi$). As alturas destas plantas foram estimadas, utilizando-se um metro duplo de carpinteiro. Para as plantas com altura superior a 4,0 m, consideradas como plantas adultas, mediu-se a altura do fuste (altura da primeira ramificação definitiva), utilizando-se um metro duplo de carpinteiro. Utilizou-se este limite para caracterizar as plantas adultas em razão da presença de estruturas reprodutivas em indivíduos a partir desta altura.

Algumas espécies tropicais apresentaram reduções nos fatores de segurança a medida que cresciam em altura. Quando estas espécies atingiam o dossel, os fatores de segurança aumentavam (Claussen & Maycock 1995). Para verificar se isto ocorria em *C. gonocarpum*, calculou-se o fator de segurança (d/d_{min}) pela razão entre o diâmetro observado e o diâmetro mínimo do caule que a planta deveria apresentar para não se quebrar, segundo a fórmula: $d_{min} = 0,1 * H^{1,5}$ (modelo de

similaridade elástica de McMahon 1973), onde H = altura. Os indivíduos quebrados foram excluídos da análise.

Foram feitas regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) e entre número de folhas e altura (m), no intuito de verificar se existem diferenças na forma dos indivíduos entre as áreas. Antes das análises, todas as variáveis foram log-transformadas (logaritmo na base 10).

Nas comparações entre áreas, as diferenças podem aparecer tanto no coeficiente angular da reta (b) como na constante a . Se o b é diferente, o maior valor apresentará maior incremento de y por incremento de x . Se a inclinação da reta não difere mas o intercepto de y é diferente, os maiores valores de a apresentarão valores de y maiores para qualquer valor de x considerado (Kohyama & Hotta 1990).

As retas foram comparadas utilizando-se análise de covariância (Snedecor & Cochran 1967) e o teste a posteriori de Scheffé, a um nível de significância (α) de 5% (Zar 1984). Quando os valores de b não diferiram, uma inclinação comum foi calculada e novos valores de intercepto para cada reta foram obtidos e testados pelo teste de Scheffé. A análise de covariância e o teste de Scheffé foram feitos por meio do programa ANCOVA31, desenvolvido por Flavio A. M. dos Santos (Departamento de Botânica - UNICAMP).

Os valores de b , obtidos a partir da regressão entre diâmetro e altura para cada área amostral, foram comparados com os coeficientes teóricos, considerando os modelos de similaridade geométrica ($b = 1$) e de estresse ($b = 2$) por meio do teste t (Zar 1984).

A partir da relação entre altura do fuste e altura total estimou-se a profundidade de copa dos indivíduos adultos em cada área amostral, a fim de verificar se a maior luminosidade da área alagável (capítulo 1) influenciou na forma da copa dos indivíduos.

Resultados

O fator de segurança em *Chrysophyllum gonocarpum* diminuiu à medida que os indivíduos aumentaram em altura, sendo que, após 1 metro, esta diminuição foi bem menos acentuada (Figura 1).

As regressões entre diâmetro e altura dos indivíduos de *C. gonocarpum* nas três áreas amostradas foram positivas e significativas ($r^2 = 0,91$ $P < 0,001$) (Figura 2, Tabela 1). Não se observaram diferenças entre as inclinações das retas, nem entre os interceptos em y (equação comum para as três áreas amostrais: $\log D = 0,13 + 0,98 \log H$). Os altos valores de r^2 obtidos para estas regressões, indicam baixa variabilidade na forma dos indivíduos dentro e entre as áreas amostradas.

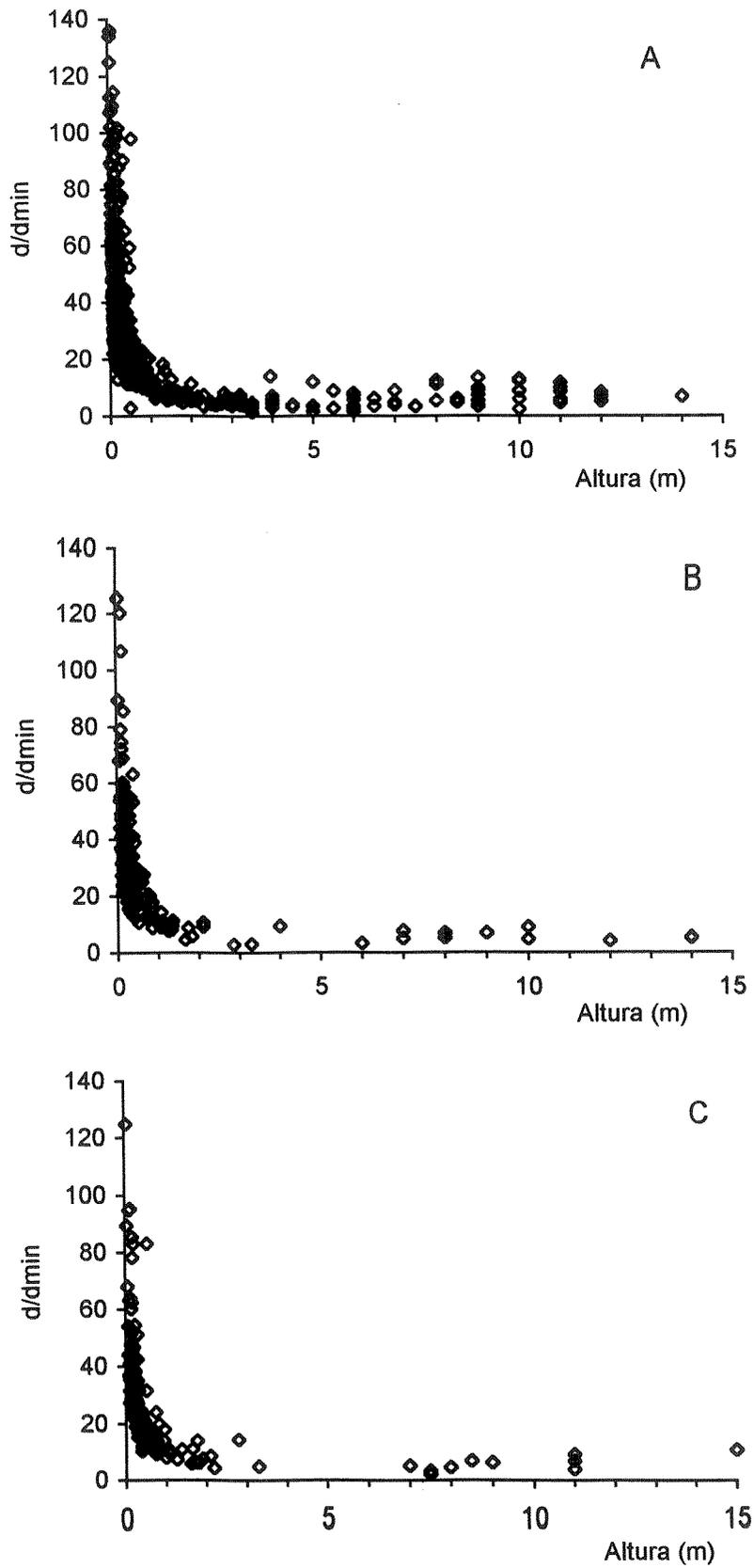


Figura 1. Fator de segurança do diâmetro de caule (d/d_{min}) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A-área alagável ($n = 2487$); B-área não alagável 1 ($n = 287$); C-área não alagável 2 ($n = 186$).

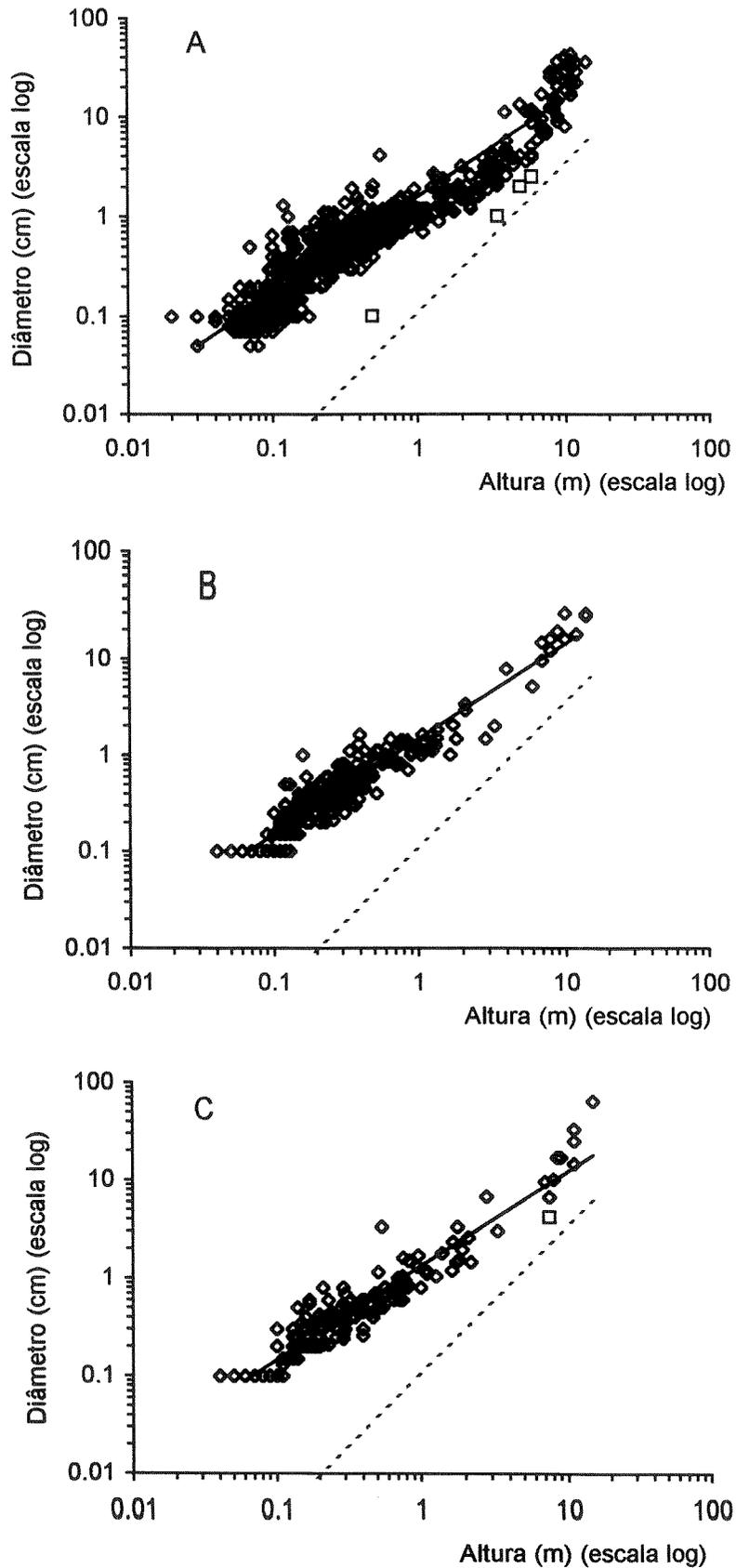


Figura 2. Regressão entre diâmetro e altura de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR ($\log D = a + b \log H$). A linha pontilhada representa o limite teórico de quebra ($D = 0,1 \cdot H^{1,5}$). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 1. A-área alagável; B-área não alagável 1; C-área não alagável 2. Os indivíduos próximos ao limite de quebra são indicados por quadrados em A e C.

Dos quatro indivíduos que se encontravam muito próximos do limite de quebra na área alagável (Figura 2A), após dois anos, um morreu, um se manteve com a mesma relação e dois se afastaram do limite de quebra, uma vez que estes indivíduos cresceram apenas em diâmetro. Em ANA2 (Figura 2C) o indivíduo que se encontrava próximo ao limite de quebra, após dois anos, cresceu apenas em altura, aproximando-se ainda mais deste limite.

O valor de **b** obtido foi menor que 1,0 ($t = 3,64$; $P < 0,001$, $gl = 2974$), indicando que os indivíduos investiram principalmente no crescimento em altura, comparado ao diâmetro, muito embora esta relação esteja muito próxima de 1,0 (modelo de similaridade geométrica).

Tabela 1. Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) de *Chrysophyllum gonocarpum*, para as três áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR ($\log D = a + b \log H$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Scheffé, $P < 0,05$). Para todas as regressões o $r^2 = 0,91$, $P < 0,001$.

Áreas	a	b	N
Área alagável (AA)	0,13	0,98 A	2501
Área não alagável 1 (ANA1)	0,16	0,99 A	288
Área não alagável 2 (ANA2)	0,12	0,96 A	186

a = intercepto em y; b = inclinação da reta; N = tamanho da amostra.

É possível identificar na relação entre diâmetro e altura dos indivíduos em cada área amostral, um grupo de plantas com altura maior que 4,0 m (Figura 2), que caracteriza o grupo dos adultos (potencialmente reprodutivos). Calculando-se a regressão entre altura (m) e diâmetro (cm) apenas para estes indivíduos, constatou-se que estas plantas investiram principalmente no crescimento em diâmetro ($b = 2,27$; $b = 1,55$ e $b = 2,95$ para as áreas amostrais AA, ANA1 e ANA2, respectivamente).

As regressões entre número de folhas e altura dos indivíduos de *C. gonocarpum* menores que 1,5 metros de comprimento, nas três áreas amostradas, foram sempre positivas e significativas (Figura 3, Tabela 2), com a altura explicando 27% a 37% da variação do número de folhas. Nas três áreas amostradas, os indivíduos investiram mais no crescimento em altura que na produção de folhas, embora na AA a produção de folhas tenha sido maior, comparado a ANA1 (Tabela 2). O valor de **a** para a AA foi significativamente maior que o da ANA2 (Tabela 2), indicando que o número de folhas foi sempre maior em AA para qualquer altura considerada. Os valores de r^2 obtidos para estas regressões indicam grande variabilidade na forma dos indivíduos dentro e entre as áreas amostradas, sendo que a variabilidade na forma foi maior na ANA1.

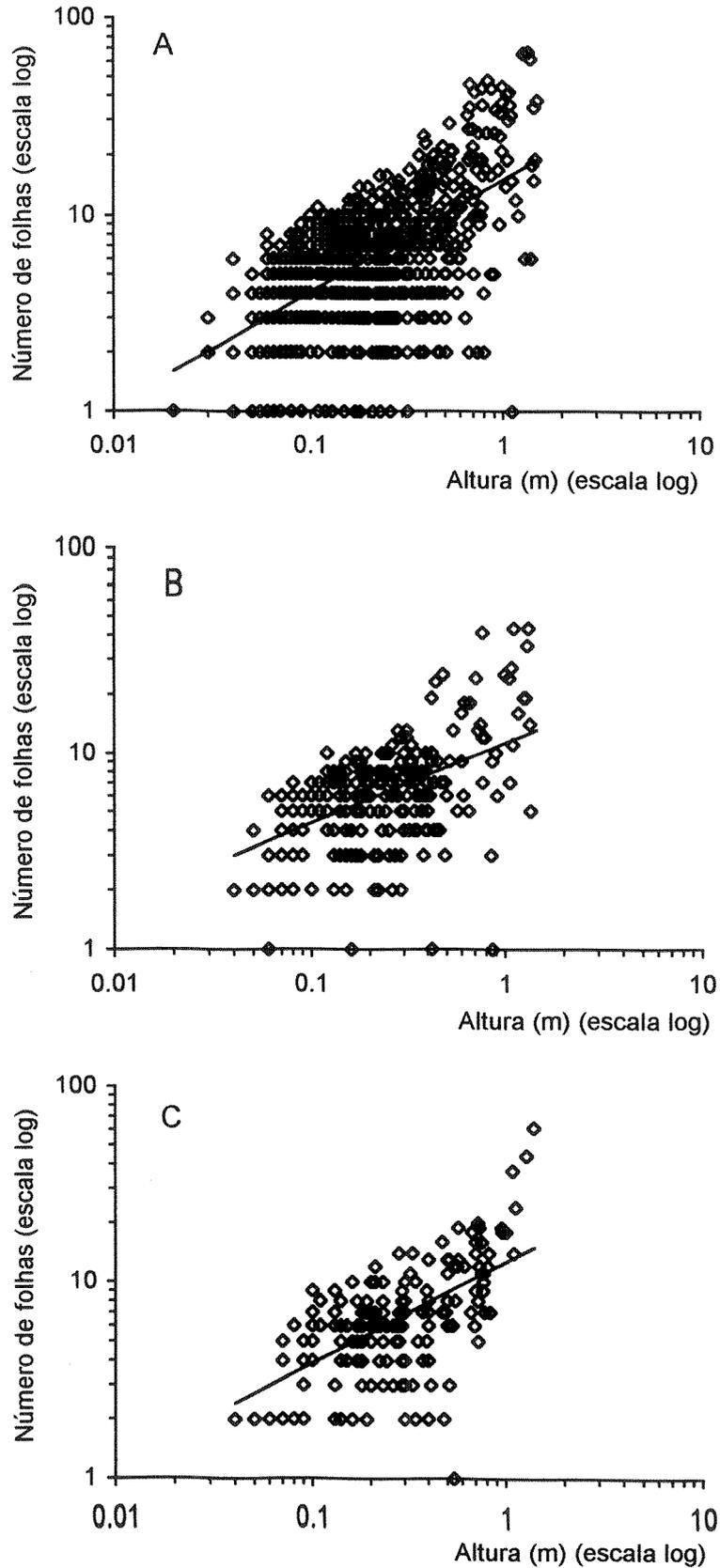


Figura 3. Regressão entre número de folhas e altura de plantas ($\log Fo = a + b \log H$) de *Chrysophyllum gonocarpum* com até 1,5 m de comprimento, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 2. A-área alagável; B-área não alagável 1; C-área não alagável 2.

Os indivíduos da área alagável apresentaram altura média do fuste menor que os das áreas não alagáveis (Figura 4). Em cerca de 38% destes indivíduos a altura do fuste foi menor que $\frac{1}{4}$ da altura total, sendo que em apenas cerca de 11% a altura do fuste foi maior que a metade da altura total (Figura 4). Na ANA1, 82% dos indivíduos apresentaram a altura do fuste maior que a metade da altura total, enquanto que na ANA2 em 60% e 40% dos indivíduos a altura do fuste foi maior que $\frac{1}{4}$ e maior que a metade da altura total, respectivamente (Figura 4). Estes dados indicam que a profundidade de copa foi maior na AA e que os indivíduos tenderam a ser mais ramificados comparados aos das ANAs.

Tabela 2. Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre número de folhas e altura (m) de *Chrysophyllum gonocarpum*, para as três áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR ($\log F_0 = a + b \log H$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Scheffé, $P < 0,05$). Todas as regressões foram significativas a $P < 0,001$.

Áreas	a	b	r ²	N	b comum	estimativa de a
Área alagável (AA)	1,18	0,56 A	0,37	2395	-	-
Área não alagável 1(ANA1)	1,04	0,40 B	0,27	269	0,44	1,06
Área não alagável 2(ANA2)	1,09	0,50 AB	0,34	166		
Área alagável (AA)	1,18	0,56 A	0,37	2395	0,55	1,17 A
Área não alagável 2(ANA2)	1,09	0,50 A	0,34	166		1,12 B

a = intercepto em y; b = inclinação da reta; r² = coeficiente de determinação; N = tamanho da amostra;

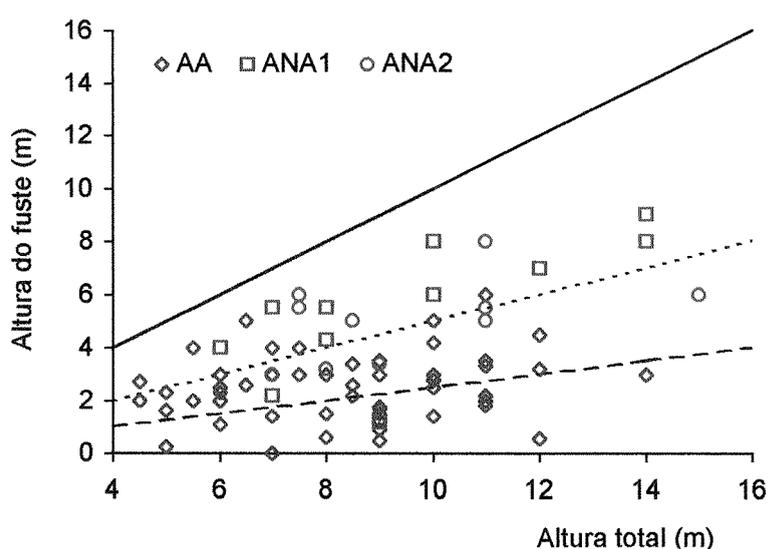


Figura 4. Relação entre altura do fuste (F) e altura total de plantas (H) de *Chrysophyllum gonocarpum* maior que 4,0 m de altura, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Linha sólida indica $F = H$; linha pontilhada indica $F = H / 2$; linha tracejada indica $F = H / 4$.

Discussão

Embora *Chrysophyllum gonocarpum* seja tolerante à sombra (indivíduos de diferentes tamanhos são observados sob dossel fechado), o fato de ser uma espécie do dossel indica que a luz é um fator importante no seu ciclo de vida. Pequenos incrementos na disponibilidade deste fator podem ter marcantes efeitos nesta espécie. No subosque, os indivíduos menores de *C. gonocarpum* (até aproximadamente 1,5 m de comprimento) apresentam o caule principal com nenhuma ou poucas ramificações e, relativamente, poucas folhas. Os indivíduos jovens maiores (1,5 a 4,0 m) apresentam número crescente de ramificações e suas copas são pequenas, esparsas e restritas à parte distal dos caules. As ramificações mais baixas vão sendo eliminadas.

Em ambientes com alta disponibilidade de luz (grandes clareiras), indivíduos jovens de *C. gonocarpum* apresentam copas densas, muito ramificadas e profundas e caules mais espessos quando comparados aos indivíduos do subosque de alturas similares.

Os resultados apresentados para as relações alométricas estão de acordo com a descrição acima. Para as três áreas amostrais, o valor de b (inclinação da reta) obtido na regressão entre altura e diâmetro foi menor que 1,0, indicando maior investimento de biomassa no crescimento em altura. Cerca de 95% ou mais dos indivíduos amostrados em cada área eram plantas jovens (0,05 a 4,0m de altura), para os quais, crescer em altura é essencial. Benefícios potenciais do crescimento em altura incluem melhor exposição das folhas à luz e sombreamento dos competidores (King 1990b). O incremento em altura é promovido por caules mais finos e por copas pequenas, o que requer menor biomassa por unidade de crescimento em altura, embora resulte na redução do fator de segurança (King 1981). Com o incremento em altura dos indivíduos de *C. gonocarpum*, o fator de segurança diminuiu. As plantas pequenas têm maior probabilidade de sofrer danos por queda de fragmentos (ramos, folhas, etc.), justificando a maior margem de segurança das mesmas (King 1996). Os indivíduos de altura intermediária estão menos sujeitos aos danos provocados pela queda de fragmentos, podendo alocar mais recursos no crescimento em altura em busca de maior luminosidade e usar proporcionalmente menos recursos para o crescimento em diâmetro (Claussen & Maycock 1995).

O modelo de similaridade geométrica descreve melhor a relação entre altura e diâmetro do caule de plantas arbóreas jovens (Norberg 1988). Valores menores que 1,0 para esta relação em plantas jovens (até 6,0 m de altura) de espécies do dossel foram encontrados por Kohyama (1987) e King (1990a), estando de acordo com o valor encontrado para *C. gonocarpum*.

As características ambientais do subosque florestal difere daquelas encontradas nos estratos superiores (Claussen & Maycock 1995). Provavelmente por esta razão os indivíduos adultos de *C.*

gonocarpum alteram seu padrão de crescimento passando a alocar maior biomassa para o crescimento em diâmetro ($b > 1,5$), estando de acordo com a observação de King (1990a, 1996). Estes indivíduos, à medida que crescem proporcionalmente mais em diâmetro, se afastam do limite de quebra de McMahon (1973). Algumas plantas de *C. gonocarpum* se mantiveram próximas a este limite, possivelmente porque ainda não atingiram o dossel e continuam a crescer em altura.

A maior heterogeneidade na cobertura do dossel da AA (capítulo 1) não influenciou na relação entre diâmetro e altura dos indivíduos de *C. gonocarpum*. No entanto, as plantas da AA apresentaram maior número de folhas que os indivíduos de alturas similares na ANA1 e ANA2, provavelmente em razão do maior número de microsítios com maior luminosidade na AA (capítulo 1). A maior luminosidade desta área, possivelmente também afetou os adultos pois, em geral, os indivíduos da AA apresentaram copas mais profundas quando comparados aos indivíduos de ANA1 e ANA2. Maior alocação de biomassa para expansão da copa pode permiti-las explorar mais eficientemente os espaços vazios do dossel (King 1996), originados pela queda de ramos e árvores ou em razão da própria estrutura do dossel (capítulo 1).

A seleção natural pode favorecer árvores com um modelo arquitetural que possibilita resistência suficiente aos estresses a que estão expostas e permitem-nas capturar uma ótima quantidade de luz para maximizar suas taxas de crescimento e permanecerem competitivas em relação a seus vizinhos (King 1981, Claussen & Maycock 1995). As espécies florestais primárias podem apresentar estratégia de crescimento consecutivo, sobrevivendo e crescendo lentamente sob sombra, mas podendo crescer mais rapidamente quando ocorrem aberturas no dossel (Shukla & Ramakrishnan 1986). Este parece ser o caso de *C. gonocarpum* e possivelmente de outras espécies primárias do dossel no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Referências bibliográficas

- Aiba, S. & Kohyama, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84:207-218.
- Claussen, J.W. & Maycock, C.R. 1995. Stem allometry in a North Queensland Tropical Rainforest. *Biotropica* 27:421-426.
- Dean, T.J. & Long, J.N. 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58:833-840.
- Hara, T., Kimura, M. & Kikuzawa, K. 1991. Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. mariesii* and *Betula ermanii*. *Journal of Ecology* 79:1085-1098.
- King, D.A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia* 51:351-356.

- King, D.A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* 67:980-990.
- _____. 1990a. Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian forest. *Functional Ecology* 4:27-32.
- _____. 1990b. The adaptive significance of tree height. *American Naturalist* 135:809-828.
- _____. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1:399-404.
- Kohyama, T. & Hotta M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4:515-521.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa. p. 323.
- McMahon, T. 1973. Size and shape in Biology. *Science* 179:1201-1204.
- Norberg, R.A. 1988. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plants parts. *American Naturalist* 131:220-256.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P, Spiro, P., Condit, R. & Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76:1926-1939.
- Rich, P.M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S.R., Palmer, M.W. & Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113:241-246.
- Shukla, R.P. & Ramakrishnan, P.S. 1986. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. *Journal of Ecology* 74:33-46.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Snedecor, G.W. & Cochran, W.G. 1967. *Statistical methods*. Iowa State University Press, Ames.
- Soares-Silva, L.H.; Bianchini, E; Fonseca, E.P.; Dias, M.C.; Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Ibiporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.
- Sterck, F.J. & Bongers, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85:266-272.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Capítulo 3

**Estrutura de tamanho de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos
Godoy, Londrina, PR.**

RESUMO - Neste estudo, avaliou-se a estrutura de tamanho de *Chrysophyllum gonocarpum* em sítios esporadicamente inundáveis e não inundáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), visando determinar se estas estruturas foram estáveis no tempo e no espaço. Na área alagável, observou-se que as estruturas de tamanho não foram estáveis no tempo, principalmente em razão da redução numérica das plântulas. Entretanto, não se verificou diferenças nos valores do coeficiente de Gini entre os levantamentos. As áreas não alagáveis, em geral, apresentaram estruturas de tamanho estáveis. A área alagável diferiu das áreas não alagáveis, principalmente em razão do número proporcionalmente maior de plântulas. Excetuando-se as plântulas, pode-se sugerir que as estruturas de tamanho foram estáveis no tempo e no espaço. Sugere-se que exista uma flutuação temporal no número de indivíduos, relacionado à ocorrência de anos de maior frutificação e de eventos estocásticos que aumentam a mortalidade dos indivíduos menores.

ABSTRACT - This study assessed the size structure of *Chrysophyllum gonocarpum* at sites in the Mata dos Godoy State Park (23°27'S, 51°15'W), some of which were occasionally flooded, to determine if these structures were stable in time and space. It was found in the flood area that the size structures were not stable in time, mainly because of the numerical reduction of the seedlings. However, no differences were found in the Gini coefficient among the surveys. The unflood areas, in general, had stable size structures. The flood area differed from the unflood areas mainly because of the proportionally higher number of seedlings. Apart from the seedlings, it may be suggested that the size structures were stable in time and space. It is suggested that there is a temporal fluctuation in the number of individuals, related to years with greater fructification and of stochastic events which increase the mortality of smaller individuals.

Key words - *Chrysophyllum gonocarpum*, Gini coefficient, population structure, size structure, tropical tree

Introdução

Toda população apresenta estrutura de tamanho, etária, espacial e genética, que estão interrelacionadas de maneira que, alterações em uma delas, promove mudanças nas outras (Hutchings 1986). Informações autoecológicas das espécies podem ser obtidas a partir da distribuição de idades e, alternativamente, a partir de distribuição de tamanhos dos indivíduos, desde que sejam cuidadosamente interpretadas (Harper & White 1974, Harper 1977). Vários

autores têm considerado o tamanho como um bom descritor da aptidão da planta e do comportamento da população (Harper & White 1974, Gatsuk et al. 1980). Para árvores tropicais, quase sempre se descreve a estrutura usando o tamanho (Casillas 1985), porque, além da dificuldade de estimar adequadamente a idade, o tamanho das plantas geralmente tem uma melhor relação com mortalidade e fecundidade, comparado à idade (Gatsuk et al. 1980).

A estrutura de tamanho da população resulta da ação de forças bióticas e abióticas (Hutchings 1986). Entre os fatores abióticos citam-se, por exemplo, a intensidade e a qualidade da luz, a disponibilidade de nutrientes e a textura do solo e, entre as forças bióticas, os processos de competição e de predação por herbívoros e patógenos (Clark & Clark 1987a). Estas forças alteram diferencialmente as probabilidades de sobrevivência e as taxas de crescimento de cada indivíduo originando uma população hierarquizada em relação ao tamanho.

Knight (1975) descreveu cinco padrões de estrutura de tamanho em seu estudo na Ilha de Barro Colorado, Panamá. O padrão mais comum por ele descrito incluía as espécies que apresentavam um grande número de indivíduos nas classes de menor tamanho que diminuía exponencialmente nas classes de tamanho consecutivas (curvas exponenciais negativas). A interpretação dada pelo autor era que estas espécies se reproduziam freqüentemente, mantendo-se na floresta, ou podendo tornar-se mais abundante. Webb et al. (1972) observaram que um lento crescimento inicial dos indivíduos, associado à reprodução freqüente contribuiria para o aparecimento deste padrão. O segundo padrão, descrito por Knight (1975), envolvia as espécies que apresentavam um grande número de indivíduos nas menores classes de tamanho e alguns grandes adultos, e praticamente nenhuma planta nas classes intermediárias de tamanho (curva em forma de U). O autor sugeriu que estas espécies não se reproduziam freqüentemente e dependiam de clareiras para sua regeneração.

Martini (1996), estudando três espécies em uma floresta semidecídua, verificou que a estrutura de tamanho não era estável para duas delas e as interpretações das estruturas de tamanho eram discrepantes em relação aos resultados da dinâmica populacional das espécies. Alguns autores têm sugerido não ser adequado fazer previsões sobre a população baseado apenas na estrutura de tamanho, sendo necessário avaliar também os padrões de mortalidade e crescimento (Henriques & Sousa 1989, Martini 1996).

O Parque Estadual Mata dos Godoy é um dos poucos remanescentes florestais da Bacia do Rio Tibagi, na região norte do Paraná. Este Parque se estende pelas encostas de algumas colinas até à margem do ribeirão dos Apertados, afluente da margem esquerda do rio Tibagi, que em períodos de pluviosidade excessiva, transborda inundando alguns sítios desta floresta (Figuras 1 e 3 da introdução geral). Algumas espécies são abundantes nos sítios inundáveis e nas partes

não alagáveis do Parque, entre elas *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (capítulo 2), uma espécie semidecídua, esciófita, seletiva higrófita (Lorenzi 1992), que é comum nos fragmentos florestais na região norte do Paraná (Soares-Silva et al. 1992, Silveira 1993). Como as condições do ambiente não são estáveis ao longo do ano, principalmente em sítios alagáveis, que tendem a apresentar maior heterogeneidade espacial como consequência do alagamento (capítulo 1), desenvolveu-se o presente estudo objetivando responder às perguntas: A estrutura de tamanho de *C. gonocarpum* é estável no Parque Estadual Mata dos Godoy? Esta estrutura varia entre sítios alagáveis e não alagáveis?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W) localizado no Município de Londrina, PR, região Sul do Brasil, que possui uma área de 680 hectares de floresta estacional semidecidual (Silveira 1993). Nos sítios esporadicamente inundáveis do Parque, com altitude aproximada de 500 m, foi demarcada uma área amostral de 5000 m² (AA) e duas outras áreas amostrais de 5000 m² cada (ANA1 e ANA2) foram demarcadas na porção norte do Parque, no alto da vertente (cerca de 600 m de altitude).

Os indivíduos de *C. gonocarpum* foram divididos em quatro classes de altura, que apresentavam, em geral, uma característica morfológica associada. As classes de altura foram denominadas como: plântula - até 0,15 m de altura e em geral, com cotilédono(s) presente(s); juvenil - mais de 0,15 até 1,5 m de altura e, em geral, com eixo não ramificado; imaturos - mais de 1,5 até 4,0 m de altura e, em geral, com ramificações presentes (organização de copa); adultos - mais de 4 m de altura e, em geral, com estruturas reprodutivas presentes.

Em maio de 1995, mediu-se o comprimento das plântulas e dos juvenis, presentes nestas áreas amostrais (AA, ANA1 e ANA2). A altura dos imaturos e adultos foi estimada utilizando-se um metro duplo de carpinteiro como padrão. Estas áreas foram reamostradas em maio/96 e maio/97 e todos os indivíduos foram remedidos, incluindo-se as plântulas recrutadas no intervalo entre as visitas.

Utilizou-se o teste de Kolmogorov-Smirnov (Siegel 1975) para verificar se as distribuições de tamanho de *Chrysophyllum gonocarpum* nas três áreas amostrais foram estáveis no tempo e no espaço.

Como as estruturas de tamanho podem ser influenciadas pela forma como são divididas as classes de tamanho, calculou-se também os Coeficientes de Gini e as curvas de Lorenz (Weiner & Solbrig 1984) para verificar a desigualdade na distribuição das alturas dos indivíduos em cada

área amostral. Na curva de Lorenz, os indivíduos são ordenados do menor para o maior, sendo a porcentagem cumulativa da variável, cuja desigualdade se quer medir, plotada contra a fração cumulativa da população. Se todos os indivíduos forem iguais em relação a variável considerada, o resultado é uma linha diagonal a partir da origem. Qualquer desigualdade resulta em curva abaixo da diagonal. A área entre a diagonal e a curva obtida é o Coeficiente de Gini (G), que mede a desigualdade de tamanhos (Weiner & Solbrig 1984). Os valores de G foram comparados pelo teste de Bootstrap (ver Weiner & Solbrig 1984). Para o cálculo dos Coeficientes de Gini e as suas comparações pelo teste de Bootstrap utilizou-se o Programa WINGINI, de autoria de Flavio A. M. dos Santos, do Departamento de Botânica - UNICAMP.

Resultados

Na área alagável, observou-se um declínio no número de indivíduos em relação ao aumento nas classes de altura (Figura 1), caracterizando curvas exponenciais negativas. No primeiro levantamento, 80% dos indivíduos encontravam-se na primeira classe (plântulas). Nos levantamentos seguintes observou-se redução no número de indivíduos da primeira classe comparada às outras classes de tamanho, principalmente em maio/97, alterando a forma da curva (Tabela 1). A grande redução no número de plântulas, observada em maio/97, estava relacionada ao alagamento da área (Figura 3 da introdução geral), que provocou a morte de muitos indivíduos

Nas áreas não alagáveis a 2ª classe de altura concentrou o maior número de plantas (Figuras 2 e 3). A partir desta, o número de indivíduos diminuiu exponencialmente, sendo as diferenças mais acentuadas para ANA1. Em relação à 1ª classe, verificou-se redução no número de indivíduos de aproximadamente 50% durante o período de estudo. Pelo teste de Kolmogorov - Smirnov, observou-se que em ANA1 a curva de maio/95 diferiu significativamente daquela de maio/97 (Tabela 1), enquanto para ANA2 não se observou diferenças entre as curvas.

Tabela 1. Teste de Kolmogorov-Smirnov (D) para as curvas de estrutura de tamanho entre os levantamentos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.

		maio/96		maio/97	
		D	P	D	P
Área alagável (AA)	maio/95	0,053	< 0,01	0,230	< 0,01
	maio/96	-	-	0,177	< 0,01
Área não alagável 1 (ANA1)	maio/95	0,108	> 0,05	0,155	< 0,01
	maio/96	-	-	0,046	> 0,05
Área não alagável 2 (ANA2)	maio/95	0,053	> 0,05	0,088	> 0,05
	maio/96	-	-	0,037	> 0,05

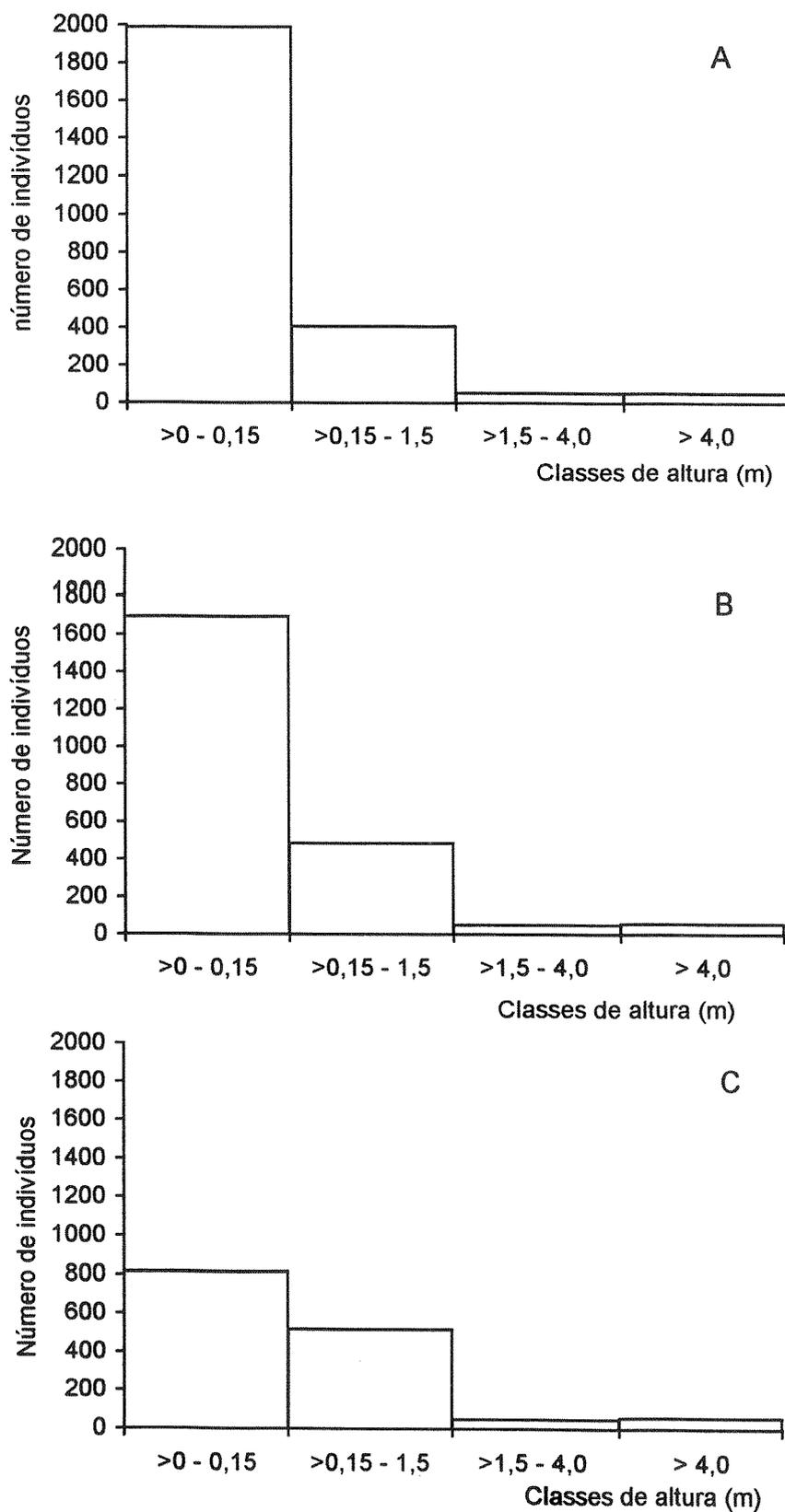


Figura 1. Número de indivíduos em classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral alagável (AA) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - maio/95; B - maio/96; C - maio/97.

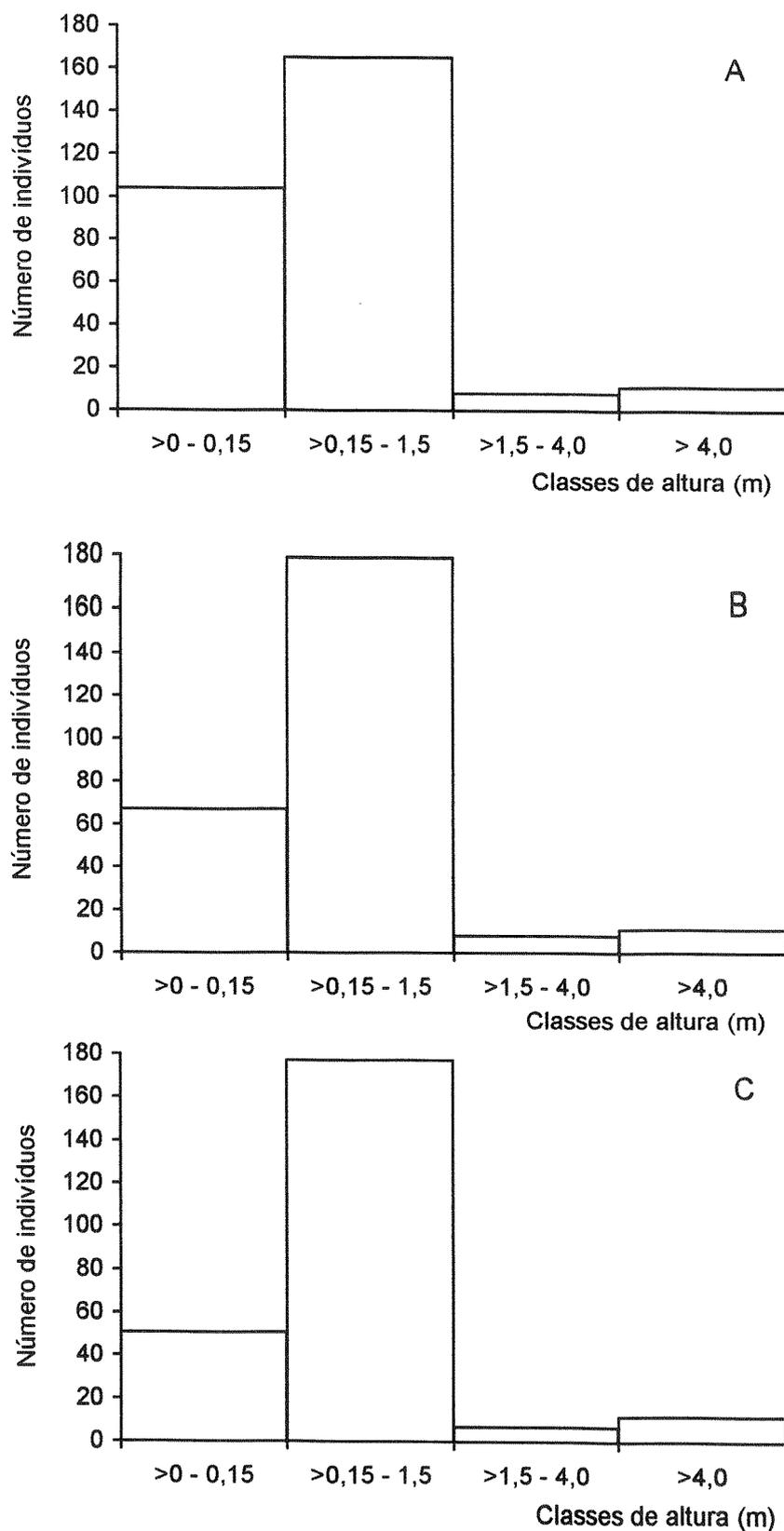


Figura 2. Número de indivíduos em classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável 1 (ANA1) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - maio/95; B - maio/96; C - maio/97.

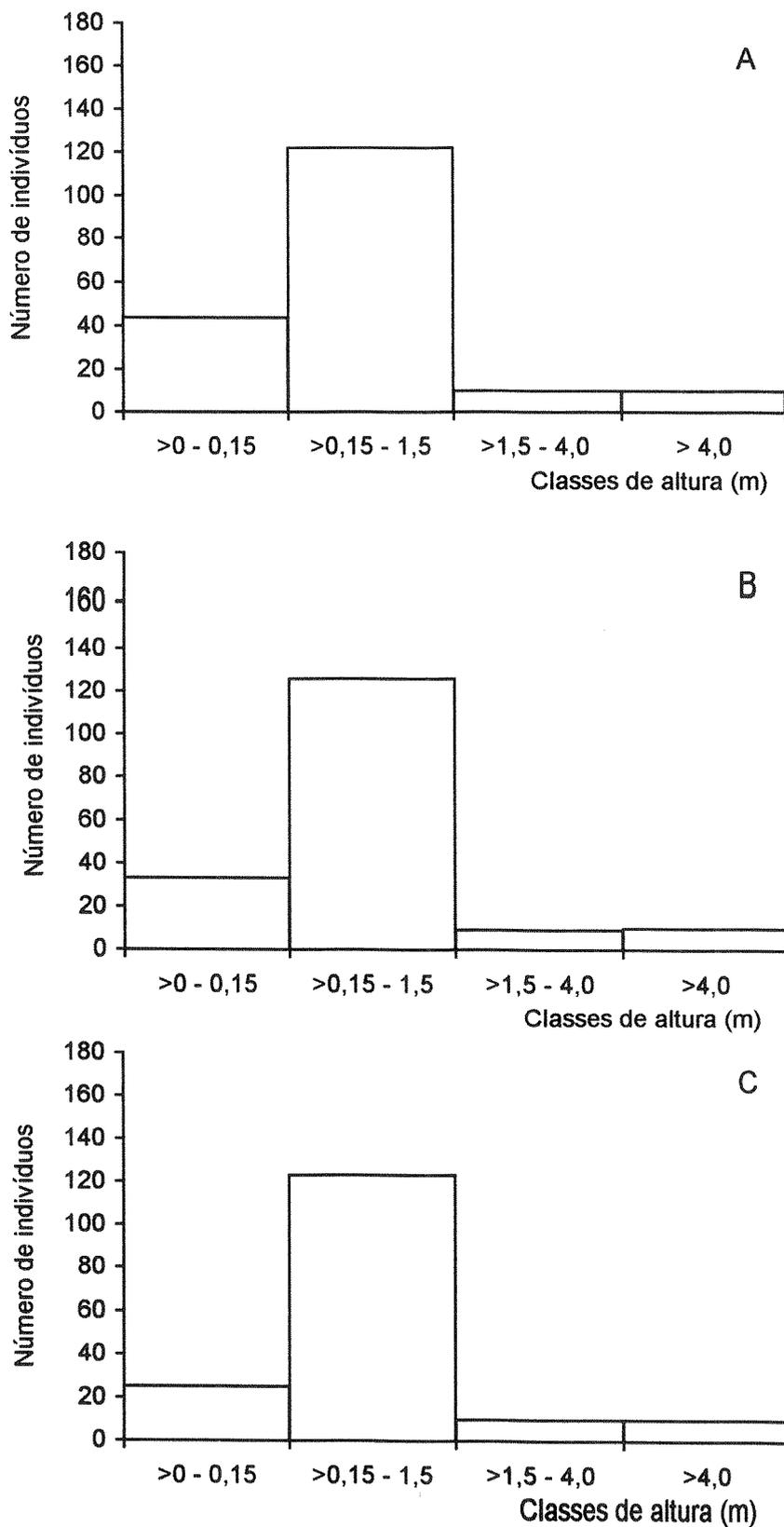


Figura 3. Número de indivíduos em classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável 2 (ANA2) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - maio/95; B - maio/96; C - maio/97.

Comparando-se as áreas, para qualquer data considerada, AA diferiu significativamente das áreas não alagáveis. Não se observou diferenças entre ANA1 e ANA2 (Tabela 2).

As curvas de Lorenz e os coeficientes de Gini indicaram uma grande assimetria na distribuição de alturas dos indivíduos de cada área amostral (Figuras 4, 5 e 6). A desigualdade de tamanhos ocorreu devido ao pequeno número de indivíduos grandes e o grande número de indivíduos pequenos, com alturas semelhantes (em geral, 90% dos indivíduos responderam por apenas 25 a 40% da soma total das alturas). A estrutura não diferiu entre anos, dentro de cada área (Tabela 3). Comparando-se as áreas, somente para maio/97, existiu diferenças significativas na estrutura entre AA x ANA1 ($P < 0,05$) e AA x ANA2 ($P < 0,05$), indicando maior desproporcionalidade para a AA (Tabela 4).

Tabela 2. Teste de Kolmogorov-Smirnov (D) para as curvas de estrutura de tamanho, entre as áreas amostrais, de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.

		Área não alagável 1 (ANA1)		Área não alagável 2 (ANA2)	
		D	P	D	P
maio/95	Área alagável (AA)	0,432	< 0,01	0,559	< 0,01
	Área não alagável 1 (ANA1)	-	-	0,125	> 0,05
maio/96	Área alagável	0,489	< 0,01	0,557	< 0,01
	Área não alagável 1	-	-	0,139	> 0,05
maio/97	Área alagável	0,358	< 0,01	0,416	< 0,01
	Área não alagável 1	-	-	0,118	> 0,05

Tabela 3. Comparações dos coeficientes de Gini (G) para as distribuições de altura, entre os levantamentos, dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.

	maio/95	maio/96	maio/97	P
	G	G	G	
Área alagável (AA)	0,75	0,73	-	0,29
	0,75	-	0,75	0,75
	-	0,73	0,75	0,44
Área não alagável 1 (ANA1)	0,72	0,70	-	0,70
	0,72	-	0,69	0,42
	-	0,70	0,69	0,72
Área não alagável 2 (ANA2)	0,71	0,69	-	0,90
	0,71	-	0,68	0,47
	-	0,69	0,68	0,47

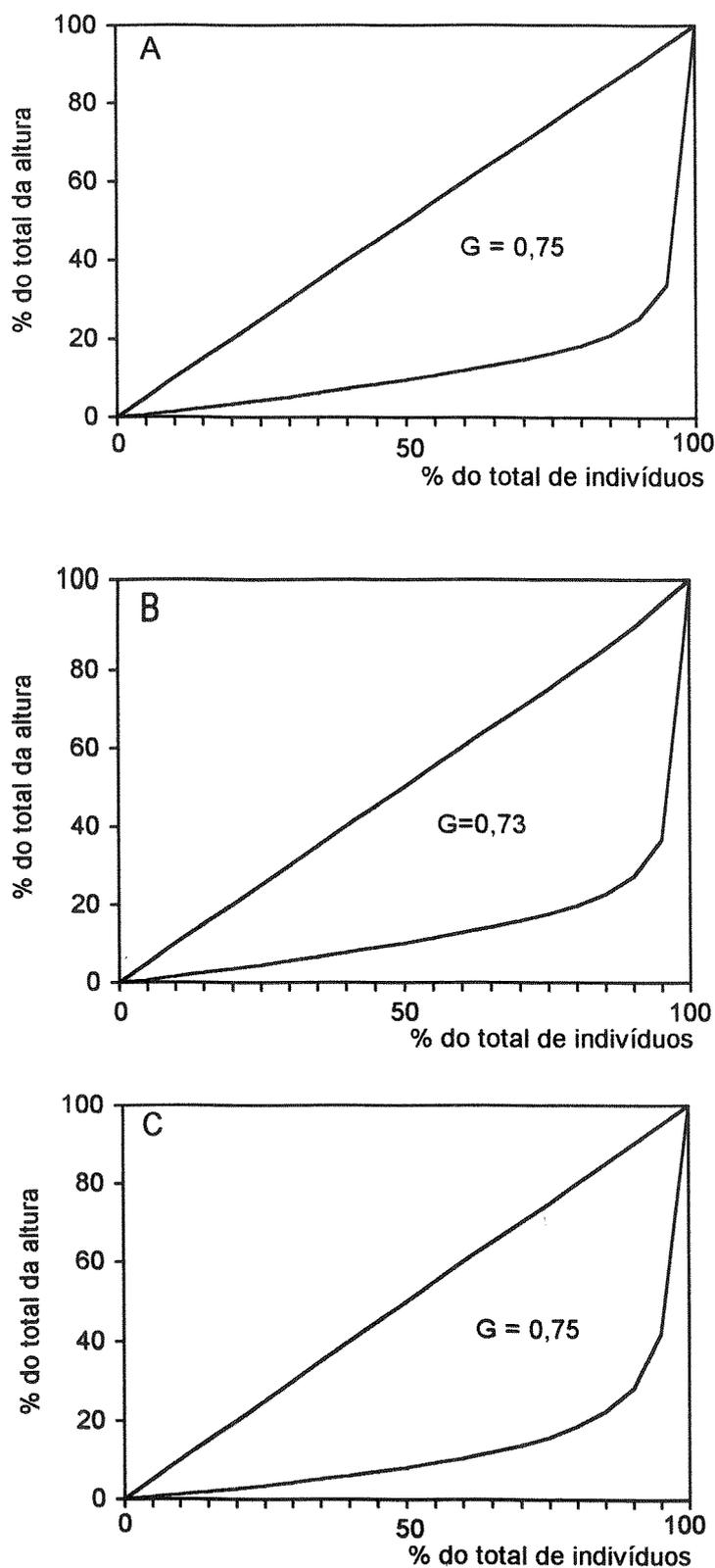


Figura 4. Curvas de Lorenz e coeficientes de Gini (G) para as distribuições de altura dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral alagável (AA) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - maio/95; B - maio/96; C - maio/97.

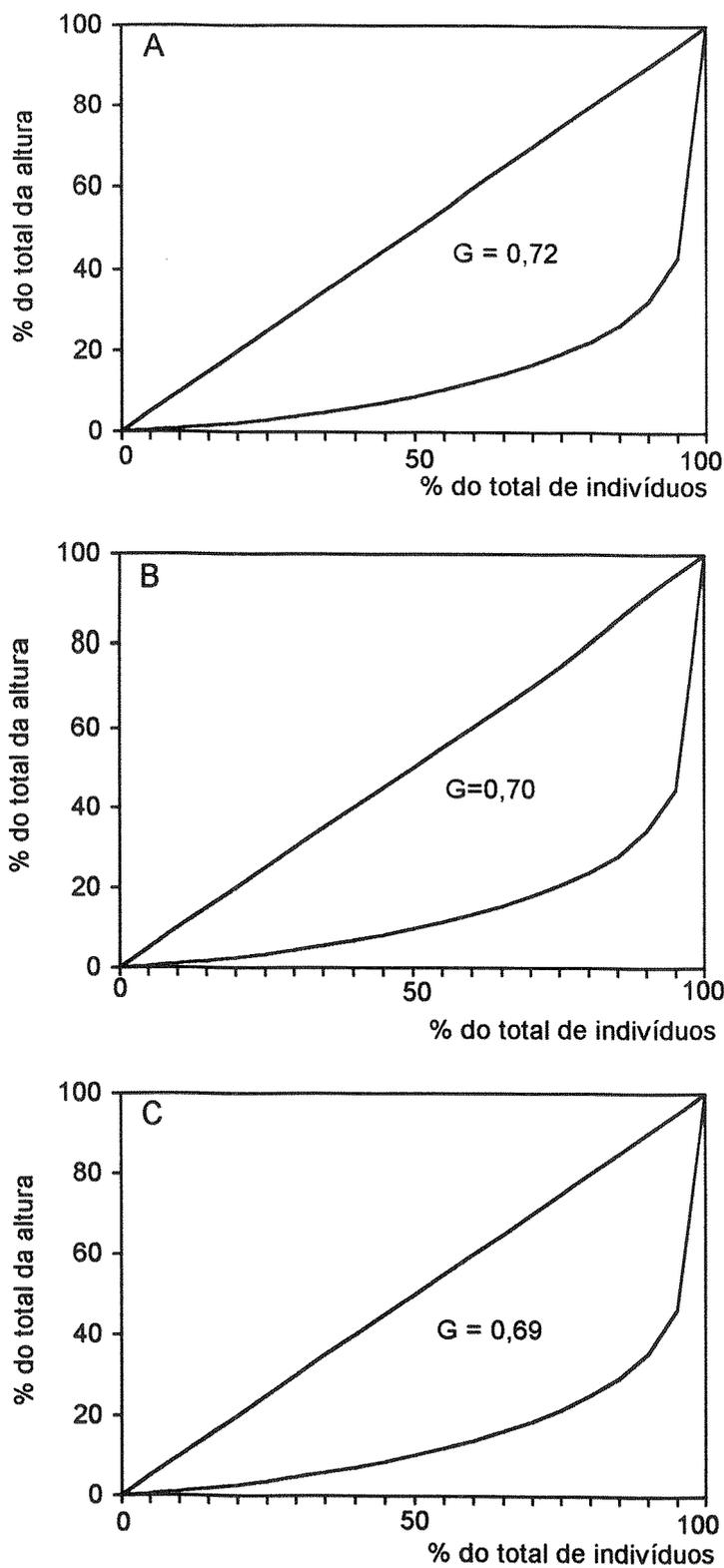


Figura 5. Curvas de Lorenz e coeficientes de Gini (G) para as distribuições de altura dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável 1 (ANA1) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - maio/95; B - maio/96; C - maio/97.

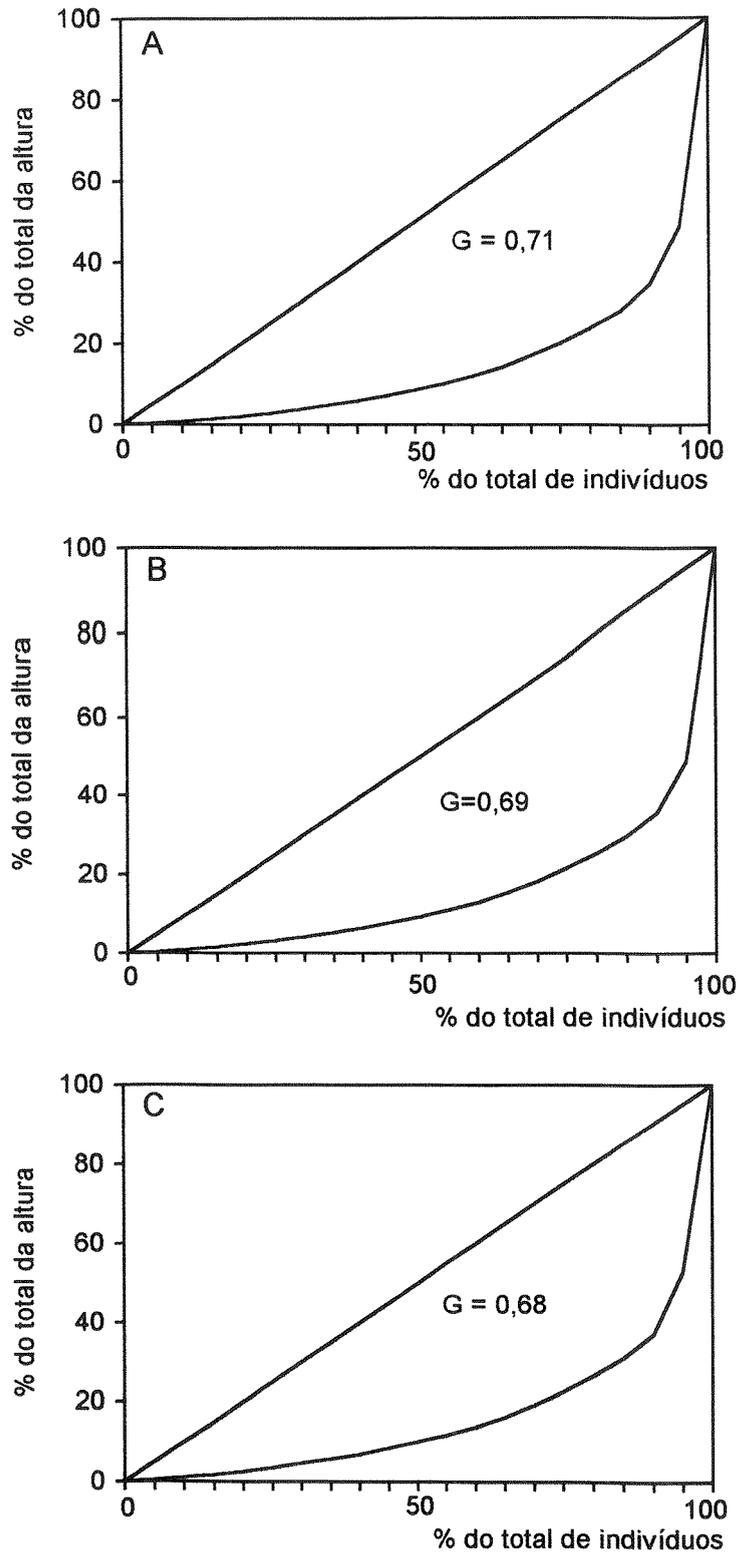


Figura 6. Curvas de Lorenz e coeficientes de Gini (G) para as distribuições de altura dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável 2 (ANA2) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - maio/95; B - maio/96; C - maio/97.

A estrutura de tamanhos diferiu entre a AA e as ANAs. Esta diferença ocorreu devido ao maior número de plântulas, comparado às outras classes, na AA, enquanto para a ANA1 e ANA2, os juvenis foram mais numerosos que os indivíduos das outras classes. Entretanto, independente da data ou da área analisada, a grande maioria dos indivíduos pertenciam as duas primeiras classes de tamanho.

Tabela 4. Comparações dos coeficientes de Gini (G) para as distribuições de altura, entre as áreas amostrais, dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. AA - área alagável; ANA1 - área não alagável 1; ANA2 - área não alagável 2

	AA G	ANA1 G	ANA2 G	P
maio/95	0,75	0,72	-	> 0,05
	0,75	-	0,71	> 0,05
	-	0,72	0,71	> 0,05
maio/96	0,73	0,70	-	> 0,05
	0,73	-	0,69	> 0,05
	-	0,70	0,69	> 0,05
maio/97	0,75	0,69	-	< 0,05
	0,75	-	0,68	< 0,05
	-	0,69	0,68	> 0,05

Discussão

A estrutura de tamanho de *C. gonocarpum* no Parque, se alterou com o tempo, principalmente na AA. Os juvenis, imaturos e adultos apresentaram pequenas alterações numéricas em todas as áreas, sugerindo que as flutuações das curvas no tempo foram provocadas pela redução numérica das plântulas. O número de indivíduos nesta classe de tamanho está diretamente relacionado aos eventos reprodutivos e a maior probabilidade de morte das plântulas (Clark & Clark, 1987b, 1992, De Steven, 1994), principalmente em áreas com maior nível de estresse (alagamento). Alencar (1984) verificou que as flutuações na população de plântulas de *Copaifera multijuga* estavam relacionadas aos anos de frutificação massiva, que aumentava a população, e aos anos de baixa produção, quando se observava redução numérica das plântulas, devido aos diversos fatores de mortalidade e ao recrutamento para a classe seguinte.

Os coeficientes de Gini e curvas de Lorenz, que consideram apenas as desigualdades de tamanho, não diferiram entre as datas, indicando que não houve alteração nas distribuições nas áreas amostradas. É interessante assinalar o aumento no valor de G da AA entre maio/96 e maio/97, embora tenha havido redução no número de indivíduos menores (mortalidade provocada

pelo alagamento da área). Este aumento no valor de G provavelmente ocorreu em razão das maiores diferenças de tamanho entre os indivíduos com alturas superiores a 1 m (entre 90-95% da população na figura 4). A taxa de crescimento tende a ser maior, quanto maior o tamanho do indivíduo (Hutchings 1986), principalmente quando estes indivíduos são favorecidos por aberturas ocasionais do dossel (Clark & Clark 1987b). Silva (1991) também verificou que a maior desigualdade de tamanho ocorria no estágio de jovens de *Euterpe edulis*.

A área alagável diferiu das áreas não alagáveis em relação a estrutura de tamanho, principalmente em razão do número proporcionalmente maior de plântulas. Provavelmente, a probabilidade de estabelecimento de novas plântulas foi menor nas ANAs, uma vez que o número proporcional de indivíduos reproduzindo e a produção de frutos por indivíduos foram semelhantes entre as áreas amostrais (observação do autor). As diferenças nas estruturas de tamanho entre AA e ANAs indicam que a população apresentou-se estruturada espacialmente, com possíveis diferenças nas taxas de sobrevivência, crescimento e recrutamento dos indivíduos. Hubbell & Foster (1987) observaram grande variação espacial nas estruturas de tamanho em diferentes espécies, na Ilha de Barro Colorado, Panamá. Os autores sugeriram que as variações espaciais nas estruturas de tamanho, possivelmente, estavam relacionadas aos nichos de regeneração das espécies, à competição interespecíficas e a ocorrência de perturbações imprevisíveis.

Exceto para maio/97, os valores de G e as curvas de Lorenz mostram que não ocorrem alterações nas distribuições de tamanho na população. As ANAs apresentaram uma tendência de redução no valor de G, provavelmente em razão da morte dos indivíduos menores, enquanto a AA apresentou maior desigualdade de tamanho entre os indivíduos maiores que 1 m de altura em maio/97, o que possivelmente provocou um aumento no coeficiente de Gini.

A estrutura de tamanho de uma espécie pode variar entre ambientes e no tempo em razão de alterações nos eventos reprodutivos ou de mudanças nos fatores abióticos (p. ex. aumento excessivo na precipitação provocando alagamento) ou bióticos (incremento na competição ou na herbivoria) que alterem as probabilidades de estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos ou as taxas de crescimento dos mesmos. Portanto, as estruturas de tamanho refletem os processos dinâmicos da população.

A população de *C. gonocarpum* encontra-se hierarquizada no Parque Estadual Mata dos Godoy, provavelmente em razão do lento crescimento e alta mortalidade dos indivíduos mais jovens, aliados à reprodução contínua (observação do autor). A menor densidade dos indivíduos adultos é um padrão normalmente verificado na maioria das espécies tolerantes à sombra (West 1995). Isto sugere que estas espécies formam um banco de plântulas e juvenis que vão crescendo

muito lentamente, mas que podem crescer mais rapidamente, quando da perturbação do dossel (capítulo 2), sendo então recrutados para a classe de tamanho consecutiva.

Excetuando-se as plântulas, pode-se sugerir que a estrutura de tamanho da população de *C. gonocarpum*, no Parque Estadual Mata dos Godoy, foi estável no tempo e no espaço. Sugere-se que existe uma flutuação temporal no número de indivíduos de *C. gonocarpum*, relacionada a ocorrência de anos de maior frutificação e a ocorrência de eventos estocásticos que aumentam a taxa de mortalidade dos indivíduos menores. Como esta flutuação envolve principalmente as plântulas, sugere-se que esta espécie encontra-se em equilíbrio no Parque. Estudos envolvendo a dinâmica e a fenologia desta espécie seriam fundamentais para a compreensão do seu comportamento.

Referências bibliográficas

- Alencar, J.A. 1984. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazonia Central. 3. Distribuição espacial da regeneração natural pré-existente. *Acta Amazônica* 14:255-279.
- Casillas, B.C. 1985. Demografia de árboles tropicales. In *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, II. A. Gomez-Pompa & S.del Amo R. (eds.). Alhambra Mexicana, México. pp.103-128.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1987a. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35(supl.1):41-54.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1987b. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383.
- Gatsuk, E., Smirnova, O.V., Vorontzova, L.I., Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68:675-696.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Harper, J.L. & White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:419-463.
- Henriques, R.P.B. & Sousa, E.C.E.G. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in Northeastern Brazil. *Biotropica* 21:204-209.

- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1):7-22.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant population. In *Plant Ecology*. M.J. Crawley (ed.). Blackwell Scientific Publ, Oxford. pp.97-136.
- Knight, D.H. 1975. Phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado, Panamá. *Ecological Monographs* 45:259-284.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa. p. 323.
- Martini, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Siegel, S. 1975. Estatística não paramétrica para ciência do comportamento. McGraw-Hill, Rio de Janeiro.
- Silva, D.M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Soares-Silva, L.H.; Bianchini, E; Fonseca, E.P.; Dias, M.C.; Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Ibiporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.
- Webb, L.J., Tracey, J.G. & Willians, W.T. 1972. Regeneration and pattern in the subtropical rain forest. *Journal of Ecology* 60:675-695.
- Weiner, J. & Solbrig, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61:334-336.
- West, C.J. 1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*-dominated forest in New Zealand: population predictions based on transition matrix model analysis. *Australian Journal of Botany* 43:51-71.

Capítulo 4

Dinâmica populacional de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.

RESUMO - Com o objetivo de avaliar a dinâmica populacional de *Chrysophyllum gonocarpum*, em sítios esporadicamente alagáveis e não alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W), comparou-se a fecundidade, sobrevivência e recrutamento dos indivíduos nesses sítios, divididos em quatro classes de altura (plântulas, juvenis, imaturos e adultos), durante dois anos. A área amostral alagável apresentou maior fecundidade, maior mortalidade de plântulas e juvenis e maior recrutamento de imaturos, quando comparada às áreas amostrais não alagáveis. Todas as estimativas da taxa finita de crescimento da população (λ) foram muito próximas de 1,0. As flutuações temporais e espaciais nas probabilidades de sobrevivência, fecundidade e de recrutamento indicam que a dinâmica populacional varia no tempo e entre as áreas amostrais. Os valores de λ sugerem que esta espécie se regenera “*in situ*” e que apresenta flutuações temporais no tamanho da população.

ABSTRACT - To assess the *Chrysophyllum gonocarpum* population dynamic in sporadically flooded and unflooded sites in the Mata dos Godoy State Park (23°27'S, 51°15'W), fecundity, survival and recruitment of individuals in the sites was compared, divided into four height classes (seedling, juvenile, immature and adult) during two years. The flood area had greater fecundity, greater seedling and juvenile mortality and greater recruitment of immatures, when compared with the unflood areas. All the finite population growth rate (λ) estimates were very close to 1.0. The temporal and spatial fluctuation in the probabilities of surviving, fecundity, and recruitment to the next height-classes suggest population dynamic varies in time and among the sample areas. The λ values suggest that this species regenerates “*in situ*” and has temporal fluctuations in the population size.

Key words - *Chrysophyllum gonocarpum*, plant demography, population dynamics, transition matrix, tropical tree.

Introdução

Os processos que afetam a regeneração de árvores tropicais são pouco compreendidos em razão da falta de estudos que envolvam todas as classes de tamanho de uma espécie (Clark & Clark 1987). Os processos ligados à dispersão de sementes e ao estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos até a maturidade reprodutiva interferem diretamente sobre os padrões de abundância e distribuição dos indivíduos adultos das diferentes espécies, resultando em diferentes padrões de regeneração (Harper 1977, Santos 1991).

A estabilidade de uma espécie em um habitat é principalmente determinada pelo balanço das taxas de nascimento e morte de seus indivíduos (Peters 1991, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995). Portanto, dados sobre o crescimento, sobrevivência e reprodução são essenciais para se compreender o comportamento demográfico de uma espécie e avaliar a influência das condições naturais do ambiente sobre as estruturas das populações.

Os modelos de matrizes, que consideram a fecundidade e as taxas de crescimento e sobrevivência específicas por categoria considerada, são ferramentas úteis no estudo da dinâmica populacional (Hartshorn 1975, Piñero et al. 1984, Bastrenta et al. 1995, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, West 1995, Alvarez-Buylla et al. 1996), pois por meio deles pode-se avaliar os efeitos de perturbações passadas sobre a estrutura presente e prever a estrutura futura da população (West 1995).

As populações apresentam grande variabilidade genética que pode se manifestar de diferentes formas, incluindo a demografia (ver Hutchings 1986). Plantas de determinadas espécies, quando submetidas à inundação, apresentam menor crescimento (Steege 1994, Pimenta et al. 1996, Medri et al. 1998) e sobrevivência (Nash & Graves 1993), comparadas às plantas cultivadas em solo bem drenado. Provavelmente, em uma floresta, a demografia de uma espécie também difere quando se compara sítios esporadicamente alagáveis e não alagáveis.

Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler) Engl. é uma espécie comum nos fragmentos florestais na região norte do Paraná (Soares-Silva et al. 1992, Silveira 1993), ocorrendo em maior abundância em áreas esporadicamente inundáveis (capítulos 2 e 3). A estrutura de tamanho desta espécie, difere no tempo e entre sítios alagáveis e não alagáveis, principalmente em razão da flutuação numérica das plântulas (capítulo 3). Como a estrutura de tamanho reflete a dinâmica da população é necessário avaliar os principais aspectos demográficos envolvidos. No presente estudo são apresentados dados sobre o padrão demográfico da população, visando responder as seguintes questões: Existe variação temporal na dinâmica populacional de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy? A dinâmica populacional de *C. gonocarpum* varia entre as sítios alagáveis e não alagáveis do Parque?

Material e métodos

O Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W) possui uma área de 680 hectares de floresta estacional semidecidual (Silveira 1993) e em ótimas condições de preservação. O Parque se inicia no alto de uma vertente com cerca de 600 m de altitude e se estende para o sul, nas encostas de algumas colinas, até a margem do ribeirão dos Apertados,

terminando em elevados barrancos ou em uma parte aluvial com cerca de 10-30 m de largura e 500 m de altitude, a qual está sujeita à inundações esporádicas. A precipitação média anual da região é de 1612,5 mm, sendo o verão caracterizado por maior pluviosidade, quando comparado ao inverno e a temperatura sofre marcante variação ao longo do ano (Figura 2 da introdução geral). A precipitação durante o verão de 1997 foi excessiva (Figura 1), provocando inundação nas partes aluviais do Parque (Figura 3 da introdução geral). O inverno foi mais seco em 1996 com um período de deficiência hídrica entre abril e agosto, comparado ao inverno de 1995, que apresentou deficiência hídrica apenas em agosto (Figura 1). A temperatura média praticamente não apresentou variações nos três anos de estudo (Figura 1), não havendo ocorrência de geadas neste período.

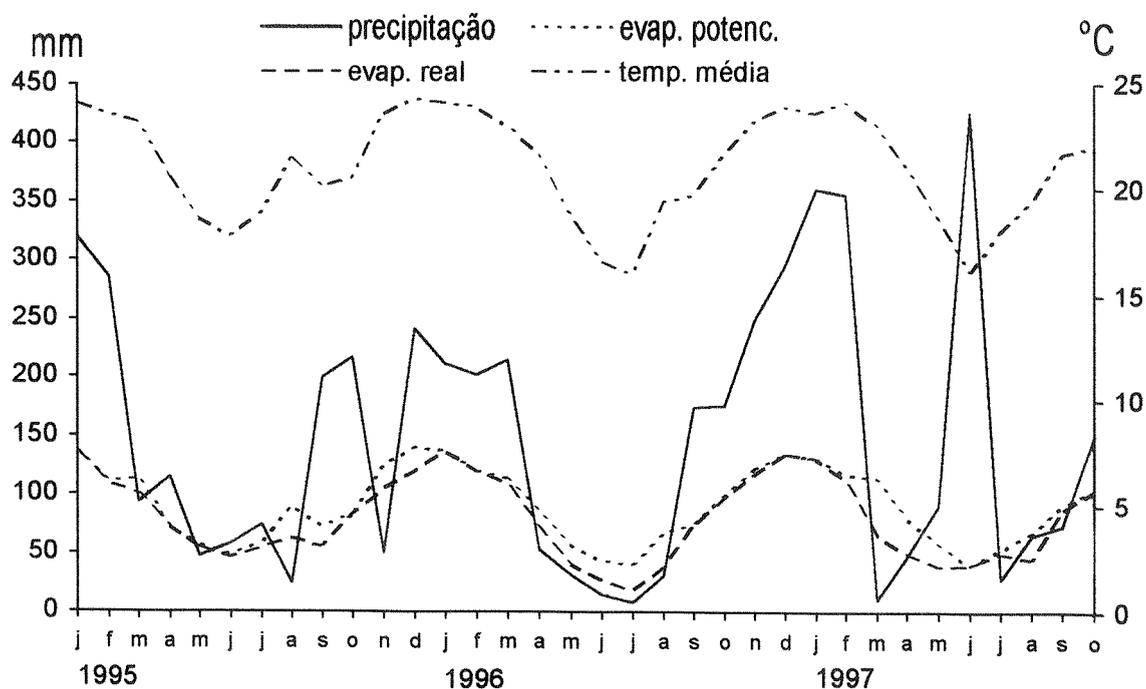


Figura 1. Diagrama climático anual referente ao período de estudo na região de Londrina, PR. Os dados foram fornecidos pela Setor de Agrometeorologia do IAPAR - Londrina.

Foram demarcadas três áreas amostrais de 5000 m² cada, sendo uma nos sítios alagáveis da porção sul (AA) e as outras duas na porção norte (áreas amostrais não alagáveis - ANA1 e ANA2) do Parque, distando cerca de 2 km da primeira. Desta forma foi possível verificar se as ANAs eram mais homogêneas entre si, quando comparadas a AA.

Em maio de 1995 foram marcados e medidas as alturas de todos os indivíduos de *C. gonocarpum* presentes em cada área amostral (AA, ANA1 e ANA2). Estes indivíduos foram divididos em quatro classes de altura (capítulo 3): plântula - até 0,15 m de altura e em geral, com

cotilédone(s) presente(s); juvenil - mais de 0,15 a 1,5 m de altura e, em geral, com eixo não ramificado; imaturos - mais de 1,5 a 4,0 m de altura e, em geral, com ramificações presentes (organização de copa); adultos - mais de 4 m de altura e, em geral, com estruturas reprodutivas presentes. Deve-se salientar que não se tratam de estádios ontogenéticos e os nomes foram utilizados para facilitar a redação do texto.

Utilizando-se fita métrica, mediu-se o comprimento das plântulas e juvenis a cada seis meses até maio/97, sendo que trimestralmente visitava-se as áreas amostrais, levantando-se dados quanto a mortalidade destes indivíduos e o recrutamento de novas plântulas. Para os imaturos e adultos, anualmente, estimou-se a altura, utilizando-se um metro duplo de carpinteiro.

Informações sobre a sobrevivência foram obtidas dos levantamentos trimestrais, para plântulas e juvenis e anuais, para os imaturos e adultos. A proporção dos indivíduos que foram recrutados para a classe de altura posterior ou que retornaram à classe anterior, foi obtida diretamente a partir das medições dos indivíduos nos levantamentos semestrais e anuais. A fecundidade dos adultos foi estimada dividindo-se o número de plântulas recrutadas pelo número de adultos presentes em cada área amostral no início do período de estudo.

Os dados demográficos foram analisados pelo modelo de matrizes (Lefkovitch 1965), o qual é descrito em detalhes por vários autores (Hartshorn 1975, Piñero et al. 1984, Caswell 1989, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995), utilizando-se o programa Ramas/stage (Ferson 1990). Neste modelo, a fecundidade é apresentada na primeira linha e a diagonal principal mostra as probabilidades dos indivíduos permanecerem na mesma classe de altura. Os elementos da subdiagonal representam as probabilidades dos indivíduos moverem-se para a próxima classe de altura, enquanto que os elementos da diagonal superior indicam as probabilidades dos indivíduos regressarem para a classe de tamanho anterior (quebra). Para os imaturos e adultos, quando nenhum indivíduo morreu ou passou para outra classe de tamanho, foi atribuída a probabilidade 0,001 (Piñero et al. 1984). As matrizes de transição foram calculadas para intervalos anuais (mai/95-mai/96 e mai/96-mai/97) ou bianual (mai/95-mai/97) para cada área amostral. A partir destas matrizes de transição calculou-se a taxa finita de crescimento (λ) da população. Para verificar se o valor obtido de λ diferia significativamente de 1 utilizou-se o teste de χ^2 , com correção de Yates e um grau de liberdade (Zar 1984).

Para auxiliar a compreensão dos processos dinâmicos elaboraram-se diagramas de caixas para as quatro classes de altura definidas anteriormente, onde se apresentam os dados absolutos de recrutamento e mortalidade, incluindo-se, inclusive, as plântulas que germinaram e morreram entre os levantamentos anuais.

Resultados

A abundância de *Chrysophyllum gonocarpum*, em todas as classes de tamanho, foi maior na AA (Figuras 2, 3 e 4), sendo que a categoria das plântulas foi a mais abundante nesta área. Na ANA1 e ANA2 a classe dos juvenis foi mais abundante que as demais. De novembro a março foi observado o ingresso de novas plântulas em todas as áreas, embora muitas destas plântulas ingressantes tenham morrido até o período do levantamento anual (Figuras 2, 3 e 4).

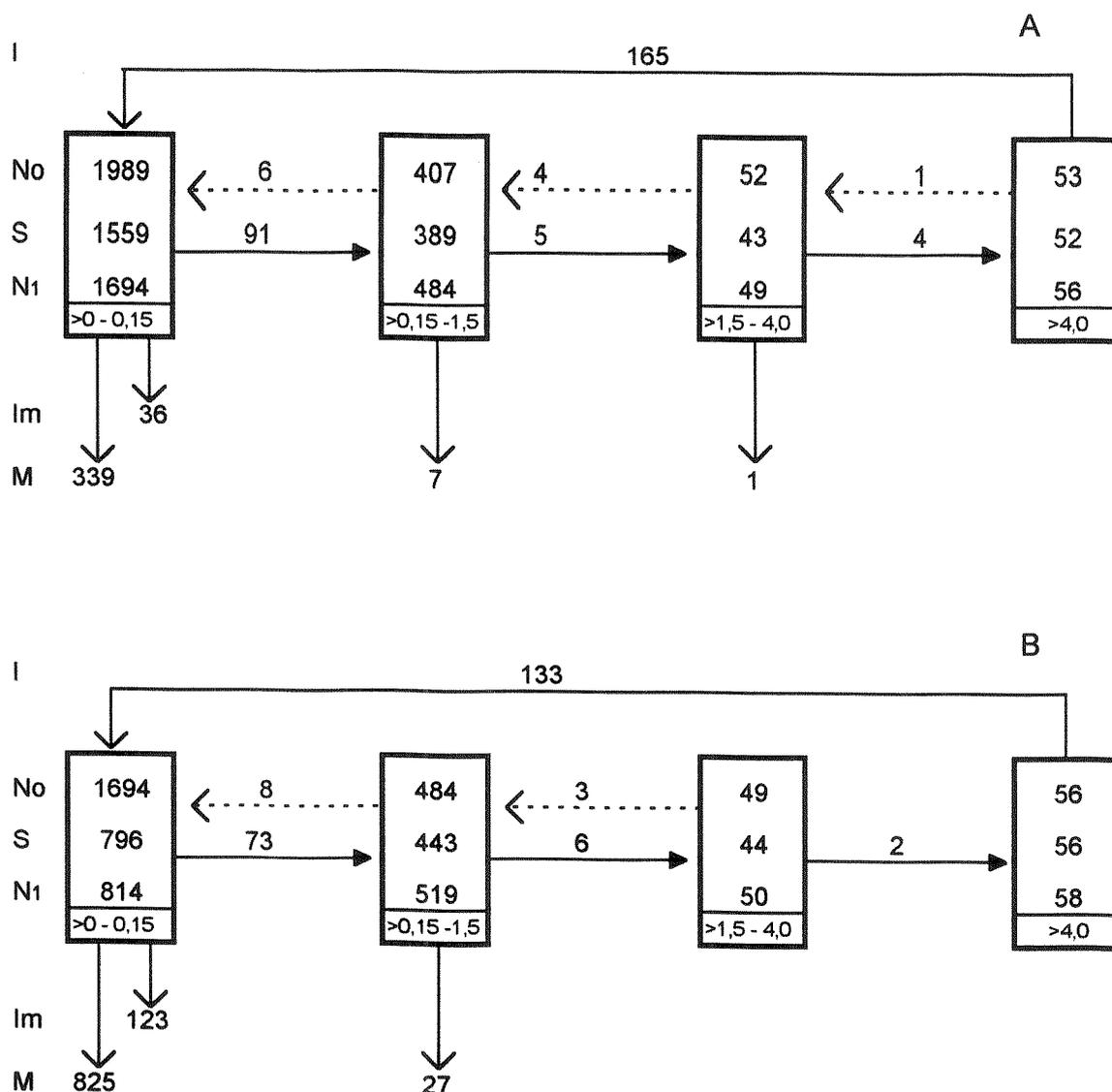


Figura 2. Diagrama de caixa para as classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum*, na área amostral alagável. A - mai/95 a mai/96; B - mai/96 a mai/97. I = plântulas que germinaram entre os levantamentos; N₀ = número de indivíduos no primeiro levantamento; N₁ = número de indivíduos no segundo levantamento; S = indivíduos do primeiro levantamento que sobreviveram e permaneceram na mesma classe; M = indivíduos do primeiro levantamento que morreram; IM = plântulas recrutadas durante o período e que morreram. As setas preenchidas em preto indicam recrutamento para a próxima classe. As linhas tracejadas indicam indivíduos que quebraram.

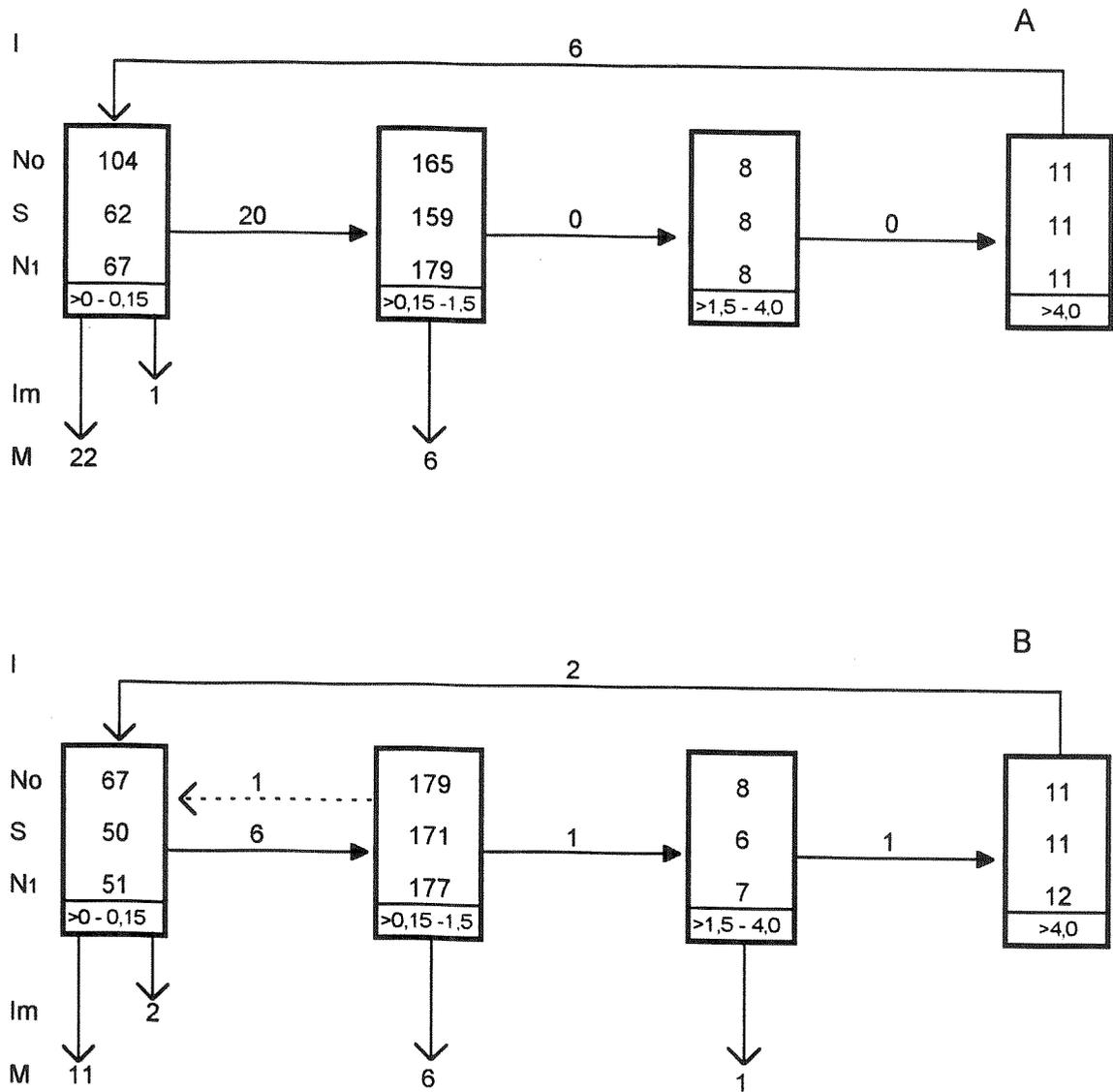


Figura 3. Diagrama de caixa para as classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum*, na área amostral não alagável 1. A - mai/95 a mai/96; B - mai/96 a mai/97. I = plântulas que germinaram entre os levantamentos; N_0 = número de indivíduos no primeiro levantamento; N_1 = número de indivíduos no segundo levantamento; S = indivíduos do primeiro levantamento que sobreviveram e permaneceram na mesma classe; M = indivíduos do primeiro levantamento que morreram; IM = plântulas recrutadas durante o período e que morreram. As setas preenchidas em preto indicam recrutamento para a próxima classe. As linhas tracejadas indicam indivíduos que quebraram.

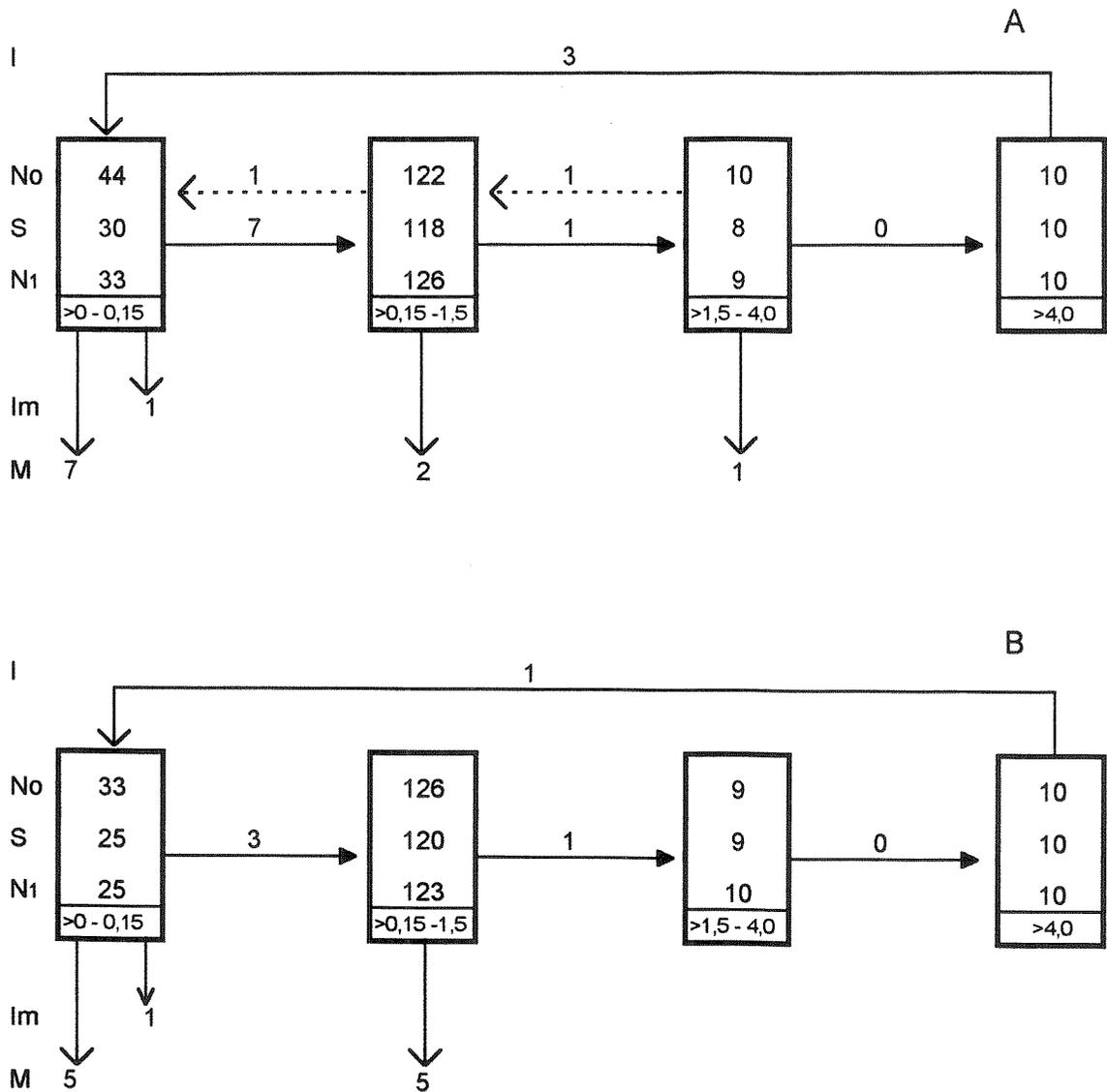


Figura 4. Diagrama de caixa para as classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum*, na área amostral não alagável 2. A - mai/95 a mai/96; B - mai/96 a mai/97. I = plântulas que germinaram entre os levantamentos; N₀ = número de indivíduos no primeiro levantamento; N₁ = número de indivíduos no segundo levantamento; S = indivíduos do primeiro levantamento que sobreviveram e permaneceram na mesma classe; M = indivíduos do primeiro levantamento que morreram; IM = plântulas recrutadas durante o período e que morreram. As setas preenchidas em preto indicam recrutamento para a próxima classe. As linhas tracejadas indicam indivíduos que quebraram.

As probabilidades de transição variaram entre os períodos anuais para todas as áreas amostrais (Tabelas 1, 2 e 3). Na área alagável, a sobrevivência das plântulas e juvenis foi menor no período 96/97 (Tabela 1, Figuras 2 e 5A, B), comparado ao período de 95-96. Os adultos apresentaram 100% de sobrevivência (Tabela 1, Figura 2). A proporção de recrutamento para as classes de juvenis e imaturos foi muito similar entre os dois períodos, enquanto que para a classe de adultos, foi duas vezes maior em 95-96 (Tabela 1, Figura 2). A fecundidade também foi maior para 95-96.

A sobrevivência das plântulas (> 79%) e dos juvenis (>95%) foi similar e elevada durante os dois períodos anuais estudados, para as duas áreas não alagáveis (Tabelas 2 e 3, Figuras 3, 4 e 5C-F). Em geral, a sobrevivência de imaturos e adultos foi de 100%, exceto para imaturos em 95-96 na ANA2 e 96-97 na ANA1 (Tabelas 2 e 3, Figuras 3 e 4). A proporção de recrutamento para juvenis foi maior em 95-96 para as duas áreas não alagáveis, enquanto que o recrutamento para adultos foi proporcionalmente maior em 96-97 na ANA1. O recrutamento de imaturos foi bastante pequeno em ambos os períodos e em ambas as áreas (Tabelas 2 e 3, Figuras 3 e 4).

Tabela 1. Matrizes de transição para *Chrysophyllum gonocarpum* presentes na área amostral alagável (AA), no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os dados correspondem aos períodos de maio/95 a maio/96, maio/96 a maio/97 e maio/95 a maio/97, respectivamente. Valores seguidos por um * representam que nenhum indivíduo morreu ou passou para outra classe de tamanho, sendo atribuída a probabilidade 0,001.

95-96	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,784	0,015	0	2,400
juvenis	0,046	0,956	0,070	0
imaturos	0	0,012	0,830	0,020
adultos	0	0	0,080	0,981
96-97	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,470	0,017	0	0,190
juvenis	0,043	0,915	0,060	0
imaturos	0	0,012	0,900	0
adultos	0	0	0,040	0,999*
95-97	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,376	0,034	0	0,962
juvenis	0,082	0,880	0,135	0
imaturos	0	0,027	0,731	0,019
adultos	0	0	0,115	0,981

Tabela 2. Matrizes de transição para *Chrysophyllum gonocarpum* presentes na área amostral não alagável 1 (ANA1), no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os dados correspondem aos períodos de maio/95 a maio/96, maio/96 a maio/97 e maio/95 a maio/97, respectivamente. Valores seguidos por um * representam que nenhum indivíduo morreu ou passou para outra classe de tamanho, sendo atribuída a probabilidade 0,001.

95-96	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,600	0	0	0,455
juvenis	0,192	0,964	0	0
imaturos	0	0,001*	0,999*	0
adultos	0	0	0,001*	0,999*
96-97	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,750	0,006	0	0
juvenis	0,090	0,955	0	0
imaturos	0	0,006	0,750	0
adultos	0	0	0,130	0,999*
95-97	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,442	0,006	0	0,364
juvenis	0,250	0,9212	0	0
imaturos	0	0,006	0,750	0
adultos	0	0	0,125	0,999*

Tabela 3. Matrizes de transição para *Chrysophyllum gonocarpum* presentes na área amostral não alagável 2 (ANA2), no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os dados correspondem aos períodos de maio/95 a maio/96, maio/96 a maio/97 e maio/95 a maio/97, respectivamente. Valores seguidos por um * representam que nenhum indivíduo morreu ou passou para outra classe de tamanho, sendo atribuída a probabilidade 0,001.

95-96	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,680	0,008	0	0,200
juvenis	0,160	0,970	0,100	0
imaturos	0	0,008	0,800	0
adultos	0	0	0,001*	0,999*
96-97	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,760	0	0	0
juvenis	0,090	0,950	0	0
imaturos	0	0,008	0,999*	0
adultos	0	0	0,001*	0,999*
95-97	plântulas	juvenis	imaturos	adultos
plântulas	0,523	0,008	0	0,200
juvenis	0,227	0,926	0,100	0
imaturos	0	0,016	0,800	0
adultos	0	0	0,001*	0,999*

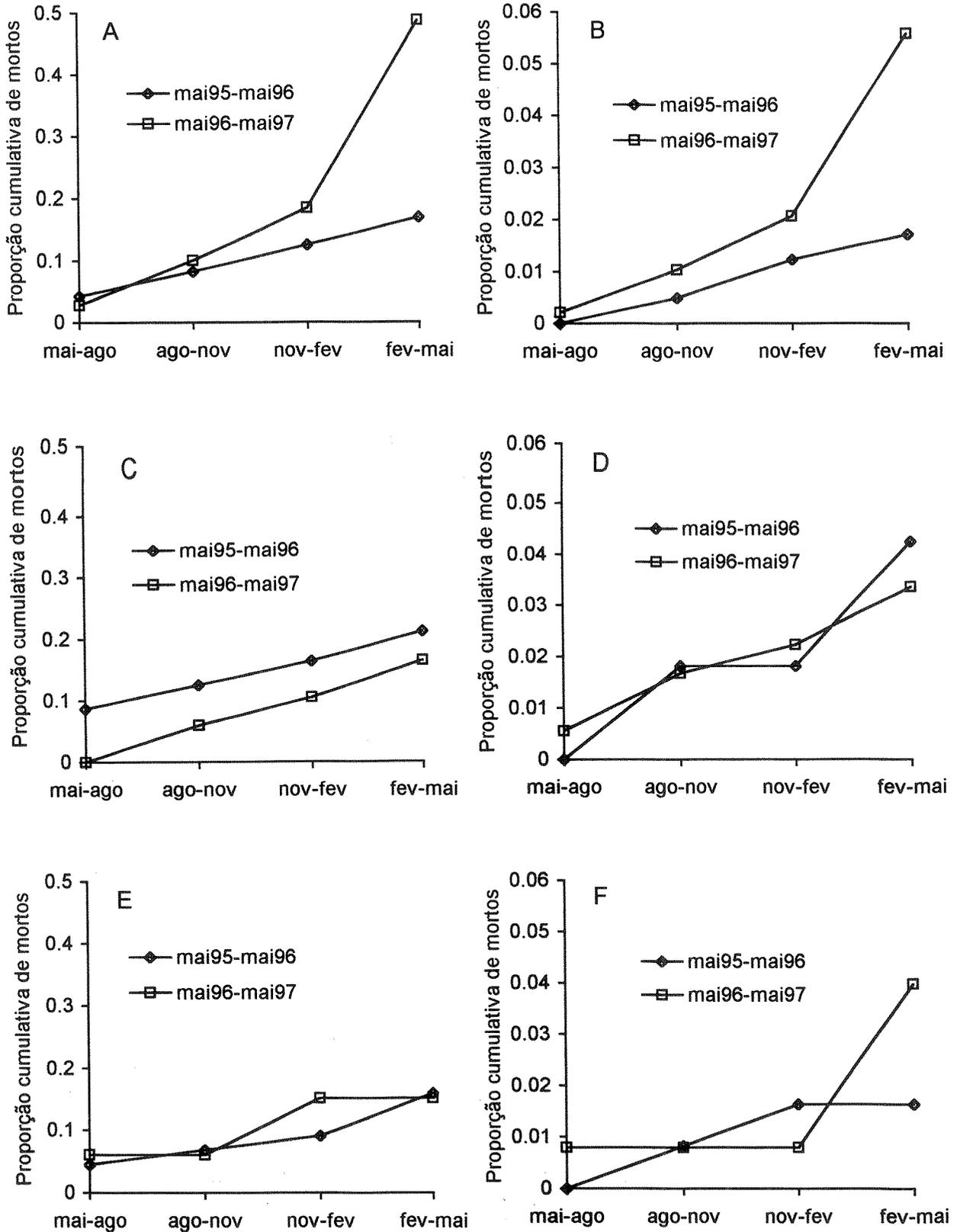


Figura 5. Proporção cumulativa de mortos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A,B - área alagável (AA); C,D - área não alagável 1 (ANA1); E,F - área não alagável 2 (ANA2). A,C,E - plântulas; B,D,F - juvenis.

No intervalo de 95-96, a sobrevivência de plântulas e juvenis foi muito similar entre as três áreas amostrais, enquanto que, no período 96-97, a proporção de plântulas e juvenis sobreviventes foi menor na AA (Tabelas 1, 2 e 3, Figura 5). A proporção de recrutamento de juvenis foi maior nas áreas não alagáveis, enquanto o contrário foi observado para o recrutamento de imaturos (Tabelas 1, 2 e 3). A fecundidade foi maior na área AA comparando-se os mesmos intervalos de tempo.

Do exposto acima, verifica-se que as áreas não alagáveis foram mais semelhantes entre si e as principais diferenças em relação a AA ocorreram no período 96-97. Estas diferenças ficam mais evidentes quando se observa as matrizes calculadas para o intervalo bianual (Tabelas 1, 2 e 3).

As probabilidades de sobrevivência, de transição para a próxima classe de tamanho e de fecundidade não foram constantes no tempo. Por esta razão, as estimativas de λ para as áreas, nos diferentes períodos de tempo considerados, variavam de 0,9984 a 1,0251. Entretanto, estas estimativas obtidas de λ não diferiram de 1,0 (Tabela 4).

Tabela 4. Estimativas das taxas finitas de crescimento (λ) para *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. AA - área amostral alagável; ANA1 - área amostral não alagável 1; ANA2 - área amostral não alagável 2. * valor aproximado.

	AA	χ^2	P	ANA1	χ^2	P	ANA2	χ^2	P
95-96	1,0251	0,23	> 0,5	0,9996	0,25	> 0,5	0,9992	0,25	> 0,5
96-97	0,9999	0,25	> 0,5	0,9990	0,25	> 0,5	0,9984*	0,25	> 0,5
95-97	1,0037	0,25	>0,5	1,0049	0,25	> 0,5	0,9991	0,25	> 0,5

Discussão

Em razão da crítica situação das florestas semidecíduas do Paraná é fundamental a realização de estudos que contribuam para a compreensão da ecologia destas florestas, visando sua recuperação/restauração. Os resultados deste estudo contribuem para este entendimento.

Observaram-se variações temporais e espaciais nas probabilidades de transição entre as classes de altura de *C. gonocarpum*, indicando que a dinâmica populacional desta espécie, varia no tempo e entre as áreas amostrais. Variação espacial é um componente essencial da demografia de plantas e pode ser mais importante que a variação temporal (Crawley 1990 apud Ehrlén 1995),

indicando que fatores operando em escala local têm maior influência na dinâmica populacional que os fatores gerais (Ehrlén 1995).

C. gonocarpum segue um padrão geral bem documentado de mortalidade dependente do tamanho em populações de espécies arbóreas (Hartshorn 1975, Piñero et al 1984, Abbott 1985, Clark & Clark 1987 e 1992, De Steven 1994, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995) com as plântulas experimentando as maiores taxas de mortalidade. Variações anuais na mortalidade de plântulas foram descritas para várias espécies (Abbott 1985, Schupp 1990, De Steven 1994), sendo que estas variações foram menores para os indivíduos maiores (De Steven 1994). Nenhum adulto morreu nos dois anos de estudos (nem em dois anos adicionais de observações), contrastando com resultados publicados para comunidades em outras áreas. Por exemplo, Felfilli (1995) encontrou uma taxa de mortalidade de 3,5% ao ano, para árvores acima de 5 cm de diâmetro a altura do peito, em uma floresta de galeria no Distrito Federal, BR. Estes dados sugerem que os valores descritos para a comunidade mascaram a diversidade de padrões de mortalidade das espécies.

Causas específicas de mortalidade não puderam ser determinadas para cada indivíduo de *C. gonocarpum*, mas a compactação das camadas superficiais do solo (AA), o revolvimento do solo por animais, danos físicos causados pela queda de serapilheira e a herbivoria e patogenia podem ser citadas como possíveis causas de morte. Embora as plantas jovens de *C. gonocarpum* toleram inundações de curta duração (capítulo 9), observou-se aumento acentuado da mortalidade de plântulas e juvenis da AA, durante o alagamento da área no verão de 1997 (Figura 3 da introdução geral). A principal causa desta maior mortalidade foi a deposição de sedimentos ocorridas em diversos pontos da área, o que soterrou um grande número de plantas. Possivelmente, o arraste de indivíduos devido a ação direta das águas correntes ou pela ação de troncos e galhos que foram arrastados pelas águas também contribuiu para aumentar o número de mortes.

Apesar do incremento na mortalidade da AA em 96-97, em geral, foi alta a sobrevivência desta espécie, em todas as classes de altura, indicando que a sobrevivência tem forte influência sobre a taxa de crescimento da população. Para as espécies arbóreas tropicais, a sobrevivência tem sido descrita como o parâmetro demográfico que mais influencia o λ (Enright & Watson 1992, Silvertown et al. 1993, Alvarez-Buylla et al. 1996). Estes fatos sugerem que o investimento de recursos para a manutenção antecede o investimento em crescimento e reprodução (ver Crawley & Long 1995). Entretanto, em *C. gonocarpum*, pequenos incrementos nas probabilidades de transição para as próximas classes de tamanho, especialmente de juvenis para imaturos, podem aumentar os valores de λ , indicando que o crescimento dos indivíduos também

pode ser essencial para as espécies tropicais. Análises detalhadas das matrizes de sensibilidade e elasticidade são essenciais para avaliar a influência dos parâmetros demográficos sobre os valores de λ (Enright & Watson 1992, Matos & Silva Matos 1998).

Embora o alagamento provoque a morte de muitos indivíduos de *C. gonocarpum*, a densidade é maior nos sítios esporadicamente alagáveis. O aumento no tamanho de uma população, em um ambiente sujeito a variações abióticas, dependerá da sucessão de anos favoráveis e desfavoráveis ao crescimento populacional (Bastrenta et al. 1995). No caso de *C. gonocarpum*, os anos desfavoráveis (ocorrência de alagamento) eliminariam grande número de indivíduos pequenos desta espécie, mas excluiriam também muitas outras espécies, diminuindo a diversidade nestes sítios (Joly 1991). Em anos favoráveis, as espécies aptas a ocuparem este ambiente imprevisível, poderiam se expandir numericamente ocupando os microsítios disponíveis. No caso de *C. gonocarpum*, se as probabilidades obtidas no período 95-96 na AA fossem constantes no tempo, certamente observaria-se um aumento no número de indivíduos nesta área, após um determinado tempo.

As flutuações no tamanho da população de *C. gonocarpum* no Parque também estão relacionadas aos eventos reprodutivos. Esta espécie apresenta anos de maior produção de sementes. A quantidade de frutos dispersos na primavera de 1997 (não incluída no período de estudo) foi muito superior à quantidade dispersa na primavera de 1995 e de 1996 (capítulo 7). Possivelmente, nestes anos de maior produção, o número de plântulas aumentaria (maior fecundidade), levando a um aumento do tamanho da população. De Steven (1994) observou que os recrutamentos de plântulas variavam amplamente entre anos, para três espécies da Ilha de Barro Colorado - Panamá, havendo anos de intensos recrutamentos. Schupp (1990) cita que a variação anual na produção de sementes é típico de árvores tolerantes à sombra e forçosamente contribui para a variação anual no recrutamento de plântulas. Alencar (1984) observou maior recrutamento de plântulas de *Copaifera multijuga*, após anos de intensa frutificação.

A fecundidade de *C. gonocarpum* foi sempre menor nas áreas não alagáveis. Variação anual no tamanho da coorte produzida pode ser causada pela variação do número de indivíduos que frutificaram e do número de sementes produzidas por indivíduo reprodutivo (Schupp 1990, De Steven 1994). Observações de campo indicam que a produção de frutos e o número de indivíduos de *C. gonocarpum* se reproduzindo foram semelhantes entre AA e as ANAs, sugerindo diferenças no estabelecimento de novas plântulas. Isto pode ser o resultado do maior número de microsítios disponíveis para a germinação e o estabelecimento das plântulas na AA, em razão da menor diversidade de espécies arbóreas nesta área. Entretanto, estudos detalhados envolvendo a

produção de sementes e o estabelecimento de plântulas recém-germinadas são necessários para esclarecer estas dúvidas.

Nas ANAs, o recrutamento foi proporcionalmente maior para a classe dos juvenis e proporcionalmente menor, para a classe dos imaturos, comparadas à AA. Estes fatos associados levam ao acúmulo de indivíduos na classe dos juvenis, observado para as ANAs. A área alagável apresentou-se mais aberta e mais iluminada que as áreas não alagáveis (capítulo 1) e os indivíduos jovens de *C. gonocarpum* investem principalmente no crescimento em altura, buscando posições com maior disponibilidade de luz (capítulo 2). Provavelmente, o maior recrutamento de imaturos na AA está relacionado a maior disponibilidade de microsítios para o crescimento e desenvolvimento dos juvenis.

As flutuações anuais no tamanho da população foram decorrentes, principalmente, das alterações numéricas das plântulas, uma categoria muito dinâmica, por ser altamente influenciada pela variação anual da fecundidade e pela ocorrência de eventos estocásticos, como por exemplo, o alagamento. As demais classes de tamanho sofreram pequenas alterações numéricas durante o período de estudo.

Os valores obtidos para a taxa finita de crescimento (λ) indicam que, sob as condições atuais, a população de *C. gonocarpum* continuará se regenerando no Parque, estando de acordo com a conclusão baseada na estrutura de tamanho (capítulo 3). Os valores de λ descritos para várias espécies arbóreas tropicais foram muito próximas a unidade (Hartshorn 1975, Piñero et al. 1984, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, West 1995, Alvarez-Buylla et al. 1996) indicando que estas espécies estão muito próximas do equilíbrio demográfico.

Para *C. gonocarpum*, as probabilidades de transição não foram constantes no tempo, indicando que o tamanho da população flutua para mais ou para menos dependendo da época de tomada de dados. Estudos que utilizam dados obtidos a partir de grandes intervalos de tempo entre os levantamentos podem não mostrar estas flutuações. Estudos envolvendo intervalos anuais, durante vários anos, são necessários para se entender a dinâmica de uma população. Além disto, considerações sobre o ambiente são fundamentais, pois as variações espaciais nas probabilidades de transição foram maiores que as variações temporais.

Referências bibliográficas

- Abbott, I. 1985. Recruitment and mortality in populations of *Banksia grandis* Willd. in Western Australian Journal of Botany 33:261-270.
- Alvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. & Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. Annual Review of Ecology and Systematics 27:387-421.
- Alencar, J.A. 1984. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazonia Central. 3. Distribuição espacial da regeneração natural pré-existente. Acta Amazônica 14:255-279.
- Bastrenta, B., Lebreton, J. & Thompson, J.D. 1995. Predicting demographic change in response to herbivory: a model of the effects of grazing and annual variation on the population dynamics of *Anthyllis vulneraria*. Journal of Ecology 83:603-611.
- Caswell, H. 1989. Matrix populations models. Sinauer, Sunderland.
- Clark, D.B. & Crark, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. Biotropica 19:236-244.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecological Monographs 62:315-344.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. Journal of Ecology 83:683-696.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. Journal of Tropical Ecology 10:369-383.
- Ehrlén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. Journal of Ecology 83:297-308.
- Enright, N.J. & Watson, A.D. 1992. Population dynamics of the nikau palm, *Rhopalostylis sapida* (Wendl. et Drude), in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. New Zealand Journal of Botany 30:29-43.
- 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.
- Ferson, S. 1990. Generalized stage-based modeling for population dynamics. Exeter software Inc., New York.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hartshorn, G.S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. In Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research. F.B. Golley & E. Medina (eds.). Springer-Verlag, New York. pp. 41-51.

- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant population. In Plant Ecology. M.J. Crawley (ed.). Blackwell Scientific Publ, Oxford. pp.97-136.
- Joly, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In Plant life under oxygen deprivation. M.B. Jackson, D.D. Daves & H. Lambers (eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 23-34.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika* 21:1-18.
- Matos, M.B. & Silva Matos, D.M. 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology* 86:706-708.
- Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Delgado, M.F. & Correa, G.T. 1998. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetido ao alagamento e aplicação de ethrel. *Revista brasileira de Botânica* (aceito).
- Nash, L.J. & Graves, W.R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats. *Journal of American Society of Horticultural Science* 118:845-850.
- Olmsted, I. & Alvarez-Buylla, E.R. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5:484-500.
- Peters, C.M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in Mexico. In Rain forest and management. A. Gomez-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley (eds.). Partenon Publishing - UNESCO, Paris. pp.265-272.
- Pimenta, J.A.; Medri, M.E.; Bianchini, E; Muller, C.; Okamoto, J.M.; Francisconi, L.M.J. & Correa, G.T. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Revista brasileira de Botânica* 19:215-220.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M & Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocarium mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72:977-991.
- Santos, F.A.M. 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71:504-515.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.

- Soares-Silva, L.H.; Bianchini, E; Fonseca, E.P.; Dias, M.C.; Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Iporã, Pr. Revista do Instituto Florestal 4:199-206.
- Steege, H. Ter. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100:356-367.
- West, C.J. 1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*-dominated forest in New Zealand: population predictions based on transition matrix model analysis. *Australian Journal of Botany* 43:51-71.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

Capítulo 5

**Padrão espacial de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy,
Londrina, PR.**

RESUMO - Neste estudo descreveu-se a distribuição espacial e a relação entre a densidade de indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* e a cobertura do dossel do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W). Observou-se que a população de *C. gonocarpum* não se distribuía homoganeamente no Parque, sendo maior a densidade de indivíduos nos sítios esporadicamente alagáveis, sugerindo que o alagamento exerce forte influência sobre o comportamento da espécie. Os indivíduos da área amostral alagável, exceto os adultos, apresentaram-se mais agregados comparados às áreas amostrais não alagáveis e o grau de agrupamento reduziu-se da classe de menor tamanho para a classe de maior tamanho, em todas as áreas amostrais. A luz foi considerada outro fator importante no ciclo de vida desta espécie, por estar relacionada com o recrutamento de juvenis e, possivelmente, com o maior espaçamento dos adultos.

ABSTRACT - This study describes the spatial distribution and the relationship between the density of *Chrysophyllum gonocarpum* individuals and the canopy cover of the Mata dos Godoy State Park (23°27'S, 51°15'W). The *C. gonocarpum* population was not distributed homogeneously in the Park and the greatest density of individuals was observed in the sporadically flooded sites, which suggests that flooding has a strong influence on the behavior of the species. The individuals of the flood sample area, except the adults, were found closer together compared with the unflood sample areas and the degree of grouping reduced of the smallest size class to greatest size class, in all the sample areas. Light was considered another important factor in the life cycle of this species, because it is related with the recruitment of juveniles and possibly to the greater spacing of the adults.

Key words - *Chrysophyllum gonocarpum*, flooding, spatial distribution, tropical tree

Introdução

A regeneração de árvores tropicais resulta de uma complexa interação de fatores bióticos e abióticos (De Steven 1988, Howe 1990) e o padrão espacial pode auxiliar na compreensão da influência destes fatores, pois a distribuição espacial de plantas maduras reflete o padrão espacial de recrutamento e de mortalidade dos indivíduos mais jovens (Hutchings 1986). A ação de dispersores e predadores de sementes, patógenos e herbívoros influencia a distribuição de plântulas no ambiente que é heterogêneo quanto à luz, água e nutrientes do solo, que são necessários para o crescimento dos indivíduos até o dossel (De Steven 1988).

Hubbell (1979) sugeriu que a maioria das populações de espécies arbóreas de florestas tropicais, tendiam a apresentar distribuição agrupada. A agregação dos indivíduos pode ser promovida pelo processo de dispersão e pela distribuição de microhabitats favoráveis ao recrutamento. No entanto, a densidade de indivíduos nestes agrupamentos tende a ser reduzida pela mortalidade, em razão da predação, patógenos ou estresses físicos (Van Groenendael et al. 1996).

A escala espacial de agrupamento dos indivíduos deve variar entre as espécies, pois estas, provavelmente, apresentam diferenças na demanda de recursos bióticos e abióticos, o que deve resultar em diferentes taxas de mortalidade e recrutamento, no espaço e no tempo. Hubbell (1979) observou que aumentando a área das unidades amostrais de 4 m² até 38.416 m² (escala), em geral, diminuía a agregação das espécies. Isto também foi verificado para *Carapa guianensis*, entre as escalas mínimas e máximas de 46 m² e 256 m² (Henriques & Sousa 1989). Entretanto, Martini (1996) observou aumento na agregação dos indivíduos de *Acacia polyphylla*, *Piptadenia gonoacantha* e *Aspidosperma polyneuron* aumentando-se a escala espacial de 25 m² até 625 m².

As espécies também podem diferir no grau de agrupamento dos indivíduos de diferentes tamanhos. Martini (1996) verificou que o grau de agrupamento dos indivíduos de *Acacia polyphylla*, *Piptadenia gonoacantha* e *Aspidosperma polyneuron* diminuía dos menores para os maiores. Isso também foi verificado para *Carapa guianensis* (Henriques & Sousa 1989) e *Kielmeyera coriacea* (Oliveira et al. 1989), sendo sugerido, pelos autores, que efeitos dependentes da densidade poderiam estar atuando sobre os indivíduos menores, propiciando um aumento no espaçamento entre os indivíduos adultos. Entretanto, Silva (1991) observou que o grau de agrupamento dos indivíduos de *Euterpe edulis* aumentava dos menores para os maiores, e sugeriu que a disponibilidade de água foi o fator relacionado à agregação dos indivíduos em determinados sítios da área amostrada.

Vários fatores bióticos e abióticos podem afetar os parâmetros demográficos das espécies e em conseqüência, podem influenciar no padrão espacial das mesmas. Entre os fatores bióticos, podem ser citados a variação anual na produção de sementes, predação e patogenia. De Steven (1994) verificou que o recrutamento em três espécies arbóreas variou entre anos, em razão da variação na quantidade de sementes produzidas e Howe (1990) observou que a herbivoria aumentou a probabilidade de morte de juvenis de *Virola surinamensis*. A luz (clareiras) e os nutrientes do solo estão entre os fatores abióticos que podem influenciar os padrões espaciais das espécies. De Steven (1988) e Howe (1990) observaram que a sobrevivência e o crescimento de plântulas e juvenis de *Dipteryx panamensis* e juvenis de *Virola surinamensis*, respectivamente,

foram maiores em ambientes de clareiras que sob dossel. As clareiras, que se formam aleatoriamente no espaço e no tempo, podem alterar o padrão espacial destas espécies.

O alagamento é um importante fator do ambiente que pode influenciar os parâmetros demográficos das espécies. Em um estudo desenvolvido em uma reserva florestal na região Sul do Brasil, verificou-se que o alagamento aumenta a mortalidade de indivíduos jovens de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl., quando comparado a locais não alagados (capítulo 4). Com o objetivo de estudar a influência do alagamento sobre a distribuição espacial dos indivíduos de *C. gonocarpum*, procurou-se responder às seguintes questões: A população de *C. gonocarpum* se distribui homogêaneamente no Parque? O padrão espacial é o mesmo nas áreas alagável e não alagável do Parque? O padrão espacial difere entre as classes de tamanho? O padrão espacial se altera no tempo? O padrão espacial está relacionado ao grau de cobertura do dossel?

Material e Métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, que possui uma área de 680 hectares de floresta estacional semidecidual (Silveira 1993). O relevo é uma suave planície na porção norte, com uma altitude aproximada de 600 m e com algumas colinas paralelas com declives moderados na parte sul. As encostas destas colinas podem atingir o ribeirão dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou podem terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30 m de largura e 500 m de altitude, a qual está sujeita à inundações.

Nos sítios esporadicamente inundáveis do Parque foi demarcada uma área amostral de 5000 m² (AA) dividida em três grupos de 16, 18 e 16 parcelas contíguas de 10 m x 10 m, respectivamente (Figura 5 da introdução geral). Duas outras áreas amostrais de 5000 m² cada foram demarcadas na porção norte do Parque, no alto da vertente (ANA1 e ANA2). Na ANA1 foram demarcadas 50 parcelas contíguas de 10 m x 10 m, enquanto que na ANA2, a demarcação das 50 parcelas (10 m x 10 m) seguiu o esquema de alocação de parcelas da AA (Figura 5 da introdução geral). A demarcação de duas áreas nas partes não alagáveis permitiu verificar se as ANAs eram mais homogêneas entre si, quando comparadas a AA.

Os indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* foram divididos em classes de altura conforme o capítulo 3, denominadas aqui como plântulas, juvenil, imaturos e adultos. Deve-se salientar que as denominações não estão necessariamente relacionadas aos estádios ontogenéticos, sendo os nomes usados para facilitar a redação. Em maio de 1995 foram marcados e mapeados

todos os indivíduos presentes nas 50 parcelas (100m²) de cada área amostral (AA, ANA1 e ANA2). Mediu-se o comprimento dos indivíduos com até 1,5 m ou estimou-se a altura dos indivíduos maiores que 1,5 m. Estas áreas foram reamostradas em maio/96 e maio/97 e todos os indivíduos foram remedidos, sendo registrado o número de mortes e as plântulas recrutadas no intervalo entre as visitas. Calculou-se a frequência de indivíduos em cada classe de altura em cada área, para os meses de maio/95, maio/96 e maio/97.

A análise do padrão espacial dos indivíduos em maio/95, maio/96 e maio/97 foi realizada utilizando-se o Coeficiente de Dispersão obtido por meio da fórmula: $CD = S^2 / \bar{X}$, onde S^2 é a variância e \bar{X} é a média do número de indivíduos por unidade amostral (Krebs 1989). Para $CD > 1,0$, o padrão de distribuição dos indivíduos é agregado; $CD < 1,0$, distribuição uniforme e $CD = 1,0$, o padrão de distribuição é aleatório. O CD foi calculado considerando-se as três áreas amostrais de 5000 m² e as 50 amostras de 100 m² dentro de cada área amostral. Calculou-se também o CD para os indivíduos mortos e os ingressantes nas classes de plântulas e juvenis, em cada área amostral, para os intervalos de maio/95 a maio/96 e de maio/96 a maio/97.

Para testar se os valores do CD diferiam entre as áreas amostrais, utilizou-se um teste t (Brower & Zar 1977).

Para verificar se a morte dos indivíduos era dependente da densidade, efetuou-se uma análise de regressão entre o número de indivíduos mortos por parcela pelo número inicial de indivíduos por parcela, para os dois intervalos de tempo. Quando os dados melhor se aderem a uma regressão linear, sugere-se que a mortalidade foi independente da densidade, enquanto que uma regressão exponencial sugere dependência da densidade (F.A.M. Santos, comunicação pessoal).

O índice de cobertura do dossel (%) por parcela, em cada uma das áreas e para cada estação (primavera de 1995 até o inverno de 1996) foi estimado com o uso de um densiômetro (Lemmon 1956). Somando-se os dados das quatro estações, calculou-se o índice de cobertura médio "anual" para cada parcela (ver detalhes no capítulo 1). A densidade de indivíduos em cada classe de altura, por parcela, foi correlacionada com o índice de cobertura médio das mesmas. Como o índice de cobertura é expresso em %, antes das análises, os dados de cobertura foram transformados para arcoseno $\sqrt{\text{proporção}}$. Correlações de densidade entre as classes de tamanho também foram realizadas. Para estas correlações, as áreas foram consideradas conjuntamente.

Resultados

A densidade de indivíduos na AA foi de 6 a 13 vezes maior do que nas ANAs (Tabela 1). Pode-se notar a alta densidade de plântulas e juvenis na AA, onde ocorreram até 253 e 103

indivíduos em determinadas parcelas, respectivamente. A diferença de 1,5 vezes na densidade entre as ANAs se deveu principalmente ao número de plântulas e juvenis, que foi maior na ANA1, sendo que o número de imaturos e de adultos foram semelhantes. O número máximo e mínimo de indivíduos por parcela, em cada classe de altura, mostra a heterogeneidade entre elas (Tabela 1).

Tabela 1. Número de indivíduos em cada classe de tamanho de *Chrysophyllum gonocarpum* amostrados em 50 parcelas (10 m x 10 m), na área amostral alagável (AA) e nas áreas amostrais não alagáveis (ANA1 e ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os desvios padrão referem-se às médias apresentadas na linha anterior.

	maio / 95			maio / 96			maio / 97		
	AA	ANA1	ANA2	AA	ANA1	ANA2	AA	ANA1	ANA2
n° total de plântulas	1989	104	44	1694	67	33	814	51	25
n° total de juvenis	407	165	122	484	179	126	519	177	123
n° total de imaturos	52	8	10	49	8	9	50	7	10
n° total de adultos	53	11	10	56	11	10	58	12	10
n° total de indivíduos	2501	288	186	2283	265	178	1441	247	168
n° máx. plântulas / parcela	253	14	6	226	11	6	119	10	3
n° mín. plântulas / parcela	2	0	0	2	0	0	0	0	0
n° méd. plântulas / parcela	39,8	2,1	0,9	33,9	1,3	0,7	16,3	1,0	0,5
desvio padrão	45,5	2,8	1,3	41,5	2,0	1,1	23,1	1,6	0,9
CV	114	133	144	122	154	157	142	160	180
n° máx. juvenis / parcela	84	11	12	90	12	12	103	12	13
n° mín. juvenis / parcela	0	0	0	0	0	0	1	0	0
n° méd. juvenis / parcela	8,1	3,3	2,4	9,7	3,6	2,5	10,4	3,5	2,5
desvio padrão	15,1	2,8	2,8	17,5	3,3	2,8	19,0	3,2	2,8
CV	186	85	117	180	92	112	183	91	112
n° máx. imaturos / parcela	4	2	2	5	2	1	6	2	1
n° mín. imaturos / parcela	0	0	0	0	0	0	0	0	0
n° méd. imaturos / parcela	1,0	0,2	0,2	1,0	0,2	0,2	1,0	0,1	0,2
desvio padrão	1,2	0,4	0,5	1,3	0,4	0,4	1,3	0,4	0,4
CV	120	200	250	130	200	200	130	400	200
n° máx. adultos / parcela	4	2	2	4	2	2	4	2	2
n° mín. adultos / parcela	0	0	0	0	0	0	0	0	0
n° méd. adultos / parcela	1,1	0,2	0,2	1,1	0,2	0,2	1,2	0,2	0,2
desvio padrão	1,1	0,5	0,5	1,1	0,5	0,5	1,1	0,5	0,5
CV	100	250	250	100	250	250	92	250	250

A população de *C. gonocarpum* apresentou distribuição fortemente agregada no Parque (Tabela 2), sendo que os indivíduos ocorreram, predominantemente, na AA (Tabela 1). A área alagável apresentou uma distribuição muito mais agregada que as áreas não alagáveis, que foram bastante similares entre si (Tabela 2, Figuras 1-5). Os indivíduos, na área alagável, estiveram presentes em todas as parcelas, embora em diferentes densidades (Figuras 1 e 2). A variação no

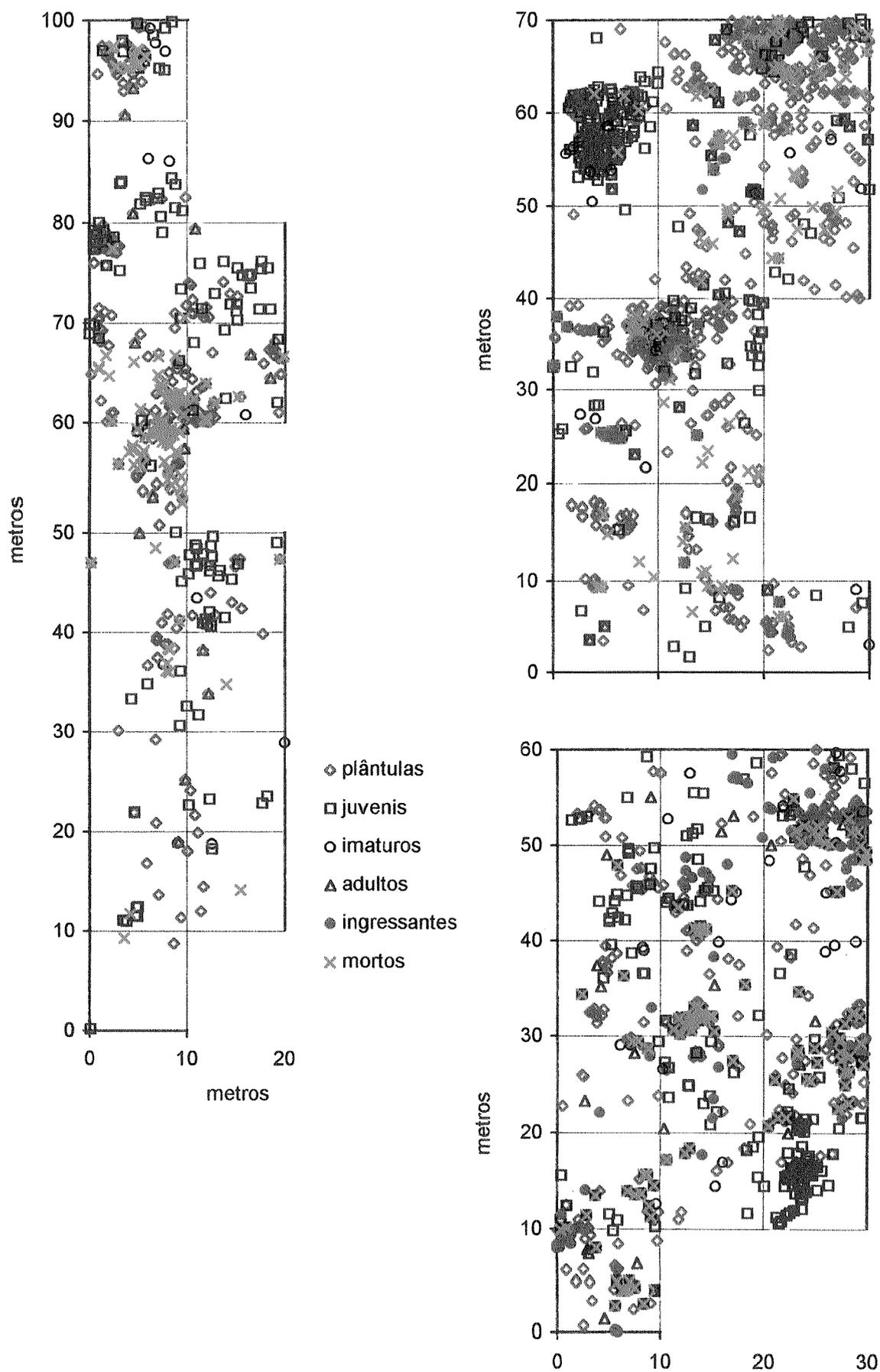


Figura 1. Mapeamento dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral alagável (AA) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr, no período de maio/95 a maio/96.

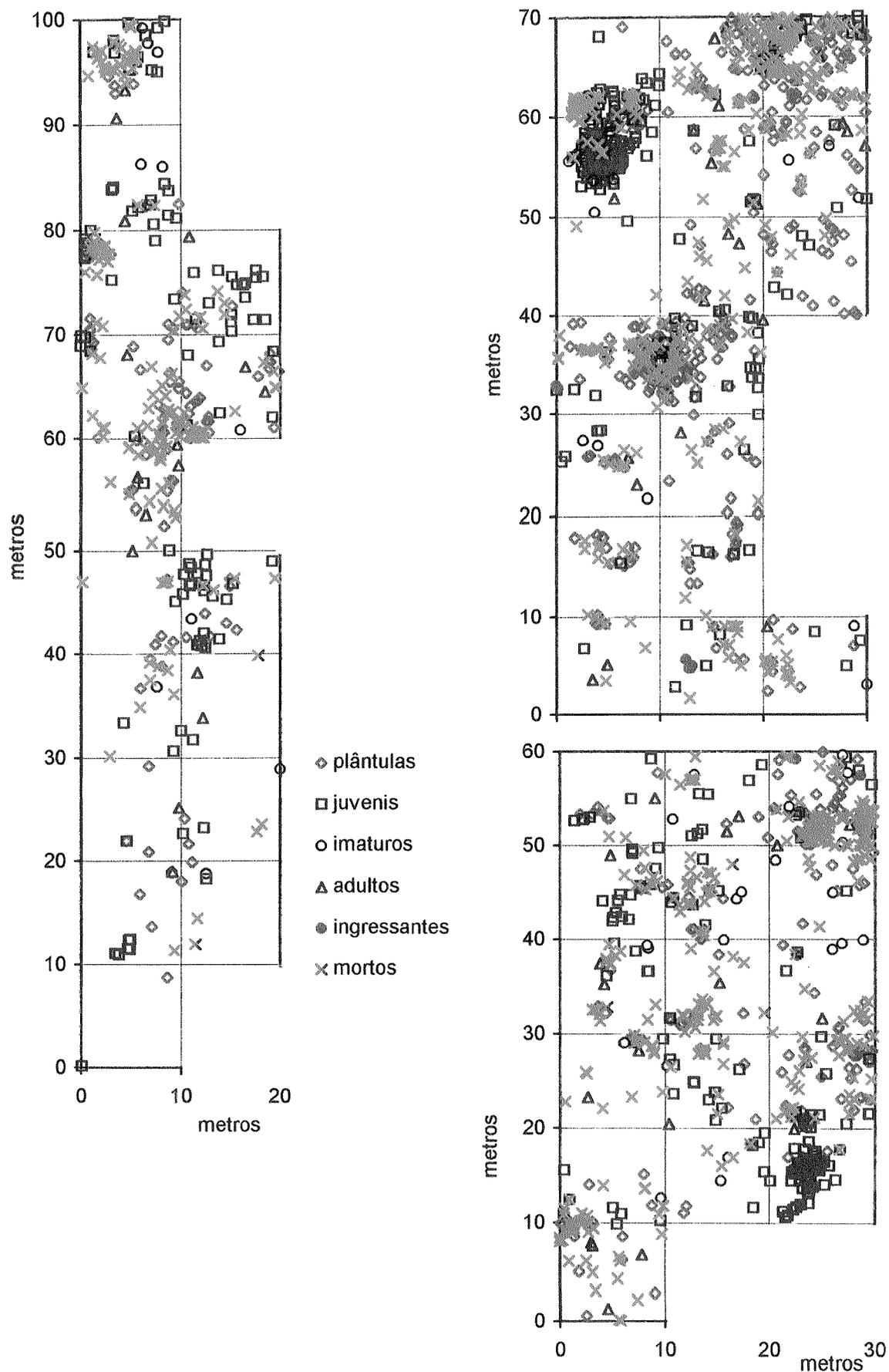


Figura 2. Mapeamento dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral alagável (AA) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr, no período de maio/96 a maio/97.

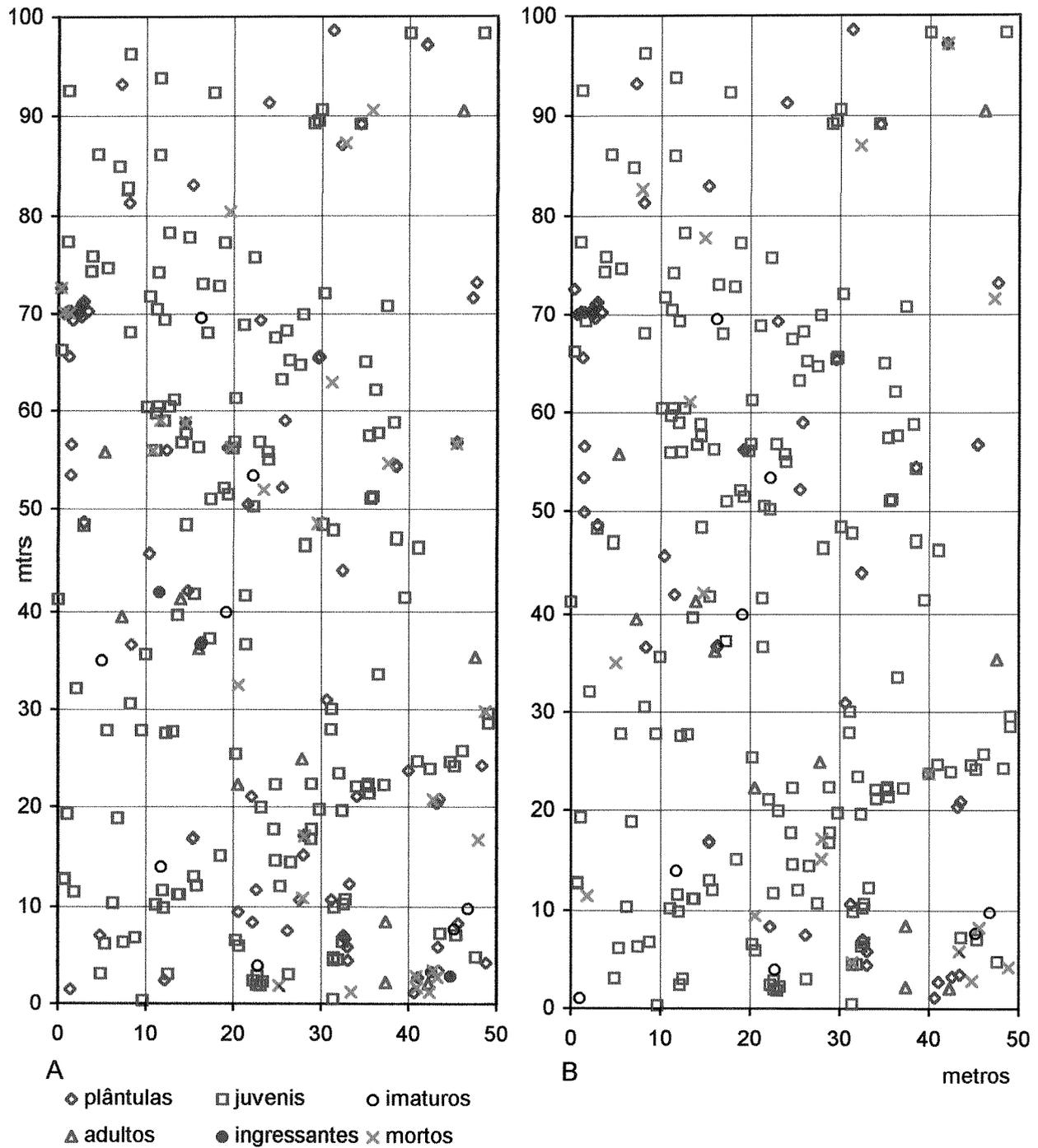


Figura 3. Mapeamento dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável 1 (ANA1) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr. A - maio/95 a maio/96, B - maio/96 a maio/97.

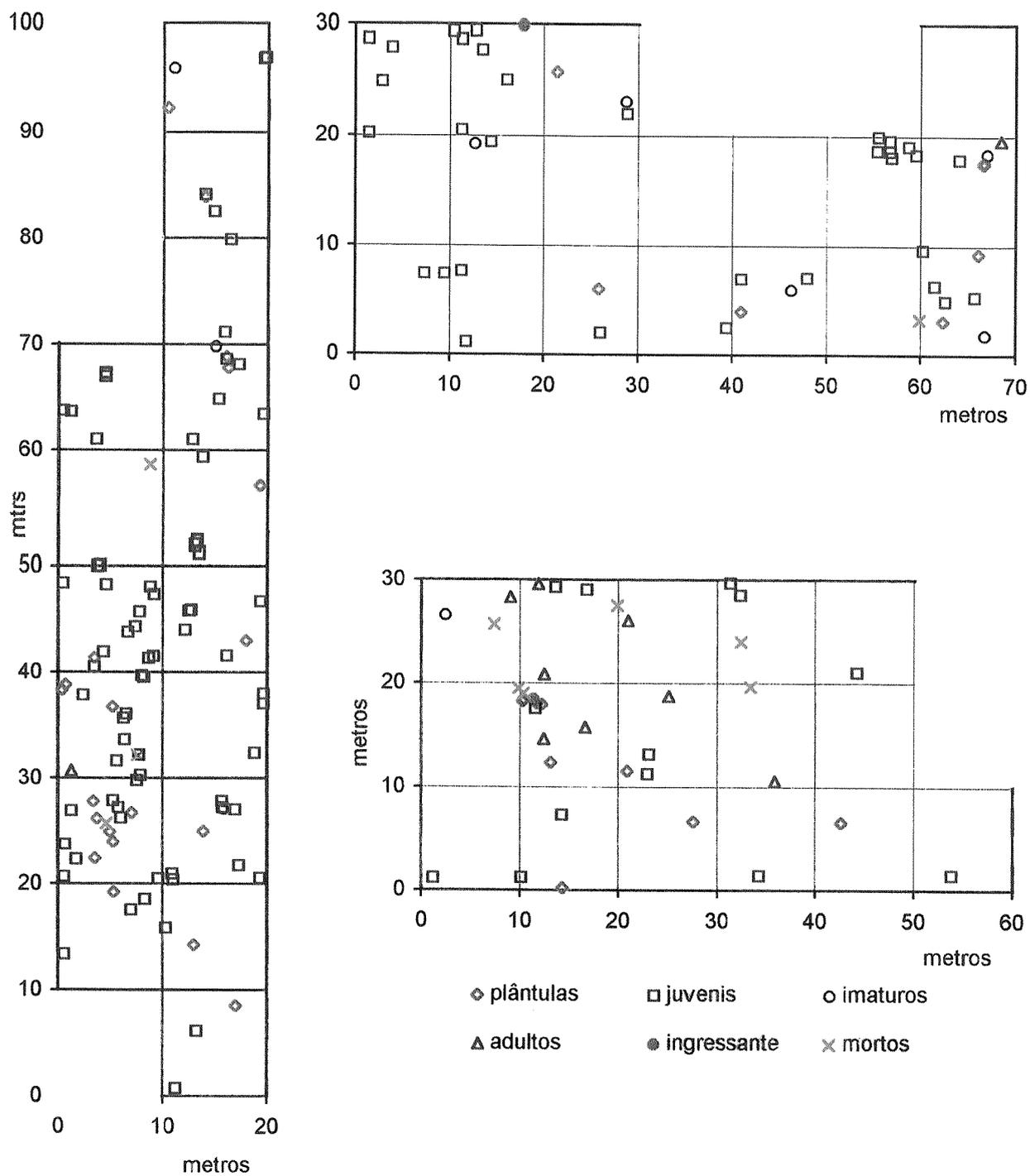


Figura 4. Mapeamento dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável 2 (ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr, no período de maio/95 a maio/96.

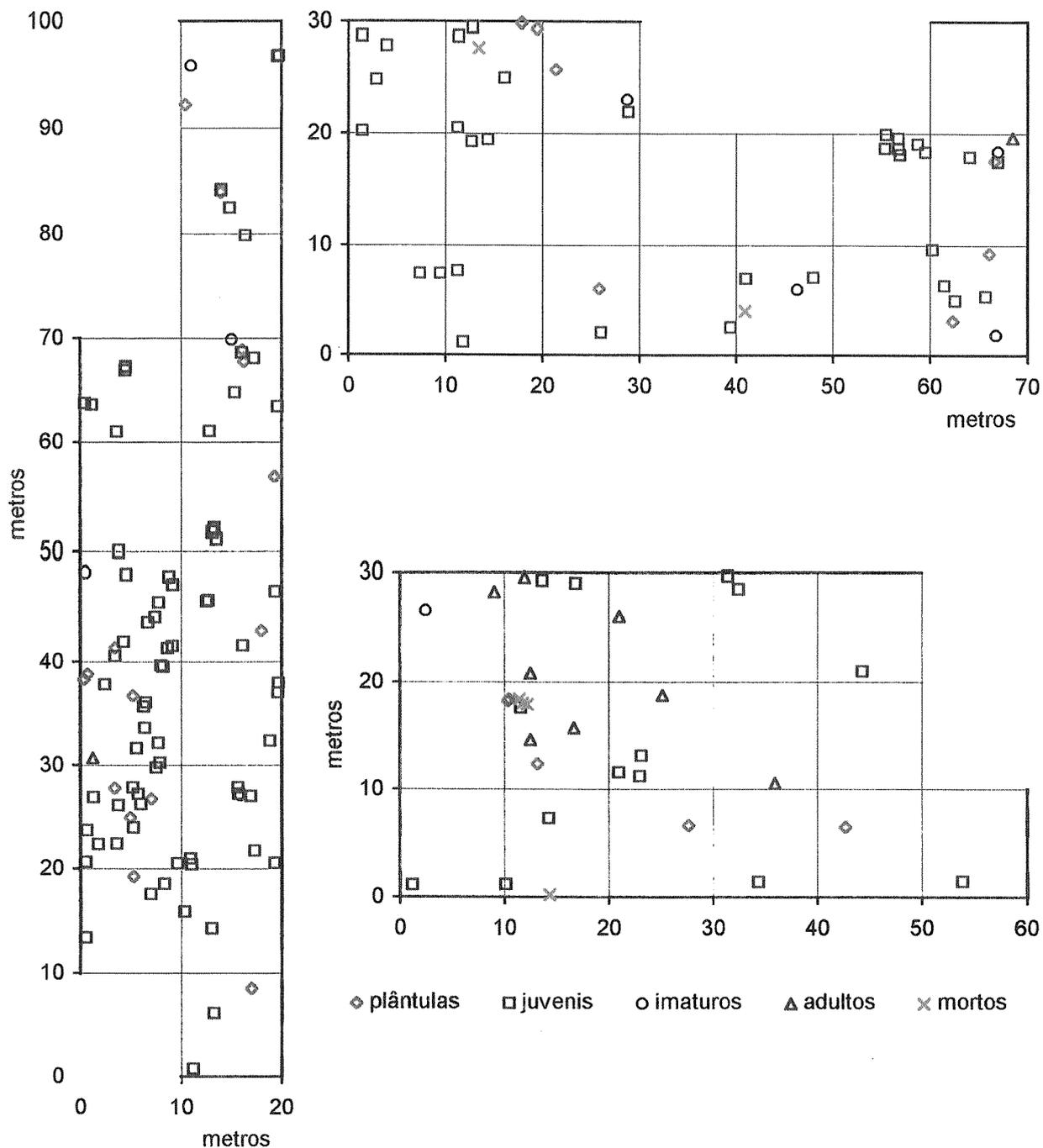


Figura 5. Mapeamento dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* na área amostral não alagável (ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr, no período de maio/96 a maio/97.

número de indivíduos por parcela pode estar relacionada a heterogeneidade na dispersão das sementes (maior número de plântulas ao redor de indivíduos adultos) ou diferenças nas probabilidades de estabelecimento dos indivíduos, em razão da heterogeneidade do ambiente. Apesar da redução nos valores de CD durante o estudo (Tabela 2), o padrão espacial não se alterou (Figuras 1-5).

Tabela 2. Coeficiente de dispersão (CD) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. O CD foi calculado para o Parque (total - três amostras de 5000 m²) e para cada área amostral (AA - área amostral alagável; ANA1 - área amostral não alagável 1; ANA2 - área amostral não alagável 2). Os valores nas colunas, seguidos por letras iguais, não diferem significativamente (Teste t, $p < 0,05$).

	MAI/95	MAI/96	MAI/97
Total	1150	1041	548
Área alagável (AA)	48,87 A	48,40 A	36,26 A
Área não alagável 1 (ANA1)	4,15 B	3,52 B	3,30 B
Área não alagável 2 (ANA2)	3,50 C	3,51 B	3,46 B

As plântulas e juvenis da AA e ANA1 e os juvenis da ANA2 apresentaram distribuição agregada durante todo o período de estudo, principalmente na AA (Figura 6). As plântulas apresentaram uma tendência em diminuir o nível de agregação durante o estudo, de forma que, na ANA2, as plântulas se distribuíram aleatoriamente, em maio/97 (Figura 6C). O padrão espacial de mortalidade das plântulas foi, em geral, agregado, principalmente em maio/97 (Figura 7), o que determinou a redução no agrupamento das plântulas, nas três áreas amostrais, embora o recrutamento de novas plântulas tenha ocorrido agrupadamente, na maioria dos casos. Observou-se aumento no agrupamento dos juvenis da AA, durante todo o estudo e da ANA1, entre maio/95 e maio/96 (Figura 6A e B), em consequência do recrutamento agregado dos mesmos (Figura 7). Para as três áreas amostrais, o padrão espacial de mortalidade dos juvenis foi sempre aleatório, exceto para AA, em maio/97 (Figura 7). Em geral, a distribuição espacial dos imaturos e adultos seguiu o padrão aleatório (Figura 6).

A mortalidade dos indivíduos, em geral, foi independente da densidade (Figura 8).

Os juvenis apresentaram correlação negativa e significativa com o índice de cobertura para os três levantamentos, indicando que o recrutamento de juvenis deve ser maior nas parcelas mais abertas (Tabela 3). As demais classes de altura não apresentaram correlações significativas com o índice de cobertura (Tabela 3).

Em geral, observaram-se correlações de densidade significativas entre todas as classes de altura, exceto juvenis e adultos (Tabela 3).

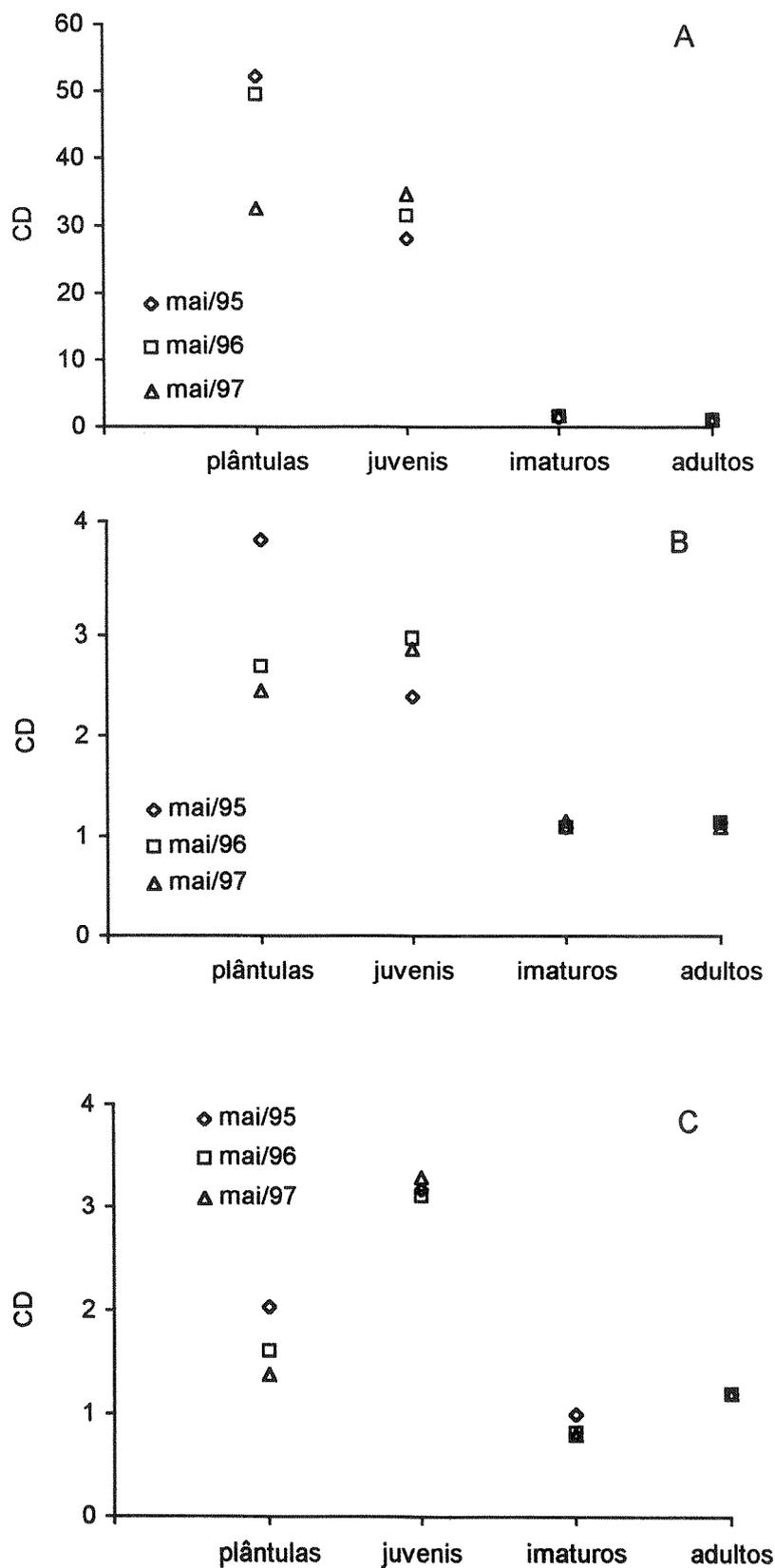


Figura 6. Coeficiente de dispersão (CD) para as quatro classes de altura de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável, B - área não alagável 1, C - área não alagável 2.

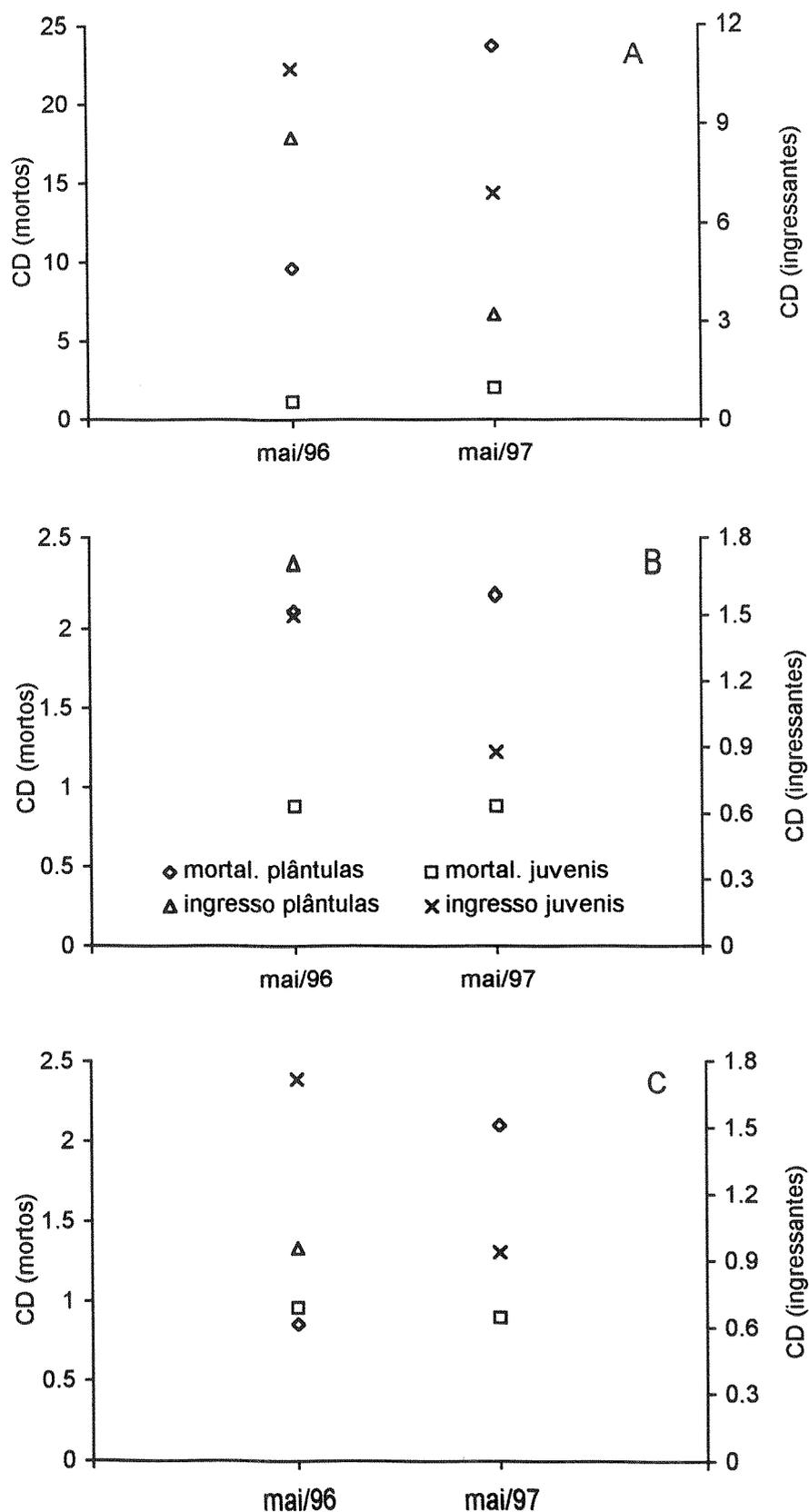


Figura 7. Coeficiente de dispersão (CD) para plântulas e juvenis mortos e recrutados, de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável, B - área não alagável 1, C - área não alagável 2.

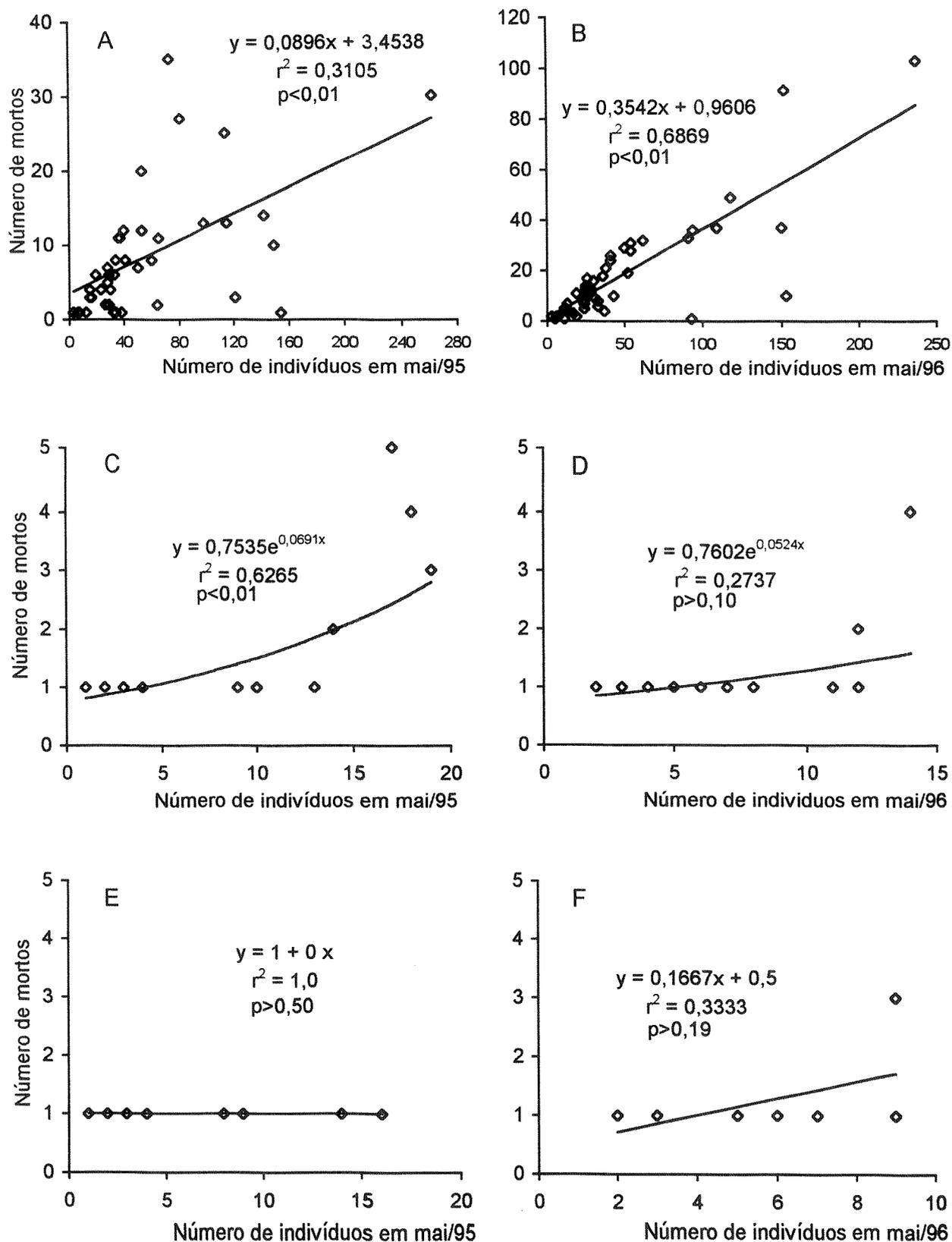


Figura 8. Relação do número de mortos pelo número inicial de indivíduos por parcela de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A,B - área alagável; C,D - área não alagável 1; E,F - área não alagável 2. A,C,E - maio/95 a maio/96; B,D,F - maio/96 a maio/97.

Tabela 3. Correlação entre os dados de densidade (D) de *Chrysophyllum gonocarpum*, em parcelas de 10 m x 10 m no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. * $p < 0,10$; *** $p < 0,01$.

		D plântulas	D juvenis	D imaturos	D adultos
D juvenis	maio/95	0,22***			
	maio/96	0,24***			
	maio/97	0,27***			
D imaturos	maio/95	0,29***	0,15*		
	maio/96	0,30***	0,32***		
	maio/97	0,23***	0,38***		
D adultos	maio/95	0,41***	0,11	0,28***	
	maio/96	0,40***	0,06	0,27***	
	maio/97	0,35***	0,08	0,25***	
Ind. cobert.	maio/95	-0,15*	-0,28***	-0,03	-0,10
	maio/96	-0,13	-0,32***	-0,12	-0,08
	maio/97	-0,11	-0,33***	-0,15*	-0,08

Discussão

O grau de agregação observado em diferentes escalas na população de *C. gonocarpum* no Parque indica que a mesma se estabelece preferencialmente em determinadas partes, em especial, na área alagável, possivelmente em razão de maior número de microambientes favoráveis ao seu estabelecimento. Distribuição fortemente agregada é uma característica atribuída a espécies pioneiras (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992), pois o recrutamento dos indivíduos ocorre apenas em clareiras. No entanto, esta distribuição pode ser encontrada em qualquer espécie que recrute preferencialmente em ambientes com características particulares. Peres & Baider (1997) observaram que os indivíduos de *Bertholletia excelsa* estavam restritos a solos bem drenados, ocupados por florestas de terra firme e que a espécie apresentava distribuição espacial fortemente agrupada na área de estudo.

Considerando-se as áreas amostrais, também se observou padrão de distribuição agrupado dos indivíduos, mostrando que, em escala menor, também ocorre uma distribuição heterogênea dos microambientes favoráveis à espécie. Para a área alagável as diferenças microtopográficas podem ser importantes por determinar o grau de hipoxia ao qual a espécie será submetida.

Os frutos de *C. gonocarpum* normalmente caem sob a planta-mãe, resultando em recrutamento agregado das plântulas. Isto sugere que não houve influência negativa nem dos adultos sobre as plântulas e, possivelmente nem das plântulas sobre elas mesmas, como no caso

da hipótese de existência de alelopatia ou efeitos tóxicos (Leite & Rankin 1981), justificando a correlação de densidade encontrada entre plântulas e adultos.

Observou-se redução no grau de agregação dos indivíduos menores para os maiores, sendo que o padrão espacial do conjunto total dos indivíduos foi fortemente influenciado pela distribuição espacial de plântulas e juvenis. Redução no grau de agrupamento entre classes de tamanho também foi observado por Henriques & Sousa (1989), Oliveira et al. (1989) e Martini (1996). Intensos agrupamentos de plântulas poderiam resultar em desvantagem para as plantas individuais e poderia levar a mortalidade dependente da densidade por meio de competição intraespecífica ou maior risco de ataque por herbívoros e patógenos (Hutchings 1986). Verificou-se que predadores e patógenos não estavam entre as principais causas de morte de indivíduos de *C. gonocarpum* (ver capítulo 8) e que para a AA, o alagamento (e suas conseqüências) foi a principal causa de morte, especialmente entre os indivíduos menores (capítulo 4). Portanto, a redução na agregação dos indivíduos desta espécie não esteve relacionada a mortalidade dependente da densidade, como sugerido por Henriques & Sousa (1989) e Oliveira et al. (1989), para as espécies por eles estudadas.

A correlação de densidade de plântulas, juvenis e imaturos sugere que o ambiente de estabelecimento das plântulas são os mesmos para os indivíduos maiores, ou seja, que os juvenis e imaturos foram recrutados próximo aos adultos parentais. Entretanto, em ambientes mais iluminados, a densidade dos juvenis foi maior, indicando serem sítios mais favoráveis ao desenvolvimento dos mesmos. Talvez por esta razão não foi observada correlação de densidade de juvenis e adultos, pois os últimos poderiam sombrear os juvenis, reduzindo o recrutamento. Clark & Clark (1992) observaram que juvenis de espécies de dossel ou emergentes cresciam substancialmente em altura e diâmetro, em resposta a pequenos incrementos na intensidade de luz. Augspurger (1983), De Steven (1988) e Howe (1990) também observaram melhor desempenho de plântulas e/ou juvenis sob condições de clareira.

Não se observou relação de densidade dos imaturos com o índice de cobertura, provavelmente porque pode ter ocorrido o fechamento do dossel, durante ou após o recrutamento dos mesmos.

Embora o grau de agrupamento tenha sido maior na área alagável, os adultos apresentaram-se distribuídos aleatoriamente em todas as áreas amostrais. Isto sugere que outros fatores estão envolvidos na distribuição espacial dos indivíduos. Como a área amostral alagável apresentou-se mais aberta e mais iluminada (capítulo 1), a densidade de juvenis foi maior em sítios mais abertos e o recrutamento de imaturos foi maior na área alagável (capítulo 4), pode-se sugerir

a maior irradiância como um fator importante no ciclo de vida de *C. gonocarpum*, que possivelmente contribui para um menor agrupamento dos indivíduos adultos.

Referências bibliográficas

- Alvarez-Buylla, E.R. & Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- Augspurger, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196.
- Brower, J.E. & Zar, J.H. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. 2^a ed. Brown Publishers, Dubuque.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- De Steven, D. 1988. Light gaps and long-term seedling performance of a neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). *Journal of Tropical Ecology* 4:407-411.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383.
- Henriques, R.P.B. & Sousa, E.C.E.G. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in Northeastern Brazil. *Biotropica* 21:204-209.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-280.
- Hubbell, 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. In *Plant Ecology*. M.J. Crawley (ed.). Blackwell Scientific Publ, Oxford. pp.97-136.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York.
- Leite, A.M.C. & Rankin, J.M. 1981. Ecologia de plântulas de *Pithecolobium racemosum* Ducke. 1 - Número de distribuição dos indivíduos. *Acta Amazonica* 11:19-34.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2:314-320.
- Martini, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Oliveira, P.E.A.M., Ribeiro, J.F. & Gonzales, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista brasileira de Botânica* 12:39-47.

- Peres, C.A. & Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13:595-616.
- Silva, D.M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Van Groenendael, J.M, Bullock, S.H & Pérez-Jiménez, A. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:11-24.

Capítulo 6

**Crescimento de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy,
Londrina, PR.**

RESUMO - Avaliaram-se as taxas de crescimento em altura, diâmetro e número de folhas de indivíduos com até 1,5 m de comprimento de *Chrysophyllum gonocarpum* em sítios esporadicamente alagáveis e não alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W). As taxas de crescimento flutuaram semestralmente em ambas as áreas, não ocorrendo diferenças entre as áreas amostrais, ao final de dois anos de estudo. As plantas das parcelas com menor cobertura arbórea apresentaram maior crescimento em altura, sugerindo que a luz influencia a performance desta espécie. Os indivíduos que morreram tenderam a apresentar menores taxas de crescimento no semestre anterior ao da morte, quando comparados aos indivíduos sobreviventes. Embora não ocorreram diferenças marcantes entre as áreas amostrais, observaram-se maiores variações nas taxas de crescimento para a área alagável, provavelmente em razão da maior variação da cobertura arbórea.

ABSTRACT - This study assessed growth rates for height, diameter and number of leaves on *Chrysophyllum gonocarpum* individuals up to 1.5 m high in localities sporadically flooded and unflooded localities in the Mata dos Godoy State Park (23°27'S, 51°15'W). The growth rates fluctuated semestery in both areas and there was no difference among the sampled areas at the end of two years' study. The plants from plots with less tree cover had a greater height growth, suggesting that light influences the performance of this species. The individuals that died tended to have lower growth rates in the semester before death when compared with surviving individuals. Although no marked differences were observed among the sampled areas, greater variation was observed in the flooded area, probably because of the greater variation in tree cover.

Key words - *Chrysophyllum gonocarpum*, flooding, growth, tropical tree

Introdução

O crescimento de uma planta, durante o seu ciclo de vida, segue uma curva sigmoideal, com uma fase de crescimento inicial lenta seguida de uma fase de crescimento acelerado, que posteriormente se faz mais lento e cessa quando a árvore alcança sua idade adulta (Magalhães 1985). Entretanto, o crescimento de plantas em uma floresta é muito variável, inclusive entre indivíduos do mesmo tamanho inicial e da mesma espécie (Swaine et al. 1987, Welden et al. 1991, Clark & Clark 1992, Condit et al. 1993 e Felfili 1995), pois o crescimento das plantas pode ser afetado por interações competitivas, variação no solo e na topografia, diferenças nos

microambientes e genéticas dos indivíduos (Primack et al. 1985, Swaine et al. 1987 e Milton et al. 1994).

A luz é um dos principais fatores envolvidos no processo de regeneração e crescimento das espécies florestais, sendo inclusive utilizada para classificá-las em grupos ecológicos, de acordo com suas respostas a este fator (Budowski 1965, Denslow 1980, Swaine & Whitmore 1988, entre outros). Felfili (1995) constatou que as espécies emergentes e do dossel superior de uma floresta ciliar tendiam a crescer mais rapidamente que as espécies do dossel inferior e do subosque, possivelmente em razão da maior disponibilidade de luz nos estratos mais altos da floresta. Clark & Clark (1987a, 1992) também assinalaram a importância da luz para o crescimento de espécies florestais.

As plantas, em uma floresta, competem por luz com seus vizinhos e quem ganha ou perde a competição é principalmente determinado por quem sombreia quem (O'Brien et al. 1995). Assim sendo, crescer pode ser fundamental para a sobrevivência destes indivíduos. Swaine et al. (1987) verificaram maior mortalidade entre as árvores com o crescimento em diâmetro suprimido.

Apesar da importância das florestas para o ambiente em geral, muito pouco se conhece sobre o crescimento e outros aspectos da biologia de populações de espécies arbóreas, principalmente em florestas estacionais no Brasil. Portanto, estudos que avaliem aspectos da autoecologia de espécies componentes destas florestas são essenciais aos projetos de preservação florestal, bem como aos planos de reflorestamento de áreas degradadas.

A espécie *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) é comum em vários fragmentos da Floresta Estacional Semidecidual que cobria a região Norte do Estado do Paraná (Soares-Silva et al. 1992, Silveira 1993, Silva et al. 1995). Seus frutos servem de alimento para várias espécies animais (capítulo 7), razão pela qual não pode faltar na composição de florestas heterogêneas destinadas a recuperação de áreas degradadas (Reitz 1968). A espécie apresenta maior abundância em sítios esporadicamente alagáveis (capítulo 5), apesar da alta taxa de mortalidade para os indivíduos jovens, após alagamento (capítulo 4). Os sítios sujeitos à inundação apresentam menor cobertura arbórea sendo, portanto, mais iluminada, que os locais não inundáveis (capítulo 1), indicando que o crescimento dos indivíduos, provavelmente, seja diferente entre os sítios.

A proposta deste estudo foi examinar a variação nas taxas de crescimento em altura, diâmetro e incremento no número de folhas de indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* com até 1,5 m de comprimento, no tempo (dois anos) e no espaço (três diferentes áreas amostrais no mesmo fragmento florestal, incluindo uma área sujeita a alagamentos esporádicos). Levantaram-se as seguintes questões: O crescimento dos indivíduos varia ao longo do ano? O crescimento dos

indivíduos difere entre as áreas amostrais? O crescimento dos indivíduos se relaciona ao tamanho inicial? O crescimento dos indivíduos se relaciona com o grau de cobertura do dossel? O crescimento dos indivíduos está relacionado com as chances de sobrevivência?

Material e métodos

Este trabalho foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W), localizado no município de Londrina, PR, que possui uma área de 680 hectares, sendo delimitada ao sul pelo ribeirão dos Apertados. Em períodos de excessiva pluviosidade o ribeirão pode transbordar alagando áreas descontínuas às suas margens. Nestes sítios, *C. gonocarpum* apresentou maiores abundâncias que nos sítios não alagáveis da porção norte do Parque (capítulo 4).

O clima da região é do tipo Cfa - clima subtropical úmido (Köppen 1948). A temperatura média anual é de 20,9° C. O mês de janeiro é o mais quente do ano (média de 23,8° C) e o mais frio é o mês de junho (média de 16,6° C), sendo comum a ocorrência de temperaturas inferiores a 2° C no período de maio a agosto. A média pluviométrica anual é de 1612,5 mm, sendo dezembro o mês mais chuvoso (229,2 mm) e agosto, o de menor precipitação (50,5 mm). A pluviosidade durante o verão é cerca de duas vezes maior que no inverno, caracterizando duas estações bem definidas quanto a precipitação (Figura 1). Os dados meteorológicos foram obtidos junto ao Setor de Agrometeorologia do Instituto Agrônomo do Paraná - Londrina, englobando o período de janeiro de 1976 a outubro de 1997.

Na área alagável (AA), que apresenta cerca de 500 m de altitude, foram demarcadas 50 parcelas (10 m x 10 m) divididas em três grupos de 16, 18 e 16 parcelas contíguas (Figura 5 da introdução geral). Na porção norte do Parque, em uma altitude aproximada de 600 m, distando cerca de dois quilômetros da AA, foram demarcadas 100 parcelas (10 m x 10 m), sendo 50 parcelas contíguas, formando um retângulo de 50 m x 100 m (área amostral não alagável 1 - ANA1) e as 50 parcelas restantes (área amostral não alagável 2 - ANA2) foram distribuídas seguindo o esquema de alocação de parcelas da AA (Figura 5 da introdução geral). Analisaram-se as três áreas separadamente.

Em maio de 1995 foram marcados todos os indivíduos de *C. gonocarpum* com até 1,5 m de comprimento, presentes nas parcelas de cada área amostral. Destas plantas, foram medidos, semestralmente, até maio de 1997, o diâmetro ao nível do solo (DAS) e o comprimento, com auxílio de paquímetro e fita métrica, contando-se também o número de folhas.

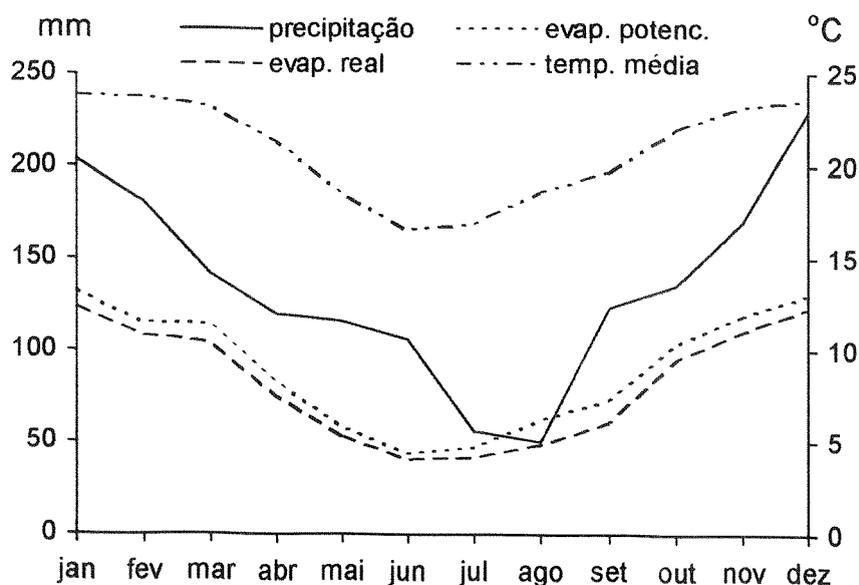


Figura 1. Diagrama climático da região de Londrina, PR, no período de janeiro de 1976 a outubro de 1997. Os dados foram fornecidos pela Setor de Agrometeorologia do IAPAR - Londrina, PR.

As taxas de incremento em altura (cm.ano^{-1}), diâmetro (cm.ano^{-1}) e número de folhas foram calculadas semestralmente, por meio da diferença entre os valores obtidos entre duas amostragens, multiplicado por 2 (dois semestres). Os indivíduos que quebraram, durante o semestre, foram excluídos das análises. A fim de comparar as áreas, calculou-se a taxa média de crescimento anual, considerando-se as amostragens de maio/95 a maio/97.

Para verificar se as taxas de incremento em altura, diâmetro e número de folhas foram dependentes do tamanho inicial dos indivíduos, foram realizadas análises de regressão linear entre o tamanho inicial e a taxa de crescimento anual, calculada entre as amostragens de maio/1995 e maio/1997. Posteriormente, realizou-se uma análise de covariância por meio do programa ANCOVA31 (Flavio A. M. Santos, Depto. Botânica, UNICAMP), para testar se as relações diferiam entre as áreas.

O índice de cobertura (%) de todas as parcelas demarcadas, desde a primavera de 1995 até o inverno de 1996, foi determinado sazonalmente com um densiômetro (Lemmon 1956) (para detalhes ver capítulo 1). Com base no índice de cobertura, dividiram-se as 150 parcelas em dois grupos ($< 85\%$ e $\geq 85\%$). As taxas de crescimento, de todos os descritores de tamanho, para os indivíduos de cada classe de cobertura foram comparadas por análise de variância (ANOVA) e teste de Tukey (a posteriori), com nível de significância de 5%. Para as análises das taxas de crescimento, no período de maio a novembro, utilizou-se a média do índice de cobertura do

inverno e da primavera e, para as análises no período de novembro a maio, a média do verão e do outono. Na análise geral utilizou-se o índice de cobertura médio das quatro estações do ano.

Para avaliar se o crescimento está relacionado com as chances de sobrevivência dos indivíduos, determinaram-se as taxas de incremento em altura, diâmetro e número de folhas dos indivíduos que morreram no semestre posterior ao da análise, objetivando comparar com as taxas dos indivíduos sobreviventes, para o semestre equivalente. A fim de verificar se a sobrevivência dos indivíduos com sinais nítidos de quebra foi menor que a dos indivíduos intactos aplicou-se um teste de qui-quadrado (χ^2) entre o número observado de indivíduos quebrados que morreram e o número esperado de mortes, aplicando-se a mesma proporção de mortalidade observada para o total dos indivíduos (intactos + quebrados). Os cálculos foram feitos para cada área amostral separadamente, considerando toda a população.

Resultados

A taxa média de crescimento em altura das plantas da área alagável manteve-se entre 2,2 e 2,5 cm.ano^{-1} até o terceiro semestre de estudo, reduzindo-se para 0,6 cm.ano^{-1} no último semestre (Figura 2A). Provavelmente esta redução foi resultante de problemas nos procedimentos de medição da altura, pois neste período ocorreu o alagamento da área, com deposição de sedimentos em vários pontos, o que elevou o nível do solo. Na ANA1 a taxa média de crescimento em altura manteve-se entre 2,3 e 3,1 cm.ano^{-1} (Figura 2B) enquanto, na ANA2 ocorreu redução na taxa média de crescimento em altura de 3,6 para 2,5 cm.ano^{-1} do primeiro para o quarto semestre (Figura 2C).

Observaram-se para as três áreas amostrais, variações semestrais nas taxas de crescimento em diâmetro, ocorrendo aumento na taxa de crescimento no período de novembro de 1995 a maio de 1996, comparado aos outros períodos (Figura 3A-C).

Para as três áreas de estudo, as taxas de incremento anual de folhas foram maiores no período de maio a novembro, sendo geralmente negativas no outro período, principalmente para as ANAs (Figura 4A-C). Deve-se notar a menor variação da taxa média para a AA, exceto no quarto semestre, período que englobou o alagamento da área.

Comparando-se as áreas amostrais, em geral, não ocorreram diferenças nas taxas de crescimento em altura e número de folhas (Figura 5A,C), embora as taxas para a AA tendessem a ser menores, principalmente considerando o período de novembro de 1996 a maio de 1997 (Figuras 2 e 4). A taxa de crescimento em diâmetro foi maior para ANA2, comparada às outras duas áreas, que não apresentaram diferenças (Figura 5B).

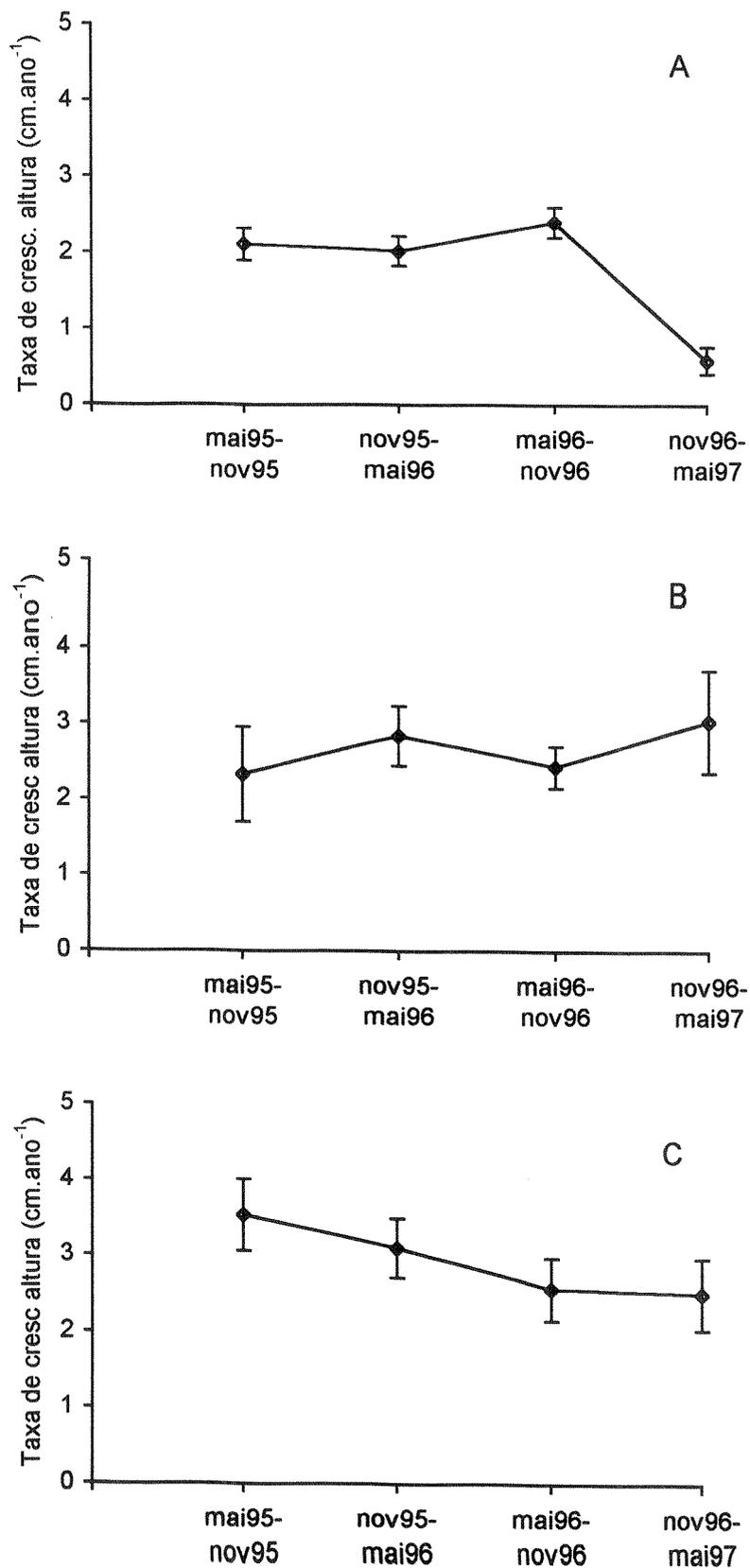


Figura 2. Taxas de crescimento em altura de plantas (até 1,5 m) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2. A barra vertical, em cada ponto, indica o erro padrão.

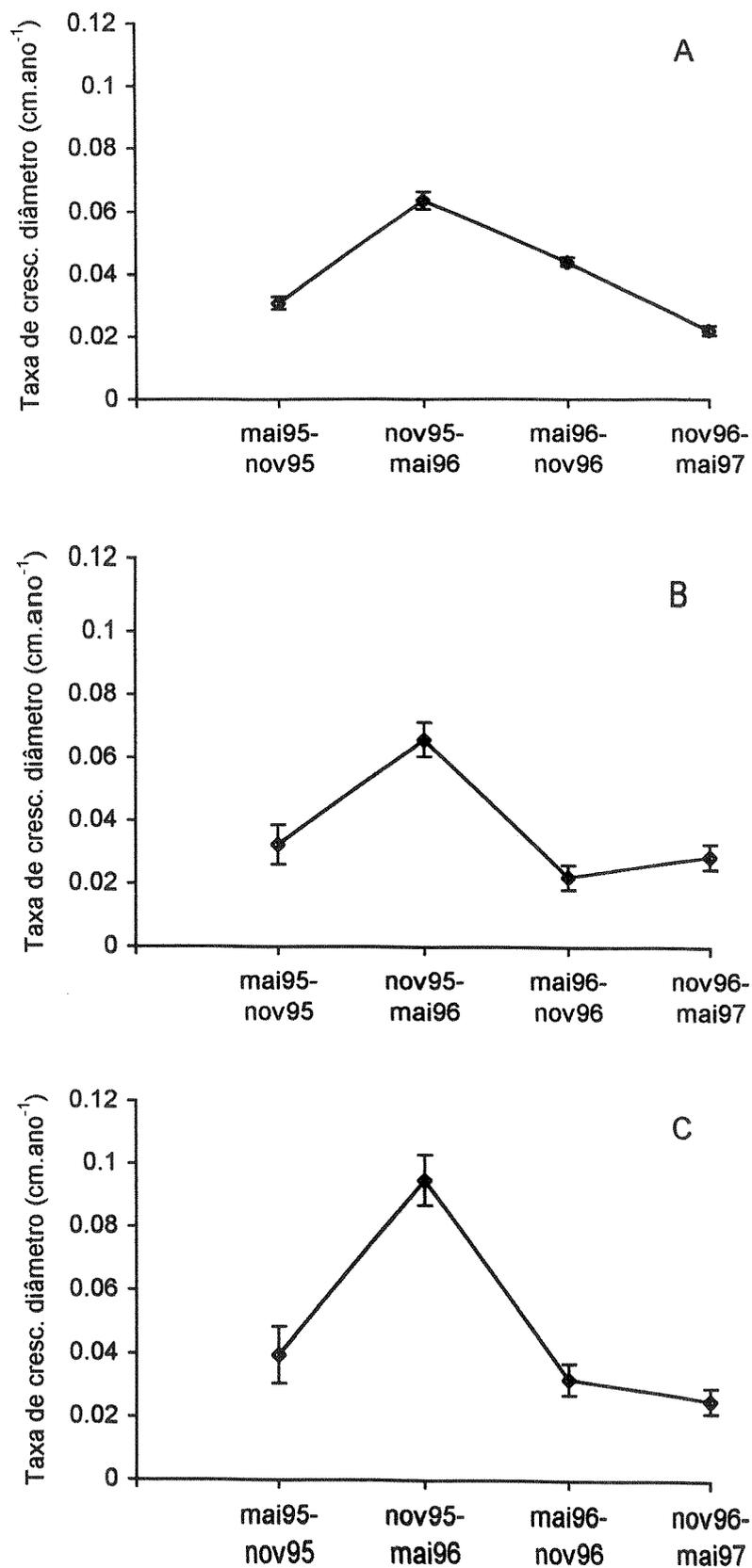


Figura 3. Taxas de crescimento em diâmetro de plantas (até 1,5 m) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2. A barra vertical, em cada ponto, indica o erro padrão.

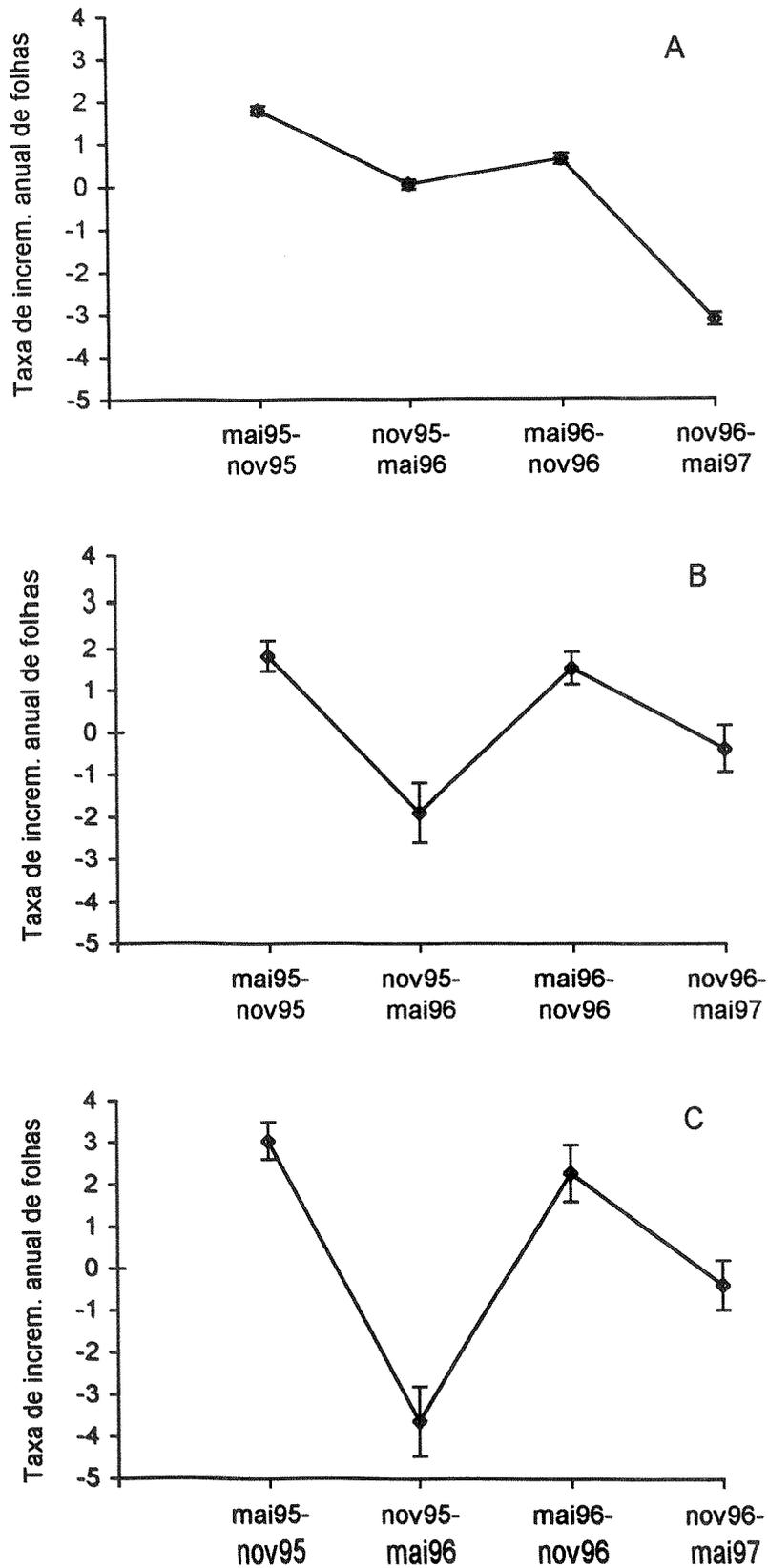


Figura 4. Taxa de incremento de folhas em plantas (até 1,5 m) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2. A barra vertical, em cada ponto, indica o erro padrão.

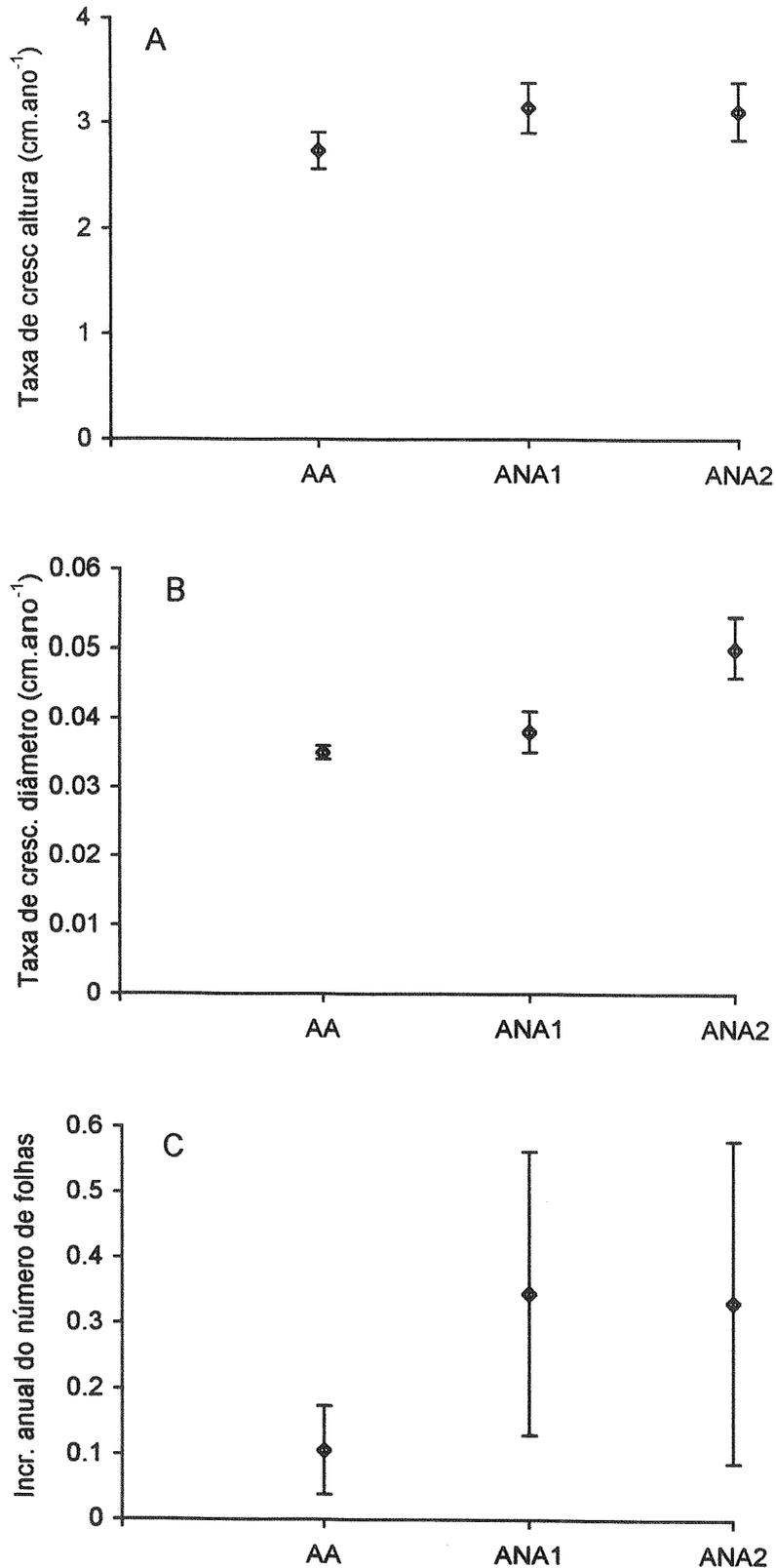


Figura 5. Comparação das taxas médias de crescimento anual em altura (A), diâmetro (B) e número de folhas (C) de plantas de *Chrysophyllum gonocarpum*, em três áreas de estudo, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. AA - área alagável; ANA1 - área não alagável 1; ANA2 - área não alagável 2. A barra vertical, em cada ponto, indica o erro padrão.

A relação entre a taxa de crescimento em altura e a altura inicial foi positiva para as três áreas (Figura 6), indicando que o crescimento foi maior nas plantas maiores que nas menores. Entretanto, os coeficientes de determinação foram baixos, principalmente para ANA1, sugerindo grande variação das taxas de crescimento em indivíduos de mesmo tamanho inicial (Tabela 1). A inclinação da reta foi significativamente maior para AA comparada às ANAs, indicando que para a mesma altura inicial, as taxas de crescimento foram maiores nos indivíduos da AA. Não se verificaram diferenças significativas nos valores de b e de a entre ANA1 e ANA2 (Tabela 1). É importante ressaltar a grande variação das taxas de crescimento em altura dos indivíduos, sendo que na AA esta taxa pode ser superior a 60 cm.ano^{-1} .

Tabela 1. Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre taxa de crescimento em altura (cm.ano^{-1}) e altura inicial (m) de *Chrysophyllum gonocarpum*, para as três áreas amostrais no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR ($\log t = a + b \log H$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Scheffé, $p < 0,05$). Todas as regressões foram significativas a $P < 0,01$.

Áreas	a	b	r ²	N
Área alagável	0,686	11,18 A	0,272	1258
Área não alagável 1	2,072 A	3,38 B	0,069	221
Área não alagável 2	1,226 A	5,10 B	0,181	146

A taxa de crescimento em diâmetro não se relacionou ao diâmetro inicial dos indivíduos (Figura 7A-C). A taxa de incremento no número folhas também não se relacionou ao número inicial de folhas dos indivíduos (Figura 8A-C).

Em geral, observaram-se que as taxas anuais de incremento em altura foram maiores nas parcelas mais abertas, sendo que para as taxas semestrais, as diferenças foram significativas no período de maio a novembro, entre os grupos de parcelas (Tabela 2). Também se observou uma tendência dos incrementos no diâmetro serem maiores nas parcelas com cobertura menor que 85% (Tabela 2). No período de novembro a maio, as taxas de incremento de folhas foram praticamente iguais entre os dois grupos de parcelas. No entanto, para o período de maio a novembro esta taxa tendia a ser maior para as parcelas mais abertas (Tabela 2).

As taxas de crescimento em altura, diâmetro e número de folhas dos indivíduos da AA que morreram no semestre posterior ao da análise, sempre foram menores que as taxas dos indivíduos sobreviventes (Tabela 3-5), sendo que o incremento no número de folhas sempre foi negativo para os indivíduos que morreram (Tabela 5). Para as ANAs, em geral, estas taxas também foram menores para os indivíduos que morreram, comparados aos sobreviventes (Tabela 3-5). Entretanto estes resultados devem ser vistos com cautela em razão do pequeno número de

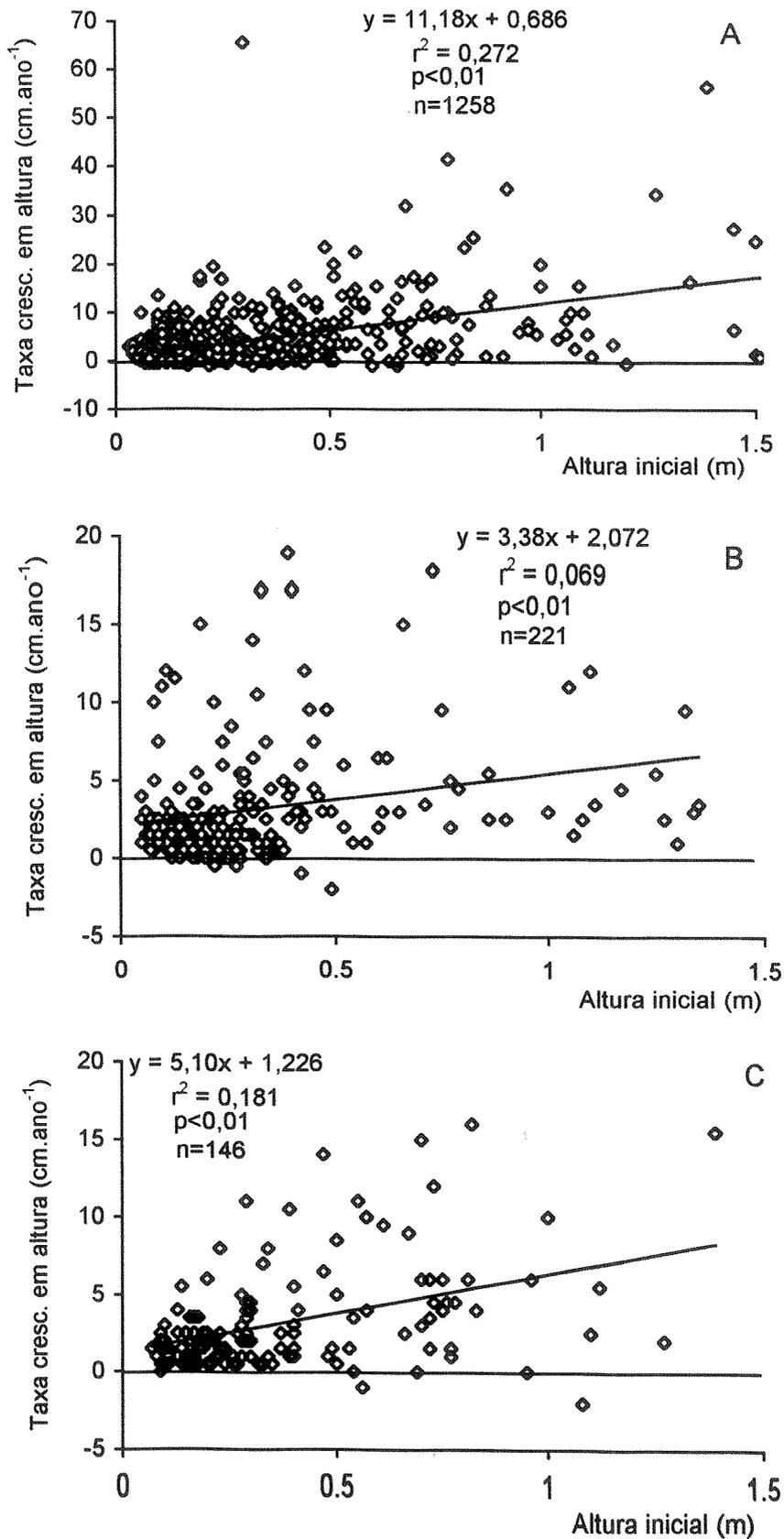


Figura 6. Regressão entre a taxa anual de crescimento em altura e a altura inicial de indivíduos (até 1,5 m de altura) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2. Os parâmetros das equações encontram-se na tabela 1

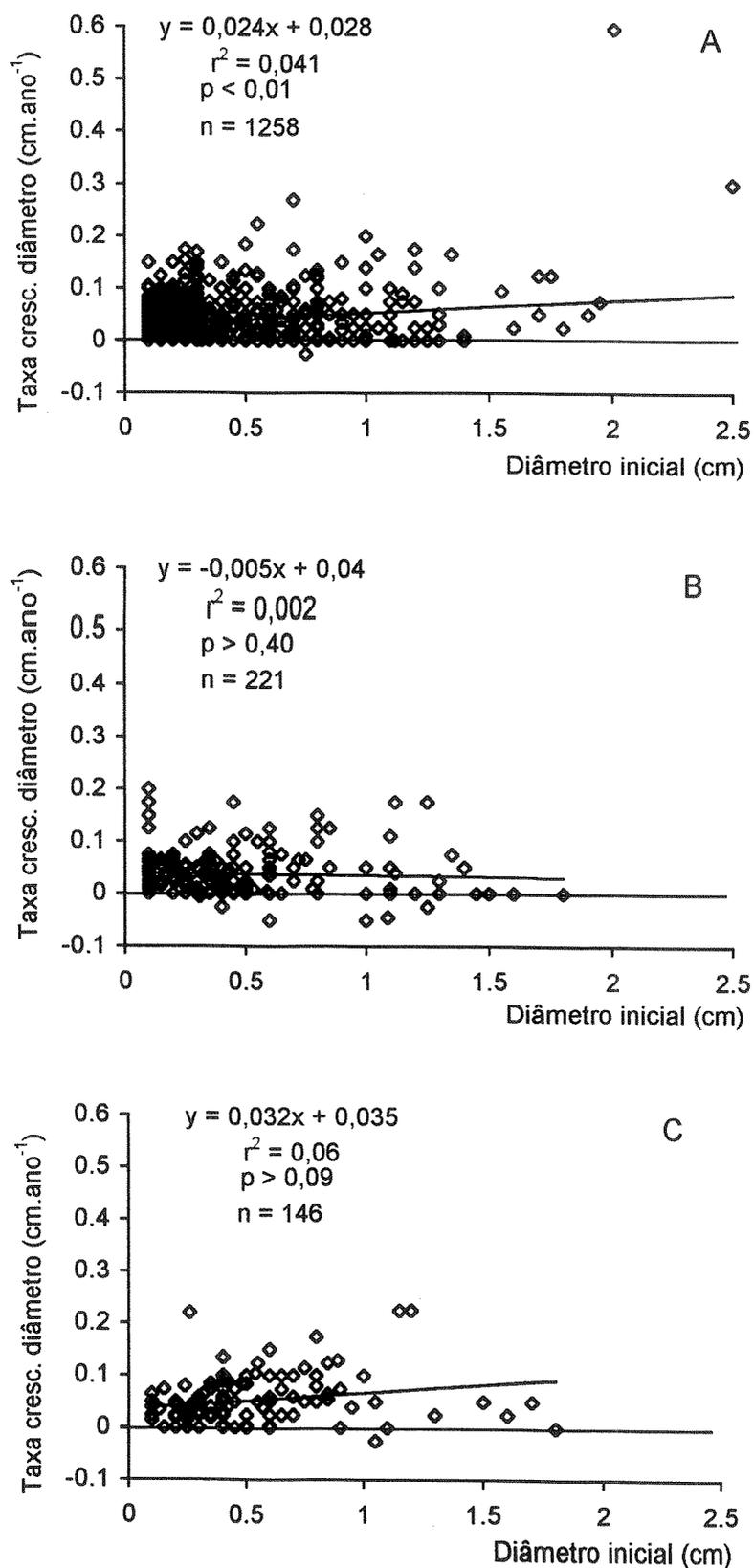


Figura 7. Relação entre a taxa anual de crescimento em diâmetro e o diâmetro inicial de indivíduos (até 1,5 m de altura) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2.

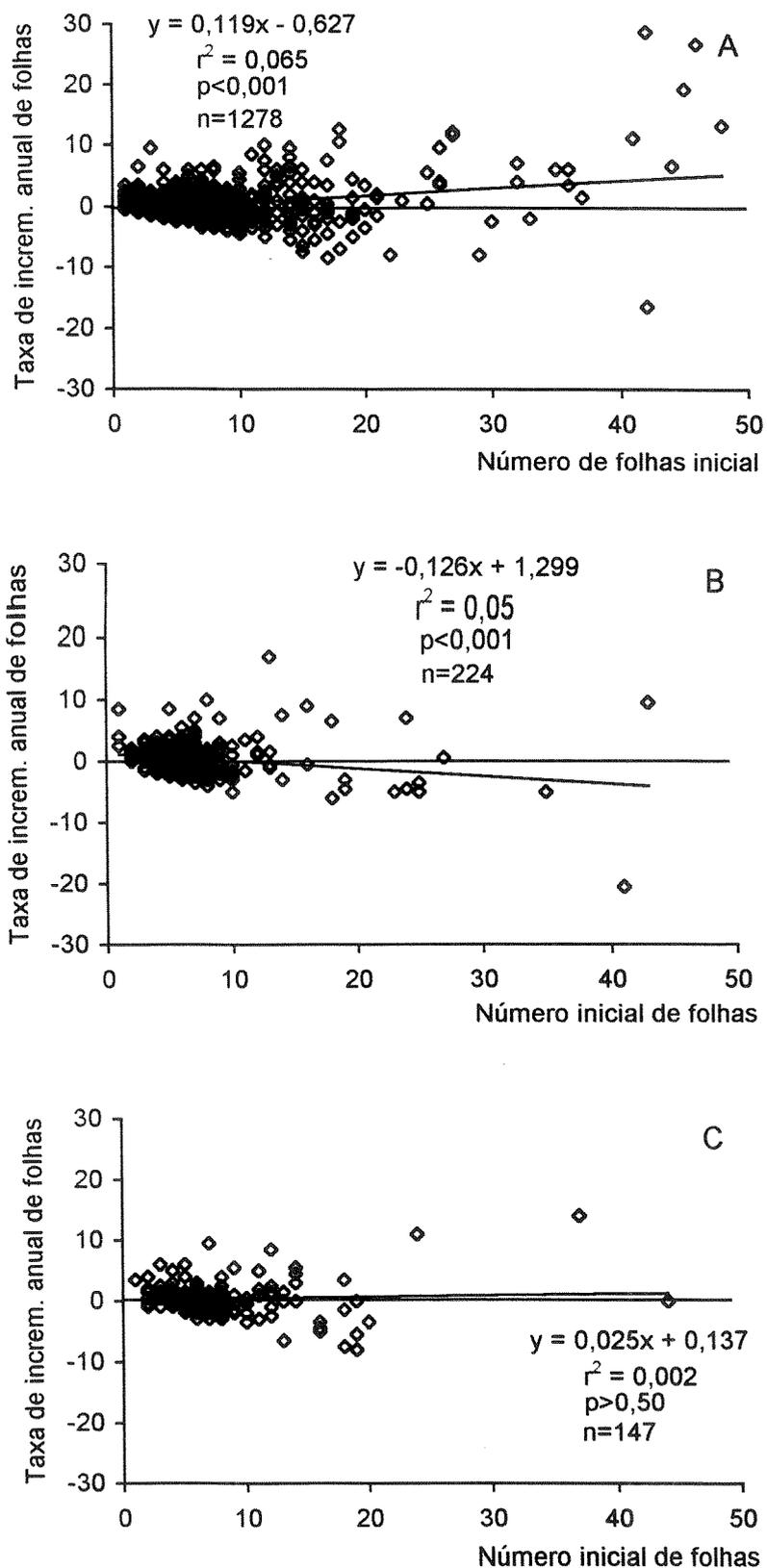


Figura 8. Relação entre a taxa de incremento anual de folhas e o número inicial de folhas de indivíduos (até 1,5 m de altura) de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2.

indivíduos mortos nestas duas áreas amostrais. Vários indivíduos quebraram durante o período de estudo. Entretanto, a maioria destes indivíduos não morreu, indicando que a quebra não foi uma causa importante de morte dos indivíduos (Tabela 6) e, possivelmente, não estava relacionada ao menor crescimento exibido pelos indivíduos que morreram.

Tabela 2. Taxa média de incremento em altura, diâmetro e número de folhas de indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* em parcelas (100 m²) com diferentes índices de cobertura determinado pelo método do densiômetro, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Médias seguidas de letras iguais nas linhas não diferem significativamente (teste de Tukey, P<0,05).

	Altura		Diâmetro		Folhas	
	< 85%	≥ 85%	< 85%	≥ 85%	< 85%	≥ 85%
mai95-nov95	1.91a	1.24b	0.22a	0.12a	1.64a	0.87a
nov95-mai96	2.02a	1.46a	0.65a	0.44a	-0.61a	-0.74a
mai96-nov96	1.73a	1.12b	0.19a	0.14a	1.03a	0.53a
nov96-mai97	1.53a	1.22a	0.13a	0.22a	-0.73a	-0.79a
mai95-mai97	8.04a	5.20b	1.09a	0.94a	1.23a	0.12a

Tabela 3. Taxas de crescimento em altura (cm.ano⁻¹) das plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* sobreviventes e que morreram, no semestre imediatamente posterior ao da análise no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. N₁ - número de indivíduos sobreviventes. N₂ - número de indivíduos que morreram no semestre seguinte ao da análise. * redução da taxa dos mortos em relação aos sobreviventes.

	semestre	N ₁	média ± EP sobreviventes	N ₂	média ± EP mortos
Área alagável (AA)	mai95-nov95	2144	2,245 ± 0,22	89	1,705 ± 0,31*
	nov95-mai96	1903	2,232 ± 0,21	149	0,765 ± 0,16*
	mai96-nov96	1856	2,503 ± 0,21	148	1,041 ± 0,21*
Área não alagável 1 (ANA1)	mai95-nov95	249	2,345 ± 0,63	4	1,500 ± 0,43
	nov95-mai96	234	2,991 ± 0,39	7	-2,286 ± 2,44*
	mai96-nov96	235	2,460 ± 0,28	4	1,000 ± 0,50*
Área não alagável 2 (ANA2)	mai95-nov95	160	3,563 ± 0,48	2	1,000 ± 0,71*
	nov95-mai96	155	3,122 ± 0,40	3	1,000 ± 0,71*
	mai96-nov96	154	2,584 ± 0,41	3	1,333 ± 0,55*

Tabela 4. Taxas de crescimento em diâmetro (cm.ano^{-1}) das plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* sobreviventes e que morreram, no semestre imediatamente posterior ao da análise no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. N_1 - número de indivíduos sobreviventes. N_2 - número de indivíduos que morreram no semestre seguinte ao da análise. * redução da taxa dos mortos em relação aos sobreviventes.

	semestre	N_1	média \pm EP sobreviventes	N_2	média \pm EP mortos
Área alagável (AA)	mai95-nov95	2196	$0,032 \pm 0,002$	89	$0,006 \pm 0,004^*$
	nov95-mai96	1956	$0,065 \pm 0,003$	149	$0,044 \pm 0,005^*$
	mai96-nov96	1908	$0,044 \pm 0,002$	148	$0,036 \pm 0,004^*$
Área não alagável 1 (ANA1)	mai95-nov95	256	$0,033 \pm 0,006$	4	0*
	nov95-mai96	241	$0,067 \pm 0,006$	7	$0,029 \pm 0,017^*$
	mai96-nov96	242	$0,023 \pm 0,004$	4	0*
Área não alagável 2 (ANA2)	mai95-nov95	171	$0,040 \pm 0,009$	2	0*
	nov95-mai96	164	$0,095 \pm 0,008$	3	$0,08 \pm 0,05^*$
	mai96-nov96	163	$0,033 \pm 0,005$	3	0*

Tabela 5. Taxas de incremento de folhas (n° de folhas. ano^{-1}) das plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* sobreviventes e que morreram, no semestre imediatamente posterior ao da análise no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. N_1 - número de indivíduos sobreviventes. N_2 - número de indivíduos que morreram no semestre seguinte ao da análise. * redução da taxa dos mortos em relação aos sobreviventes.

	semestre	N_1	média \pm EP sobreviventes	N_2	média \pm EP mortos
Área alagável (AA)	mai95-nov95	2139	$1,888 \pm 0,11$	89	$-0,787 \pm 0,37^*$
	nov95-mai96	1898	$0,211 \pm 0,19$	149	$-2,376 \pm 0,38^*$
	mai96-nov96	1849	$0,752 \pm 0,13$	148	$-1,324 \pm 0,36^*$
Área não alagável 1 (ANA1)	mai95-nov95	249	$1,920 \pm 0,36$	4	$-4,000 \pm 2,92^*$
	nov95-mai96	234	$-1,821 \pm 0,72$	7	$-4,857 \pm 2,39^*$
	mai96-nov96	235	$1,532 \pm 0,40$	4	$1,000 \pm 0,50$
Área não alagável 2 (ANA2)	mai95-nov95	158	$3,076 \pm 0,45$	2	$1,000 \pm 0,71^*$
	nov95-mai96	153	$-3,712 \pm 0,84$	3	$0,667 \pm 0,54$
	mai96-nov96	153	$2,314 \pm 0,69$	3	0*

Tabela 6. Influência da quebra na probabilidade de morte dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. AA - área alagável; ANA1 - área não alagável 1; ANA2 - área não alagável 2. Grupo A - indivíduos intactos; Grupo B - indivíduos que sofreram quebras, durante os estudos. N - número de indivíduos em cada grupo; M - número de mortos; Me - mortalidade esperada. ns - $p > 0,05$.

áreas	grupos	N	M	Me	χ^2	p
AA	A	2450	1105	1089	0,22	ns
	B	51	7	23	10,45	< 0,005
	total	2501	1112			
ANA1	ind. A	276	41	43	0,05	ns
	ind. B	12	4	2	1,13	ns
	total	288	45			
ANA2	ind. A	175	16	18	0,125	ns
	ind. B	11	3	1	2,25	ns
	total	186	19			

Discussão

As flutuações das taxas de crescimento ocorreram, provavelmente, em razão de variações espaciais e temporais nas condições favoráveis ao crescimento dos indivíduos, associadas ao microambiente. Estas condições propícias ao crescimento podem estar relacionadas à heterogeneidade estrutural ou às aberturas ocasionais do dossel.

C. gonocarpum é considerada uma espécie tolerante à sombra, pois pode se reproduzir no subosque sombreado, suas sementes germinam e os indivíduos jovens se estabelecem sob essa condição (observação do autor). A taxa de crescimento em altura dos indivíduos jovens de *C. gonocarpum*, ao final de dois anos, foi cerca de 3 cm.ano^{-1} , semelhante às taxas descritas para espécies do dossel, tolerantes à sombra, por Amo & Nieto de Pascual (1985) e De Steven (1994) e muito inferior a taxa de 18 cm.ano^{-1} descrita para as plântulas de *Cecropia obtusifolia*, uma espécie pioneira (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992).

As taxas de crescimento em altura foram maiores em plantas de maior tamanho. Na AA predominou indivíduos pequenos, com até 15 cm de altura (plântulas segundo o critério adotado no capítulo 3), razão pela qual as taxas médias de crescimento tenderam a ser menores para esta área amostral comparativamente às outras duas.

O crescimento em altura dos indivíduos jovens de *C. gonocarpum* foi maior nas parcelas mais abertas (maior luminosidade). Isto também foi verificado por Clark & Clark (1987a, 1992), Oberbauer et al. (1988), Howe (1990), Turner (1990) e West (1995), nas espécies por eles estudadas. O crescimento em altura pode ser mais importante que o crescimento em diâmetro

para as plantas jovens de espécies do dossel (Oberbauer et al. 1988, Aiba & Kohyama 1996, King 1996). Esta sugestão pode ser válida para *C. gonocarpum*, uma vez que o investimento no crescimento em altura foi maior nos indivíduos jovens (capítulo 2).

Embora as taxas médias de crescimento em altura tendam a ser menores para a AA, as maiores variações nas taxas de crescimento individuais foram observadas nesta área. Esta área amostral apresentou maior variação espacial na cobertura arbórea e maior deciduidade comparada às outras duas (capítulo 1). Isto indica maior disponibilidade de microsítios favoráveis ao crescimento em altura dos indivíduos, uma vez que a altura se correlacionou com o grau de cobertura do dossel. O menor valor absoluto da taxa de crescimento em altura, entre maio e novembro, período que engloba a deciduidade em muitos indivíduos da comunidade, sugere que outros fatores influenciaram a performance das plantas, possivelmente, estresses hídricos que podem ocorrer na região, durante este período (ver figura 1).

Quanto ao diâmetro, as taxas de crescimento dos indivíduos jovens de *C. gonocarpum* foram de 0,04 a 0,05 cm.ano⁻¹, semelhante à taxa de 0,07 cm.ano⁻¹ descrita por Clark & Clark (1992) para plantas de *Miconia guianensis* menores ou iguais a 1 cm de diâmetro à altura do peito. Estes mesmos autores descreveram taxas que variavam de 0,03 a 0,08 cm.ano⁻¹ para cinco espécies emergentes de La Selva. Novamente as taxas de *C. gonocarpum* foram muito inferiores àquelas apresentadas por juvenis de *Cecropia obtusifolia* (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992).

A análise dos resultados sugere que as condições do ambiente foram mais favoráveis ao crescimento em diâmetro no período de novembro de 1995 a maio de 1996, o que não foi observado para a altura. A precipitação foi maior no período de novembro/96 a maio/97 comparada ao período de novembro/95 a maio/96 e não se observaram diferenças marcantes na temperatura média, entre os dois períodos mencionados (ver figura 1 do capítulo 4). Entretanto, não foi possível relacionar o maior crescimento em diâmetro com as variações nos parâmetros climáticos mencionados.

As plantas de *C. gonocarpum* produziram poucas folhas durante o período de estudo, sendo o incremento maior entre maio e novembro, porque o brotamento desta espécie geralmente ocorre em setembro-outubro (capítulo 7). O incremento negativo de folhas no outro intervalo de tempo indicou que, mesmo que tenha ocorrido produção de novas folhas, a abscisão foi sempre maior, em decorrência da herbivoria ou da senescência, embora não se tenha observado abscisão sazonal de folhas, diferentemente dos adultos (capítulo 7). Esta baixa renovação de folhas, provavelmente ocorreu em razão do alto custo energético para a produção de novas folhas, já que estas plantas habitavam o subosque sombreado, possivelmente estando próximas do ponto de

compensação lumínico. Esta hipótese foi reforçada pela observação de que os indivíduos que apresentaram maior crescimento em altura (condições mais favoráveis no microambiente) também apresentaram maior produção de folhas, resultando na discrepância entre as taxas médias e máximas e a maior produção de folhas nas parcelas mais iluminadas.

Os indivíduos que morreram apresentaram menores taxas de crescimento em altura, diâmetro e número de folhas, no semestre anterior à morte, que as plantas que sobreviveram. O menor crescimento destes indivíduos podia estar associado à competição inter e intraespecífica ou à características genóticas dos mesmos. No entanto, como as causas de morte não foram avaliadas detalhadamente para *C. gonocarpum*, não se tem claro se os indivíduos morreram porque cresceram menos ou se o menor crescimento foi devido a ação de outro fator de mortalidade (p. ex. patógenos) que debilitava às plantas no semestre anterior à morte. Possivelmente as duas situações podem ter ocorrido. Segundo Cook (1979) e Swaine et al. (1987), a seleção natural poderia atuar a favor dos indivíduos com maiores taxas de crescimento, reduzindo o tempo gasto em cada estágio ontogenético, alcançando o tamanho adulto em um tempo relativamente curto. Isto seria benéfico porque as taxas de mortalidade diminuem com a idade (ou tamanho) e os indivíduos maiores resistem a estresses por maiores períodos, como também exibem maiores habilidades competitivas (Cook 1979).

As plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* cresceram lentamente, como foi demonstrado pelas taxas de crescimento médio, embora alguns indivíduos tenham crescido muito acima da média, indicando, provavelmente, diferenças genéticas e a presença de microsítios mais favoráveis ao crescimento. Se forem consideradas as taxas médias de crescimento em altura, uma plântula recém-germinada (7 cm) necessitaria de aproximadamente 40 anos para atingir a altura de 1,51 m. Este tempo seria bastante reduzido se for considerada a taxa máxima, sendo os indivíduos com maior crescimento, aqueles que seriam recrutados para outras classes de tamanho, já que a sobrevivência e o crescimento geralmente aumentam com o tamanho dos indivíduos (ver De Steven 1994). Estas plantas poderiam alcançar o dossel, em pulsos de crescimento, associados com aberturas ocasionais do dossel (ver Clark & Clark 1987b). Possivelmente, o lento crescimento apresentado pela maioria das plantas de *C. gonocarpum* justifica o pequeno recrutamento de plantas com mais de 1,5 m descrito no capítulo 4.

Chrysophyllum gonocarpum forma um banco de indivíduos jovens, de diferentes tamanhos, que crescem lentamente, mas que apresentam potencial para crescer mais rapidamente, quando distúrbios naturais aumentam a disponibilidade de luz, sugerindo que esta espécie se regenera "in situ" no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Referências bibliográficas

- Aiba, S. & Kohyama, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84:207-218.
- Alvarez-Buylla, E.R. & Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- Amo del R., S. & Nieto de Pascual, J. 1985. Crecimiento y edad en árboles tropicales. In *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, II. A. Gomez-Pompa & S. del Amo R. (eds.). Alhambra Mexicana, Xalapa. pp.129-145.
- Brower, J.E. & Zar, J.H. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. 2^a ed. Brown Publishers, Dubuque.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of sucesional processes. *Turrialba* 15:40-42.
- Clark, D.B. & Crark, D.A. 1987a. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1987b. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1):41-54.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1993. Mortality and growth of a commercial hardwood, "El Cativo" *Prioria copaifera*, in Panamá. *Forest Ecology and Management* 62:107-122.
- Cook, R.E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In *Topics in plant population biology*. O.T. Solbrig; S. Jain; G.B. Johnson & P.H. Raven (eds.). Columbia University Press, New York. pp.207-231.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12(supl.):47-55.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383.
- 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.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-280.
- King, D.A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal Tropical Ecology* 12:25-44.
- Köppen, W. 1948. *Climatología: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México.

- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2:314-320.
- Magalhães, A.C.N. 1985. Análise quantitativa do crescimento. In *Fisiologia Vegetal 1*. M.G. Ferri (ed.). EPU, São Paulo. pp.333-350.
- Milton, K.; Laca, E.A. & Demment, M. W. 1994. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82:79-87.
- Oberbauer, S.F., Clark, D.A., Clark, D.B & Quesada, M. 1988. Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* 75:207-212.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P, Spiro, P., Condit, R. & Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76:1926-1939.
- Primack, R.B., Ashton, P.S., Chai, P. & Lee, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66:577-588.
- Reitz, R. 1968. Sapotáceas. In *Flora Catarinense*. R. Reitz (ed.). Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí.
- Silva, F.C., Fonseca, E.P., Soares-Silva, L.H., Muller, C. & Bianchini, E. 1995. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 3. Fazenda Bom Sucesso, município de Sapopema, Pr. *Acta Botanica Brasilica* 9:289-302.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Soares-Silva, L.H.; Bianchini, E; Fonseca, E.P.; Dias, M.C.; Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Iporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Swaine, M.D.; Hall, J.B. & Alexander, I.J. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- Turner, I.M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica* 22:146-154.
- Welden, C.W., Hewet, S.W., Hubbell, S.P. & Foster, R. B. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology* 72:35-50.
- West, C.J. 1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*-dominated forest in New Zealand: population predictions based on transition matrix model analysis. *Australian Journal of Botany* 43:51-71.

Capítulo 7

**Aspectos fenológicos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy,
Londrina, PR.**

RESUMO - Os padrões fenológicos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy (23° 27' S, 51°15' W), foram investigados de maio de 1995 a dezembro de 1997, visando obter informações sobre a biologia da espécie, que auxiliassem os estudos da dinâmica e da estrutura populacional. O pico de abscisão de folhas ocorreu no período seco enquanto que os picos de brotamento, floração e dispersão ocorreram a partir do início do período chuvoso. A grande maioria dos indivíduos floresceu anualmente, embora nem todos frutificaram anualmente. Observou-se intensa predação pré-dispersão por larvas de micro-heminóptera e de coleóptera. No ano de maior frutificação também foi observado predação pós-dispersão por cateto (*Tayassu tajacu*). Não foi encontrada relação direta das fenofases com nenhum fator particular do ambiente, embora algumas evidências indiquem a disponibilidade de água como um fator importante. A disponibilidade de recursos também pode estar envolvida na variação observada entre os indivíduos.

ABSTRACT - The phenological patterns of *Chrysophyllum gonocarpum* in Mata dos Godoy State Park (23°27' S, 51°15'W), were investigated from May 1995 to December 1997 to obtain information about the biology of the species to help in population dynamics and structure studies. The peak for leaf abscission occurred in the dry period while the peaks for budding, flowering and dispersion began at the start of the wet season. The majority of individuals flowered annually, although they did not fruitify annually. Intense pre-dispersion damage by micro-hemipterans and coleopterans larvae was observed. In the year of the greatest fruiting pre-dispersion damage by cateto (*Tayassu tajacu*) was observed. No direct relationship was found between the phenophases and any particular environmental factor, although there is some evidence that water availability is an important factor. The availability of resources may also be involved in the variation observed among the individuals.

Key Words - *Chrysophyllum gonocarpum*, phenology, Sapotaceae, seed predation, tropical tree

Introdução

A fenologia estuda a ocorrência de eventos biológicos repetitivos e sua relação com mudanças no ambiente biótico e abiótico (Morellato et al. 1990), contribuindo para o entendimento dos processos de regeneração e reprodução das plantas (Morellato & Leitão-Filho 1990). Para as plantas, a periodicidade sazonal dos eventos biológicos pode ser crítica para a sobrevivência e reprodução (Rathcke & Lacey 1985).

Muitas florestas tropicais apresentam padrões sazonais marcantes no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, tanto a nível de comunidade quanto ao de população (Frankie et al. 1974, Reich 1995, entre outros). Vários estudos têm mostrado que a queda de folhas em florestas sazonalmente secas ocorre durante o período seco (Reich & Borchert 1984, Morellato & Leitão-Filho 1990, Pedroni 1993 e Reich 1995) e que os picos de produção de folhas, em geral, estão correlacionados com períodos de alta disponibilidade de água (Frankie et al. 1974, Reich & Borchert 1984, Reich 1995). Entretanto, correlações entre mudanças climáticas sazonais e os eventos de floração e frutificação não são claras (Borchert 1980). Entre os fatores abióticos, a temperatura, o fotoperíodo, a irradiância e principalmente a precipitação são citados como fatores relacionados a periodização das fenofases. Competição por polinizadores e dispersores e a presença de predadores também têm sido sugeridas para explicar os ritmos fenológicos (Van Schaik et al. 1993).

Vários estudos descrevem o padrão fenológico para a população sendo poucos os que fornecem informações sobre os padrões ao nível individual (ver Carthew 1993, Scariot et al. 1995). Estas informações são importantes pois o comportamento fenológico individual pode influenciar na estrutura e na dinâmica populacional. Por exemplo, um indivíduo localizado em um ambiente particularmente favorável pode produzir maior número de descendentes que outros, resultando em maior contribuição proporcional na estrutura da população. Carthew (1993) observou grande variação nos padrões de floração e frutificação entre indivíduos de *Banksia spinulosa* e sugeriu que cuidados devem ser tomados na interpretação dos resultados para a população, visto que isso pode mascarar a variabilidade individual da população.

As florestas estacionais semidecíduais do estado do Paraná praticamente foram dizimadas pela exploração madeireira e expansão da fronteira agrícola (IPARDES 1982), restando, atualmente, apenas pequenos fragmentos florestais. Há necessidade urgente de recomposição destas florestas. Entretanto, praticamente inexistem estudos sobre a fenologia e autoecologia de suas espécies.

Levantamentos fitossociológicos realizados em remanescentes florestais da bacia do rio Tibagi, Estado do Paraná, mostraram que *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) encontrava-se entre as 20 primeiras espécies em ordem decrescente de IVI (Soares-Silva & Barroso 1992, Soares-Silva et al. 1992, Silva et al. 1995, Nakagima et al. 1996). Estudos em um destes remanescentes, o Parque Estadual Mata dos Godoy, uma reserva de 680 hectares de Floresta Estacional Semidecidual no Município de Londrina, PR indicou que esta espécie apresentava maiores abundâncias nas áreas próximas ao ribeirão dos Apertados (capítulo 5) e que sua dinâmica diferia entre as áreas sujeitas ao alagamento e as áreas não alagáveis (capítulo 4).

O objetivo deste estudo foi descrever a fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum*, visando obter informações sobre a biologia da espécie, que auxiliassem os estudos da dinâmica e da estrutura populacional. As principais questões levantadas foram: A espécie em estudo apresenta sazonalidade em suas fenofases uma vez que habita uma floresta estacional? Se ela apresenta sazonalidade, em qual época do ano as fenofases ocorrem? Existe relação direta entre as diferentes fenofases e um ou mais fatores do ambiente? *C. gonocarpum* floresce e frutifica anualmente? O padrão fenológico apresentado pelos indivíduos difere entre áreas alagáveis e não alagáveis?

Material e Métodos

O Parque Estadual Mata dos Godoy é cortado pelo Trópico de Capricórnio (23°27' S, 51°15' W), estando, portanto, localizado no limite sul da zona neotropical. A precipitação média anual é de 1612,5 mm, sendo o verão caracterizado por maior pluviosidade, quando comparado ao inverno e a temperatura sofre marcante variação ao longo do ano (Figura 1). Os balanços hídricos dos anos de estudo (95 a 97) revelaram algumas variações entre os anos (Figura 2). O inverno foi mais seco em 1996 com um período mais longo de deficiência hídrica, enquanto que a pluviosidade de junho de 1997 foi muito superior à média dos outros anos, inclusive dos meses mais chuvosos. O inverno de 1995, em termos de pluviosidade, foi intermediário entre os invernos de 1996 e 1997. A temperatura média praticamente não apresentou variações entre os três anos de estudo, não havendo a ocorrência de geadas neste período.

Para os estudos de fenologia, foram marcados 40 indivíduos adultos de *C. gonocarpum*, sendo 24 na área amostral alagável (AA), às margens do ribeirão dos Apertados, no limite sul do Parque e 16 na área amostral não alagável (ANA), distando aproximadamente dois quilômetros ao norte da AA (Figuras 1 e 5 da introdução geral). As observações fenológicas foram iniciadas em maio/95 e estenderam-se até dezembro/97.

Quinzenalmente, os indivíduos marcados foram visitados sendo anotadas as fenofases em que se encontravam:

a) folhas: como *C. gonocarpum* é uma espécie semidecídua, observa-se a presença de folhas adultas ao longo de todo o ano. Foram identificadas as seguintes fenofases.

- brotamento: aparecimento de gemas foliares e início de expansão do limbo dos primórdios foliares em vários ramos.
- folhas novas: folhas com coloração verde claro, com o limbo em expansão, em vários ramos.

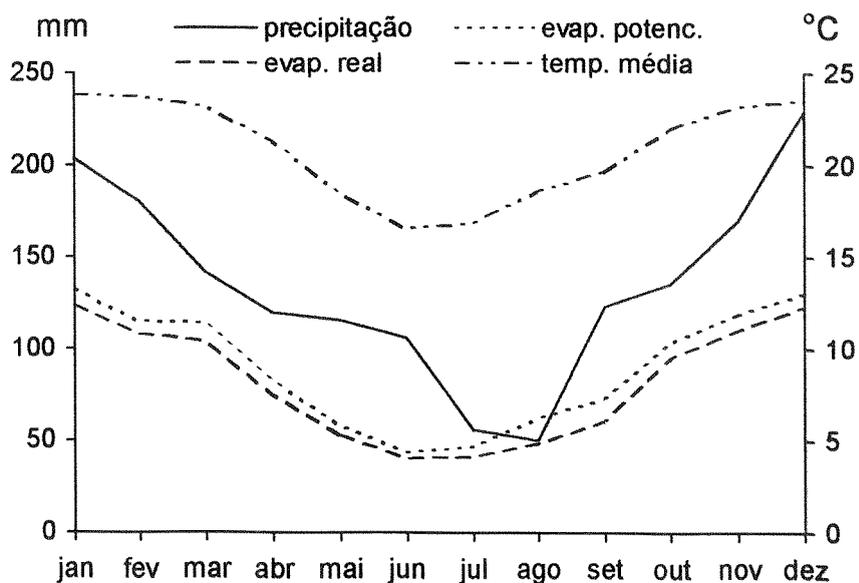


Figura 1. Diagrama climático da região de Londrina, PR no período de janeiro de 1976 a outubro de 1997. Os dados foram fornecidos pela Setor de Agrometeorologia do IAPAR - Londrina.

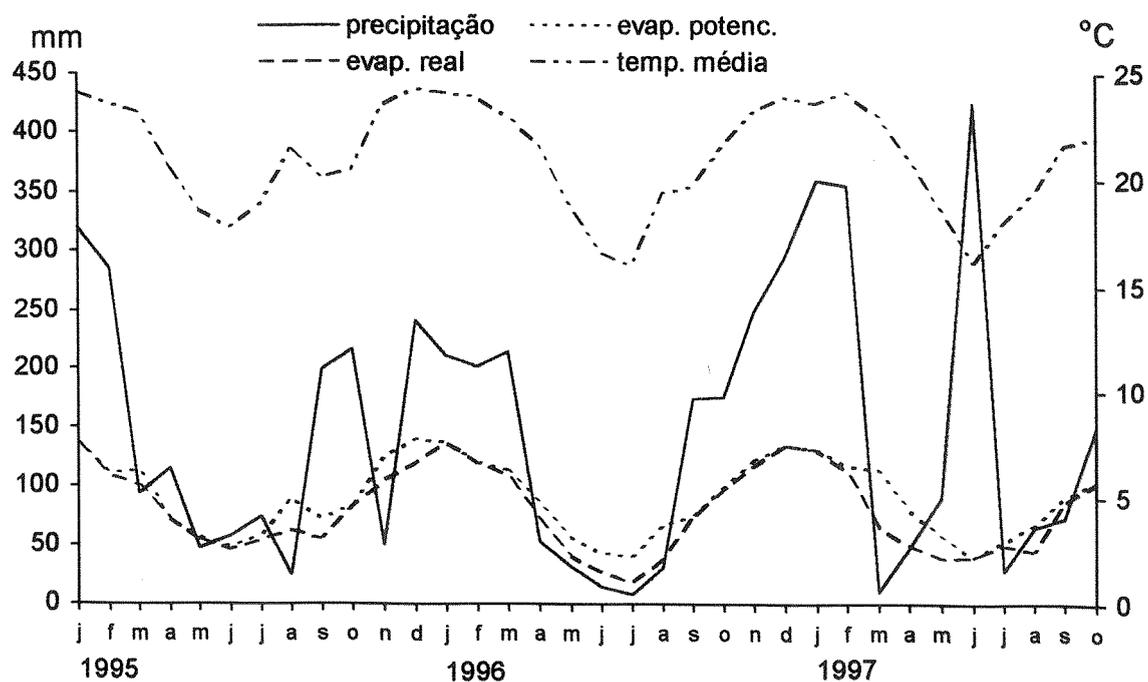


Figura 2. Diagrama climático anual referente ao período de estudo na região de Londrina, PR. Os dados foram fornecidos pela Setor de Agrometeorologia do IAPAR - Londrina.

- abscisão de folhas: observação da quantidade de folhas embaixo dos indivíduos e dos espaços vazios na copa dos mesmos.

b) floração: aparecimento de botões florais até a antese das últimas flores.

c) frutificação:

- frutos em desenvolvimento

- frutos desenvolvidos

- frutos maduros - considerada como a fase de dispersão.

Procurou-se quantificar as fenofases por meio de conceitos: pouco, intermediária e intensa. Além disto, para a frutificação anotou-se predação pré-dispersão dos frutos.

Para estimar a predação pré-dispersão, em março de 1997, selecionaram-se dentre os indivíduos marcados, cinco plantas com grande quantidade de frutos em desenvolvimento. Sob a copa destas cinco plantas, foram instalados coletores cujo número variava de acordo com o tamanho e forma da copa dos indivíduos (Tabela 1). Estes coletores constavam de uma haste de ferro com aproximadamente 1,5 m, no ápice da qual foi soldado um círculo também em ferro, com 40 cm de diâmetro (área do coletor = $0,13 \text{ m}^2$ ($A = \pi * r^2$)). Neste aro foi preso um saco de malha de polipropileno de 60 litros, com auxílio de pregadores de roupa. Quinzenalmente visitaram-se os coletores e os frutos foram avaliados a fim de determinar a porcentagem de predação pré-dispersão. Não se observou nenhuma evidência de predação dos frutos dentro dos coletores. A produtividade, o número de frutos predados e os frutos dispersos foram estimados para cada indivíduo através da fórmula:

$$P = A * nf / \sum Acol$$

onde, P = produtividade, A = área da copa do indivíduo em m^2 , nf = número de frutos encontrados nos coletores (total, predados ou dispersos) e Acol = área do coletor em m^2 (Pedroni 1993).

Tabela 1. Dados sobre as plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* e dos coletores utilizados na avaliação da predação pré-dispersão.

Planta	Área da copa (m^2)	nº de coletores	Área total dos (m^2)
9	44,1	3	0,39
11	11,6	2	0,26
19	41,4	4	0,52
22	40,2	4	0,52
23	49,0	4	0,52

Resultados

Observaram-se, em geral, variações temporais nas fenofases entre os indivíduos, sendo que a presença de folhas novas apresentou as maiores variações (Tabela 2).

De maneira geral, a queda de folhas ocorreu entre maio e outubro, com o pico em junho-julho (Figura 3). Na área AA quase 100% dos indivíduos perderam folhas a cada ano, embora apresentassem diferenças no tempo de ocorrência, na intensidade e na duração da fenofase. Dois indivíduos de *C. gonocarpum* localizados às margens do ribeirão e com o sistema de raízes em contato com a água do mesmo, apresentaram menor duração e intensidade nesta fenofase, comparados à maioria dos outros indivíduos desta área (ver plantas de número 16 e 18 na tabela 2). Na ANA, 19%, 81% e 44% dos indivíduos perderam folhas em 95, 96 e 97, respectivamente, sendo observadas também variações no tempo de ocorrência, intensidade e duração da fenofase entre os indivíduos. Nesta área, três plantas praticamente não perderam folhas durante todo o período de estudo. Em agosto e novembro de 1995, observaram-se que algumas plantas sofreram abscisão de folhas (Figura 3), coincidindo com queda acentuada na precipitação nestes meses (Figura 2).

O brotamento apresentou marcante sazonalidade, ocorrendo de agosto a outubro, sendo mais intenso também para AA (Figura 3). Observaram-se pequenas variações temporais no início e final da fenofase, entre os indivíduos (Tabela 2). Todas as plantas amostradas produziram novas folhas, inclusive aquelas que não sofreram abscisão de folhas.

O aparecimento dos botões florais ocorreu concomitantemente ao brotamento, ou seja em meados de agosto. As primeiras flores abriram, em geral, na segunda quinzena de setembro, sendo o pico da antese em meados de outubro e o término em início de dezembro (Figura 4). Esta fenofase apresentou forte sazonalidade e sincronia entre os indivíduos (Tabela 2) e durou aproximadamente quatro meses desde o aparecimento dos botões florais até o final da antese. Em ambas as áreas cerca de 90% dos indivíduos floresceram a cada ano, embora com intensidades diferentes (Tabela 3).

A frutificação foi bastante longa com os primeiros frutos aparecendo em meados de novembro e completando sua fase de desenvolvimento por volta de julho, quando apareceram os primeiros frutos maduros (Figura 4). A dispersão ocorreu de agosto a outubro, concomitantemente à brotação e à floração, praticamente havendo sobreposição de períodos de frutificação sucessivos. A dispersão não foi sincrônica entre os indivíduos. Novamente observou-se maior proporção de indivíduos frutificando na AA do que na ANA. Nas excursões de campo foram observados indivíduos pequenos, com pouco mais de quatro metros de altura, frutificando

IND	1995					1996					1997								
	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
8	** 000000000000!!!!!!! XXXXXX					*** 000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX					** 0000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZ								
9	** 00!!!!!!! XXXXXXXXXX XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZ					*** 00!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX					*** 0000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZZZ								
10	*** 0000 00000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZ					** 00!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZ					** 00!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZ								
11	*** 0000000 000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZ					*** 00!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX					** 000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX XXXX								
12	** 0000 0000!!!!!!! XXXXXX					** 00!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX					** 000!!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZ								
13	** 000 00000!!!!!!!					** 00 ..					* 0 ..!!								
14	** 0000 00000!!!!!!!					*** 000!!!!!!! XXX					** 00!!!!!!!								

continua

IND	1995					1996					1997									
	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
22	*****					*****					*****									
		**							***										**	
		0000							000										0000	
	!!!!						!!!!									!!!!	
	XXXXXXXXXX								XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX							XXXXXXXX				
		ZZ																	ZZZZZZ	
	
23	*****					*****					*****									
		***							**										**	
	0000	000000							00										0000	
	!!!!						!!!!									!!!!	
	XXXXXX					XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX			XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX							XXXX				
									ZZZ										ZZZZZ	
	
24	*****					*****					*****									
		***							***										*	
		00000							00										0	
	!!!!						!!!!									!!!!	
									XXXXX										XXX	
	
25	*****					*****					*****									
		*	*						**										*	
	00000	000							00										00	
	!!!!						!!!!									!!!!	
	XXXXXXXXXX					XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX			XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX							XXXX				
		ZZ							ZZZ										ZZZZZ	
	
26	*****					*****					*****									
		**	*						**										*	
	0000	0000000000							000										000	
	!!!!						!!!!									!!!!	
									XXXXX										XXXXX	
	
27	*****					*****					*****									
		**							***										*	
	0	00	00		0				000							0	0			
	!!!						!!!!							!!!!			
									XXXXXXXXXX										XXXXX	
	
28	*****					*****					*****									
		***							**										*	
	0	00	00						000										00	
	!!!						!!!!									!!!!	
									XXXXXX										XXXXXX	
	
29	*****					*****					*****									
		***							***										**	
	0	00	0	0					000										000	
	!!!!						!!!!									!!!!	
									XXXXXXXXXX										XXXX	
	

continua

IND	1995					1996					1997								
	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N

30	** 00 00000!!!!!! XXXXXXXXXXXX ZZ					*** 00!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZ					* 000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZ				
31	* 000!!!!!! XXXXXXXXXXXX ZZ					** 00!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZ					** 000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZZZ				
32	** 00!!!!!! XXXXXXXXXXXX ZZ					*** 000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZ					* 000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZZZ				
33	** 00 0 0!!!!!! XXX					** 00!!!!!! XXXXX					* 00!!!!!! XXX				
34	** 0000 00000000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZ					*** 000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZZZ					* 00!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ZZZZZZZ				
35	* 000000000					* 00					* 0				
36	* 00000000!!!!!!					* 00!!!!!! XXXXX					* 0!!!!!! XXX				
37	** 0 00000000					*** 00 0000 000!!!!!! XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX					* 0000!!!!!!				

continua

IND	1995					1996					1997									
	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
38	+++++																			
		**							*									*		
		00 0							0									000		
	!!!!!!						!!!!!!								!!!!!!		
		XX							XXXX									XXXX		
																			
39	+++++																			
		**							**									*		
		0000							0									0 00		
	!!!!!!						!!!!!!								!!!!!!		
		XXXXXXXX							XXXXXXXXXXXXXXXX									XXX		
																			
40	+++++																			
		****							***									*		
		0 0000 0000							00									000		
	!!!!!!						!!!!!!								!!!!!!		
		XXXX							XXXXXX									XXX		
																			

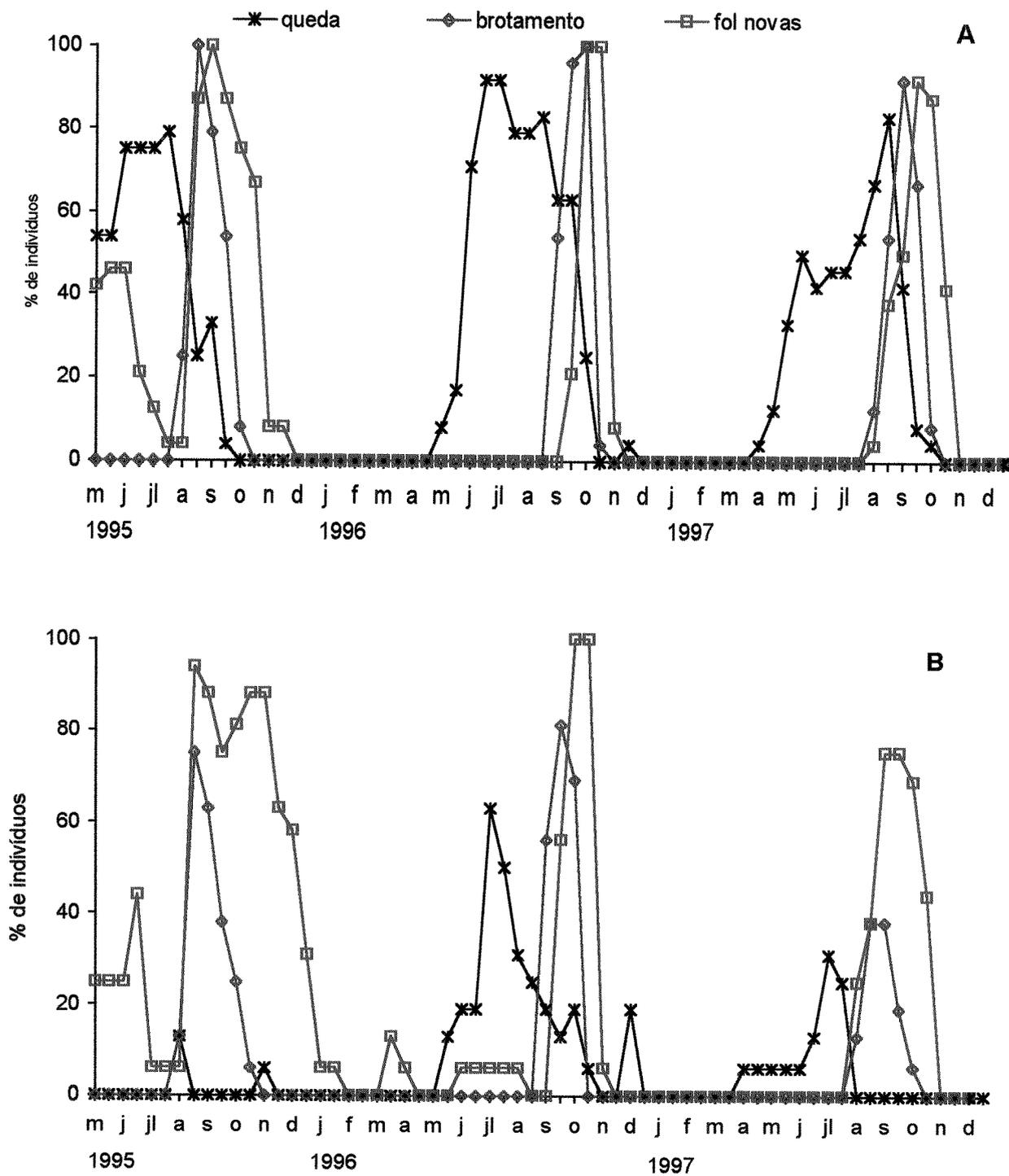


Figura 3. Fenograma relativo a mudança de folhas de *Chrysophyllum gonocarpum* no período de maio/95 a dezembro/97 no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável.

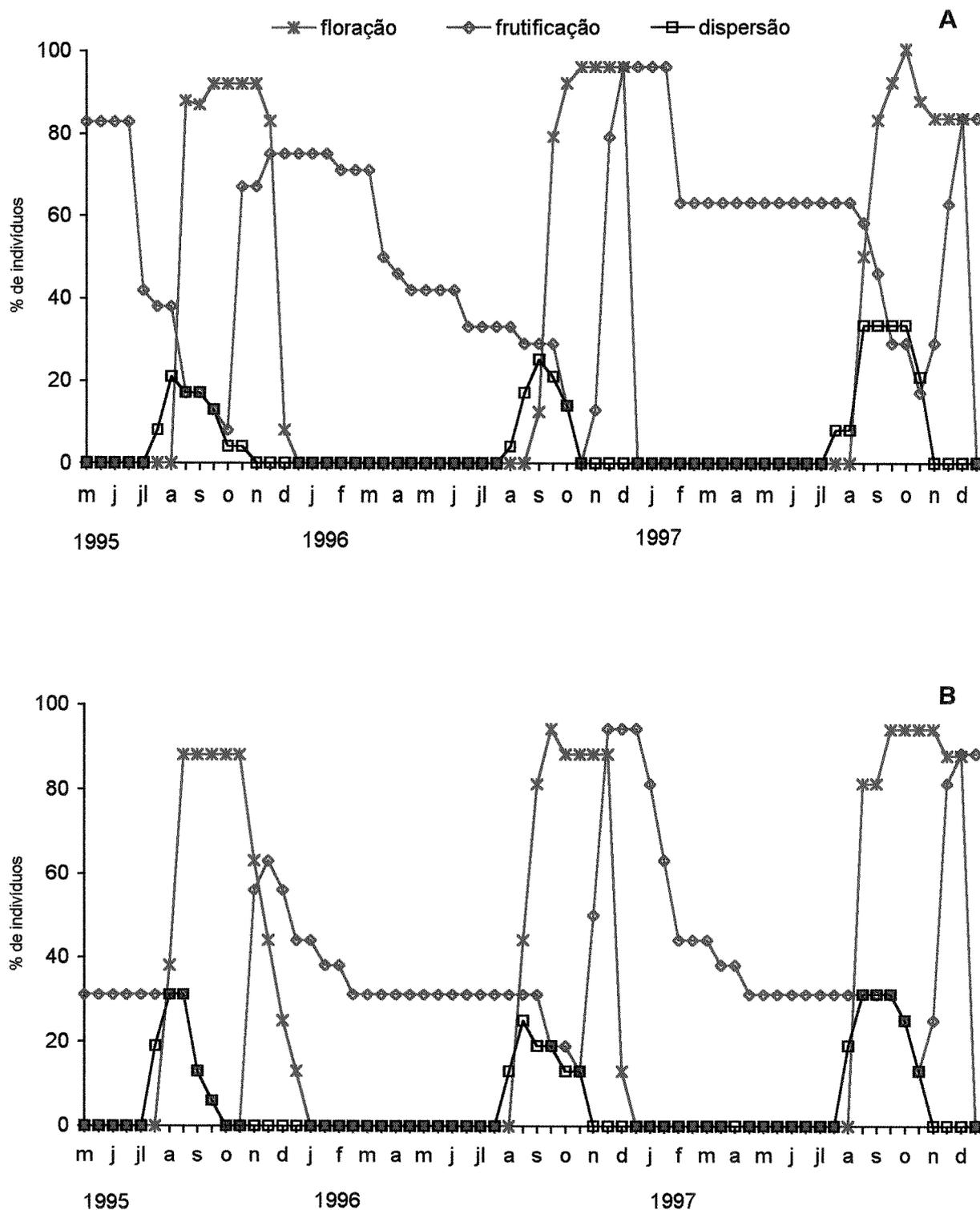


Figura 4. Fenograma relativo a reprodução de *Chrysophyllum gonocarpum* no período de maio/95 a dezembro/97 no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área alagável; B - área não alagável.

Tabela 3. Eventos reprodutivos dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.

Área	Ind.	1995		1995/1996		1996/1997		1997/1998		
		frutific.	floração	frutific.	floração	frutific.	floração	frutific.	floração	
AA	1	++*	++	+*	+++	++*	+			
	2	+++*	+++	+++*	+++	+++*	++			
	3	++*	+	-	+	+*	+			
	4	+*	++	+*	++	++*	++			
	5	-	+	-	++	+*	-			
	6	+*	+++	+++*	+++	+++*	++			
	7	++*	+++	+*	+++	+*	+++			
	8	++*	++	+*	+++	+*	++			
	9	+*	+++	+++*	+++	+++*	+++			
	10	++*	++	+*	+++	+*	+			
	11	+*	+	+*	++	++*	++			
	12	+*	+++	+*	+++	+*	+++			
	13	-	+	-	-	-	-			
	14	-	+	-	++	+*	-			
	15	+*	+++	+*	++	++*	+++			
	16	++*	+++	+++*	+++	+++*	++			
	17	+*	++	-	+++	+*	+++			
	18	+*	++	+++*	+	+*	++			
	19	+*	++	++*	+++	+++*	+++			
	20	+*	++	+++*	++	+++*	+			
	21	-	-	-	++	+*	+			
	22	+*	-	-	++	+++*	+			
	23	++*	+++	++*	+++	+++*	++			
	24	+*	-	-	+	-	++			
	ANA	25	+*	+	-	+++	+++*	+		
		26	-	++	-	+++	+*	+		
		27	-	+++	-	+++	-	+++		
		28	-	-	-	+	-	+		
		29	-	+++	-	+++	-	+++		
		30	+*	++	+*	+++	++*	+++		
		31	+*	+	+*	++	+++*	+		
		32	+*	++	+++*	+++	+++*	++		
		33	+*	+++	-	+++	+*	+++		
		34	++*	+++	+*	+++	+++*	+		
		35	-	-	-	-	-	-		
		36	+*	++	-	++	-	+++		
		37	+*	-	-	+	++*	+		
		38	+*	+++	-	+++	-	+++		
		39	+*	+++	+*	+++	+*	+++		
		40	+*	++	+*	+++	+*	+++		

+ pouca; ++ intermediária; +++ intensa

* = predação pré-dispersão por micro-hemípteros e/ou coleópteros.

- = não ocorrência da fenofase.

no subosque, mostrando que esta espécie atinge o estágio reprodutivo, num tamanho relativamente pequeno para uma espécie de dossel.

Apenas a planta 35 não floresceu durante o período de estudo (Tabela 3). No evento reprodutivo de 1995/1996, cinco indivíduos na AA e oito na ANA floresceram, alguns intensamente, mas não frutificaram. Em 1996/1997, apenas uma planta na AA floresceu e não frutificou. Na ANA isto aconteceu com 5 indivíduos, sendo que eles estavam entre os oito do evento anterior (Tabela 3). A causa para este fenômeno não foi avaliada, mas pode estar relacionada à polinização e/ou fatores endógenos da planta. Deve-se salientar ainda que foi comum o aborto de botões, flores e frutos muito jovens em *C. gonocarpum*.

Os indivíduos, em geral, frutificaram todos os anos, alguns intensamente e todos apresentaram predação pré-dispersão (Tabela 3). No início de desenvolvimento, o fruto foi atacado pela larva de um micro-hemíptera (identificada pelo Prof. Dr. José Lopes - Depto. de Biologia Animal e Vegetal, Univ. Est. de Londrina) que impediu o seu desenvolvimento. O fruto pequeno, arredondado e cheio de marcas no pericarpo (Figura 5), permanecia ligado à planta. Muitos frutos que escapavam do ataque do primeiro inseto, podiam ser atacados por um coleóptero, provavelmente, da família Curculionidae (J. Lopes, comunicação pessoal). No fruto verde, o inseto fêmea fazia um incisão no pericarpo, provavelmente com as mandíbulas, e depositava o ovo (Figura 5). O ovo eclodia e a larva comia os tecidos ao redor e cavava um túnel em direção à semente em desenvolvimento. Alojava-se na semente e alimentava-se do conteúdo usando as mandíbulas ou talvez liberando enzimas (J. Lopes, comunicação pessoal). Os frutos atacados pelos coleópteros sofriam abscisão principalmente em abril e início de maio.

Os indivíduos amostrados no experimento de predação pré-dispersão das sementes apresentaram uma produtividade média de 14.604 ± 3.909 frutos (média \pm erro padrão). Destes frutos cerca de 92% foram predados, enquanto que cerca de 8% completaram seu desenvolvimento e foram dispersos. Praticamente 100% dos frutos produzidos pelo indivíduo 11 foram predados antes da dispersão (Tabela 4). A planta que sofreu menor predação entre os indivíduos amostrados (planta 22), não frutificou no ano anterior, sugerindo uma possível redução na população dos insetos predadores.

Observou-se que, geralmente, os indivíduos 4, 9, 16, 20, 22, 23, 25, 31, 32 e 34 produziram, anualmente, frutos que atingiram a maturidade e se dispersaram (Tabelas 2 e 3), sendo estes os indivíduos que mais contribuíram para a produção de plântulas nas áreas durante o período de estudo, podendo ter importantes implicações genéticas para a população.

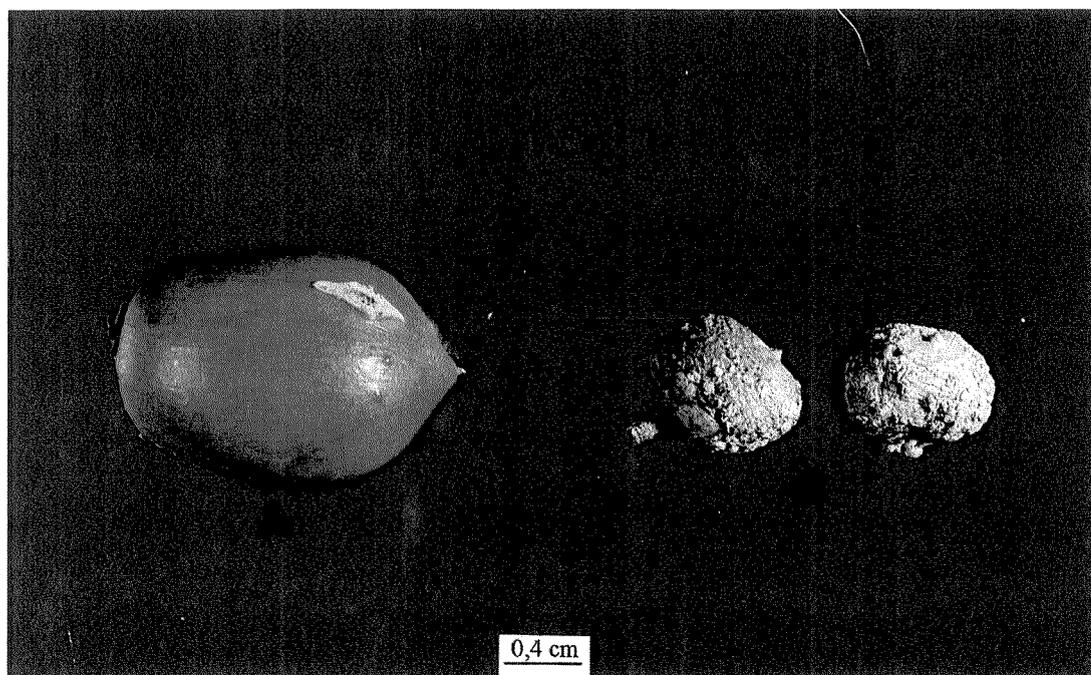


Figura 5. Fruto de *Chrysophyllum gonocarpum* predado por coleóptero (Curculionideo) (A) e por micro-hemínóptero (B).

Tabela 4. Estimativa da produtividade e da predação pré-dispersão de plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. A - área da copa, Acol - área dos coletores, Fpred - frutos predados coletados, Fdisp - frutos maduros intactos coletados, Eprod - estimativa da produtividade, Epred - estimativa da predação pré-dispersão, Edisp - estimativa de frutos dispersos.

Planta	A (m ²)	Acol (m ²)	Fpred	Fdisp	Eprod.	Epred.	Edisp
9	44,1	0,39	248	12	29400	28.043 (95%)	1.357 (5%)
11	11,6	0,26	97	0	4328	4.328 (100%)	≅ 0
19	41,4	0,52	89	3	7325	7.086 (97%)	239 (3%)
22	40,2	0,52	161	38	15384	12.447 (81%)	2.938 (19%)
23	49,0	0,52	164	12	16585	15.454 (93%)	1.131 (7%)
total	-	-	-	-	73022	67.358 (92%)	5.665 (8%)

Discussão

No Parque Estadual Mata dos Godoy, a abscisão de folhas de *Chrysophyllum gonocarpum* ocorreu predominantemente durante o período seco e o brotamento iniciou-se no final do período seco (agosto) e estendeu-se até outubro, com o pico da fenofase ocorrendo, geralmente, em setembro (início do período mais chuvoso). Este padrão também foi observado em *C. gonocarpum* da reserva de Santa Genebra (Morellato 1991), em várias outras espécies de florestas mesófilas semidecíduas do sudeste do Brasil (Morellato & Leitão-Filho 1990, Morellato 1991 e Pedroni 1993) e em outras espécies de florestas tropicais (Frankie et al. 1974, Reich & Borchert 1984 e Tissue & Wright 1995).

Não foi verificada relação direta da temperatura com a queda de folhas. Plantas localizadas na mesma área sob o mesmo regime térmico, apresentavam duração e intensidade diferentes, não se comportando sincronicamente e, inclusive, alguns indivíduos não apresentando esta fenofase. Além disto algumas plantas sofreram abscisão de folhas em novembro/dezembro, período sempre com temperaturas médias acima de 20° C.

A maior variação na cobertura do dossel (capítulo 1) pode estar relacionada a maior porcentagem de indivíduos que perderam folhas na AA. Esta maior deciduidade pode ser devido a: 1) Em razão de ser mais aberta, a AA apresenta uma atmosfera mais seca e, suas plantas perdem mais água via transpiração, aumentando o déficit interno. 2) Durante o período de menor precipitação, a parte superficial do solo da AA, onde encontra-se a maioria das raízes absorventes das plantas, torna-se ressecada e compactada. 3) Alterações nos níveis hormonais, como por exemplo aumento nos níveis de ácido abscísico, em decorrência da redução na absorção de água pelas raízes superficiais. 4) Ciclo de vida foliar - em um ambiente mais iluminado e sob condições desfavoráveis, as folhas velhas podem sofrer abscisão em razão da senescência e serem substituídas por novas folhas, mais eficientes fotossinteticamente, quando as condições do ambiente voltarem a ser favoráveis (Kikuzawa 1991).

Morellato (1991) e Pedroni (1993) sugeriram que a precipitação, após período de estresse hídrico, foi o principal fator de estímulo ao brotamento nas espécies por eles estudadas. Este pode ser o caso de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, embora em junho/97 tenha chovido muito e não tenha ocorrido alteração do fenorritmo dos indivíduos. Provavelmente o fotoperíodo e a temperatura (Mantovani & Martins 1988) também estejam envolvidos.

Algumas plantas que não sofreram queda de folhas apresentaram brotamento, sugerindo que em *C. gonocarpum* talvez não exista relação entre estes eventos, como sugerido por Morellato & Leitão-Filho (1990) para as espécies de floresta mesófila semidecídua da Serra do Japi, estado de São Paulo.

O mecanismo controlador da periodicidade de crescimento de espécies tropicais não é conhecido e várias hipóteses têm sido propostas para explicar a variedade de comportamentos fenológicos. A maioria das hipóteses está baseada na idéia de que o controle endógeno de produção, senescência e abscisão de folhas é um processo primário encontrado em todas as plantas, com impactos de fatores abióticos e bióticos secundariamente influenciando a expressão de tais padrões e possivelmente influenciando sua origem evolutiva (Reich 1995).

Para *C. gonocarpum* do Parque Estadual Mata dos Godoy, a abscisão de folhas ocorreu a partir de abril e provavelmente estava relacionada a redução na temperatura, na precipitação e no fotoperíodo. Nesta época, a atividade de crescimento da planta foi reduzida, exceto os frutos que

completavam seu desenvolvimento aproximadamente em julho, possivelmente se beneficiando da economia hídrica resultante da redução da superfície transpiratória.

A partir de setembro observou-se aumento acentuado na precipitação, na temperatura e no fotoperíodo, o que deve possibilitar a retomada do crescimento vegetativo de *C. gonocarpum*. Provavelmente os diferentes fenorritmos individuais foram respostas ao estado estrutural e funcional da cada árvore e às condições de seu microambiente particular.

A floração desta espécie estendeu-se de agosto ao início de dezembro com a antese ocorrendo principalmente em outubro e novembro, sendo classificada como anual, regular de duração intermediária, segundo a classificação de Newstrom et al. (1994). Este padrão anual diferiu do padrão subanual apresentado por *C. gonocarpum* na reserva de Santa Genebra (Morellato 1991). Segundo esta autora, a espécie é polinizada por pequenos insetos e isto possivelmente se relaciona à alta sincronia intraespecífica desta fenofase.

Muitas espécies arbóreas do sudeste do Brasil florescem no início da estação chuvosa (Morellato 1991 e Pedroni 1993). Em florestas tropicais sazonais a antese é frequentemente induzida pela chuva (Opler et al. 1976). Entretanto, a indução floral em árvores tropicais parece estar principalmente sob controle endógeno, sendo afetada por fatores do ambiente somente indiretamente, por meio de seus efeitos sobre o desenvolvimento vegetativo sazonal das árvores (Borchert 1983). Este parece ser o caso de *C. gonocarpum* pois o aparecimento dos botões florais ocorreu em agosto, período em que as temperaturas médias, fotoperíodo e precipitação média começam a aumentar. A antese ocorreu no período chuvoso.

O período de desenvolvimento dos frutos foi longo, durando aproximadamente um ano e praticamente havendo sobreposição de frutificações sucessivas. Os frutos maduros começaram a aparecer no final de julho e o pico da dispersão ocorreu em agosto-setembro, quando acontece o aumento da precipitação média. Este mesmo padrão foi observado em *C. gonocarpum* na reserva de Santa Genebra (Morellato 1991). Segundo Rathcke & Lacey (1985), em florestas tropicais sazonais, muitas espécies zoocóricas apresentam o pico de maturação de frutos no período chuvoso. A dispersão neste período de alta umidade pode possibilitar maior sucesso na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas. Observou-se que a germinação de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy ocorreu a partir de novembro, com um pico em dezembro-janeiro, época de maior pluviosidade.

Praticamente 80% dos indivíduos marcados floresceram anualmente, embora nem todos estes indivíduos produziram frutos. A floração apresentou alta sincronia entre os indivíduos, provavelmente favorecendo a alogamia e possibilitando a manutenção da diversidade genética da população.

Observou-se variação na quantidade de frutos produzidos anualmente, sendo que alguns indivíduos produziram sementes todos os anos enquanto outros, incluindo alguns que floresceram anualmente, não produziram sementes. A variação individual na produção de frutos pode ser causada por diferenças na favorabilidade dos microhabitats, genéticas, ou no tamanho dos indivíduos (Carthew 1993). É improvável que somente diferenças no microhabitat sejam responsáveis pela variação individual na produção de frutos pois as plantas cinco e seis encontravam-se muito próximas (cerca de 1,5 m entre seus troncos) e apresentaram comportamentos diferentes (Tabela 3). A polinização também pode estar relacionada com a ausência de frutificação em alguns indivíduos.

Foi observado no Parque Estadual Mata dos Godoy que o quati (*Nasua nasua*) e o macaco-prego (*Cebus apella*) dispersavam sementes de *C. gonocarpum* (comunicação pessoal de Wlamir J. Rocha, Depto. de Biologia Animal e Vegetal, Univ. Est. de Londrina). Estes animais forrageavam na árvore e depositavam as sementes juntos as fezes longe da planta mãe. Mikich (1996) também citou o macaco-prego e três espécies de tucano (*Ramphastos*) como dispersores de *C. gonocarpum*, embora salientasse que os tucanos regurgitavam a semente embaixo da planta mãe. Também observou-se que o cateto (*Tayassu tajacu*) se alimentava dos frutos de *C. gonocarpum*, (W.J. Rocha, comunicação pessoal). Estes animais forrageavam embaixo da árvore e trituravam os frutos de forma que foram raras as sementes encontradas intactas nas fezes destes animais. No entanto, apesar da intensa predação, estes animais podem desempenhar importante papel na dispersão de sementes que passam intactas pelo seu sistema digestivo. Vertebrados, como predadores generalistas, parecem usar desproporcionalmente as espécies, quando suas sementes são mais abundantes (Schupp 1990).

Esses dados sugerem que *C. gonocarpum* é uma espécie importante na alimentação de vários animais, em anos de alta produção de frutos.

Para muitas plantas, as sementes representam o período de maior mortalidade no ciclo de vida (Cavers 1983). Greig (1993) verificou que a predação pré-dispersão provavelmente era a maior fonte de mortalidade de sementes em cinco espécies de *Piper* em La Selva, Costa Rica. Nos indivíduos avaliados de *C. gonocarpum* as perdas de sementes devido a predação pré-dispersão foram, em geral, superior a 90% e possivelmente, em anos de menor produção, esta porcentagem poderia ser ainda maior. Estes resultados podem ser extrapolados para a população de *C. gonocarpum* do Parque Estadual Mata dos Godoy, pois na grande maioria dos indivíduos observados (marcados ou não), foi pequeno o número de frutos que completou o desenvolvimento e foi disperso.

O número de frutos dispersados em 1997 foi muito superior quando comparado aos anos anteriores (95 e 96). Esta diferença no número de frutos dispersados anualmente pode estar relacionada à flutuação na população dos insetos predadores. Observações fenológicas mais prolongadas e estudos da biologia dos insetos predadores são necessários para confirmar esta hipótese.

Anos de maior produção de frutos podem ter substancial efeito sobre a dinâmica e a estrutura populacional. Van Groenendael et al. (1996) sugeriram que o recrutamento de *Cordia elaeagnoides* poderia ocorrer em anos de frutificação intensa, em razão da saciação dos predadores e da superação da mortalidade relacionada aos estresses físicos. Como a produção de *C. gonocarpum* foi maior em 1997, poderia se esperar maior taxa de recrutamento de plântulas do que a observada no capítulo 4.

Floração e frutificação requerem um “input” de energia e nutrientes e algumas espécies somente florescem após acumular um nível limiar de recursos (Rathcke & Lacey 1985). Crawley & Long (1995) constataram altas taxas de aborto de flores femininas em *Quercus robur* e sugeriram que limitação de recursos seria a causa da variação nas taxas de aborto. Janzen (1978 apud Rathcke & Lacey 1985) levantou a hipótese que em espécies arbóreas hermafroditas, os indivíduos podiam florescer mais frequentemente que produzir frutos, atuando principalmente como indivíduo masculino, isto porque a produção de pólen demanda menos energia que a produção de frutos. A limitação de recursos talvez explique o grande número de aborto de botões florais, flores e pequenos frutos e porque alguns indivíduos de *C. gonocarpum* floresceram mas não frutificaram no Parque Estadual Mata dos Godoy. Polinizadores, dispersores e predadores podem influenciar os padrões de floração e frutificação das espécies. Entretanto, como estes aspectos não foram estudados, eles não serão abordados adicionalmente.

A partir dos dados acima discutidos, pode-se concluir que *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy apresenta sazonalidade em suas fenofases, com a queda de folha ocorrendo durante o período seco (principalmente em junho-julho) e o brotamento, floração e dispersão ocorrendo principalmente a partir do início do período chuvoso. Não se identificou relação direta das fenofases com nenhum fator particular do ambiente, embora as evidências indiquem a disponibilidade de água como um fator importante, sendo necessários estudos mais detalhados dos possíveis efeitos de cada fator sobre as plantas. Esta espécie floresce e frutifica anualmente, embora com intensidade diferente (variação no número de indivíduos se reproduzindo e no número de frutos por indivíduo) e com altas taxas de aborto de flores e frutos. Isto mostra a necessidade de estudos detalhados sobre a demanda de recursos e sobre a biologia de insetos predadores pré-dispersão de sementes. Não houve diferenças marcantes nas fenofases entre as áreas, exceto para abscisão e produção de folhas.

Referências bibliográficas

- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* 61:1065-1074.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15:81-89.
- Carthew, S. 1993. Patterns of flowering and fruit production in a natural population of *Banksia spinulosa*. *Australian Journal of Botany* 41:465-480.
- Cavers, P.B. 1983. Seed demography. *Canadian Journal of Botany* 61:3578-3590.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83:683-696.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia* 93:412-420.
- IPARDES. 1982. Estudos para a formulação de políticas de desenvolvimento do setor florestal. v I. Instituto Paranaense de Desenvolvimento Econômico e Social, Curitiba.
- Kikuzawa, K. 1991. A cost - benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138:1250-1263.
- Mantovani, W. & Martins, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista brasileira de Botânica* 11:101-112.
- Mikich, S.B. 1996. Aspectos de comportamento, frugivoria e utilização de habitat por tucanos de uma pequena reserva isolada do Estado do Paraná, Brasil (Ramphastidae, Aves). Tese de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Morellato, L.P.C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista brasileira de Biologia* 50:163-173.
- Morellato, L.P.C., Leitão-Filho, H.F., Rodrigues, R.R. & Joly, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista brasileira de Biologia* 50:149-162.
- Nakagima, J.N., Soares-Silva, L.H., Medri, M.E., Goldenberg, R. & Correa, G.T. 1996. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 6. Fazenda Monte Alegre, município de Telêmaco Borba, Pr. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39:933-948.

- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- Opler, P.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- Pedroni, F. 1993. Ecologia da Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf., Caesalpinaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74.
- Scariot, A., Lleras, E. & Hay, J.D. 1995. Flowering and fruiting phenologies of the Palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. *Biotropica* 27:168-173.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71:504-515.
- Silva, F.C., Fonseca, E.P., Soares-Silva, L.H., Muller, C. & Bianchini, E. 1995. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 3. Fazenda Bom Sucesso, município de Sapopema, Pr. *Acta Botanica Brasilica* 9:289-302.
- Soares-Silva, L.H. & Barroso, G.M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina-PR, Brasil. In *Anais do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Campinas. pp. 101-112.
- Soares-Silva, L.H., Bianchini, E., Fonseca, E.P., Dias, M.C., Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Ibiporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.
- Tissue, D.T. & Wright, S.J. 1995. Effect of seasonal water availability on phenology and annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. *Functional Ecology* 9:518-527.
- Van Groenendael, J.M., Bullock, S.H. & Pérez-Jiménez, A. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:11-24.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review Ecology and Systematics* 24:353-377.

Capítulo 8

Avaliação da herbivoria foliar em *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.

RESUMO - Investigaram-se os níveis de herbivoria foliar em indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* em sítios esporadicamente inundáveis e não inundáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15' W), visando determinar se a herbivoria afetava a regeneração desta espécie. Observou-se marcante similaridade nos níveis médios de herbivoria entre os sítios amostrais e no tempo. Somente uma pequena fração das folhas amostradas apresentaram níveis consideráveis de danos (remoção de mais de 1/3 do limbo) e poucos indivíduos foram intensamente herbivorados. A herbivoria não influenciou a probabilidade de morte dos indivíduos e não afetou suas taxas de crescimento em altura. Sugeriu-se que a herbivoria não foi um fator limitante para a regeneração de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy.

ABSTRACT - The levels of leaf herbivory were studied in *Chrysophyllum gonocarpum* individuals in sporadically flooded localities and unflood areas in the Mata dos Godoy State Park (23°27' S, 51°15'W), to determine if herbivory affected the regeneration of this species. A marked similarity was found in the mean herbivory levels among the sample sites and time. Only a small fraction of the sampled leaves have considerable damage levels (removal of more than a third of the leaf area) and few individuals were attacked intensely. The herbivory did not influence the probability of mortality of the individuals nor did it affect their growth in height rates. Herbivory did not seem to be a limiting factor for *Chrysophyllum gonocarpum* regeneration in the Mata dos Godoy State Park.

Key words - *Chrysophyllum gonocarpum*, folivory, herbivory, Sapotaceae, tropical tree

Introdução

Em geral, as espécies tolerantes à sombra apresentam uma grande abundância de indivíduos jovens (capítulo 3 e 5, Martini 1996) e a dinâmica destes indivíduos exerce forte influência no crescimento da população (capítulo 4, Clark & Clark 1992, De Steven 1994). Vários fatores podem afetar a performance destas plantas e influenciar as suas probabilidades de ingresso nos diferentes estádios do ciclo de vida (Ehrlén 1995).

A herbivoria pode desempenhar um importante papel na dinâmica populacional, provocando um incremento na taxa de mortalidade dos indivíduos (Ehrlén 1995) ou, por meio de forrageamento seletivo, alterar relações competitivas entre as espécies e outros atributos demográficos (Nuñez-Farfan & Dirzo 1985).

Em florestas tropicais estacionais a periodicidade da herbivoria é particularmente importante, dado a sazonalidade dentro do ano e a considerável variação climática entre anos (Filip et al. 1995). Têm sido observadas taxas menores de herbivoria nos períodos secos que nos períodos chuvosos, em razão da variação na abundância dos herbívoros entre os períodos ou, da variação na quantidade de folhas jovens, nutricionalmente superiores (ver revisão de Coley & Barone 1996). Coley (1983) observou marcante variação nas taxas de herbivoria entre os indivíduos e no tempo em duas espécies na Ilha de Barro Colorado. Entretanto, Dirzo (1982 apud Nuñez-Farfan & Dirzo 1985), estudando seis espécies arbóreas no México, não encontrou muita variação no grau de herbivoria entre sítios e no tempo.

Intensa herbivoria pode consumir elevada proporção de tecidos fotossintéticos e, desta forma, pode afetar o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Howe (1990) observou que altos níveis de remoção de área foliar reduziu o crescimento em altura de indivíduos jovens de *Virola surinamensis*, especialmente os menores. Nascimento & Hay (1994) também verificaram redução no incremento em altura em plantas com até 100 cm de altura de *Metrodorea pubescens*, provocada por altos níveis de remoção de área foliar (50% e 100%).

A espécie *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) é comum em vários fragmentos da Floresta Estacional Semidecidual na região Norte do Estado do Paraná (Soares-Silva et al. 1992, Silveira 1993, Silva et al. 1995). Seus frutos servem de alimento para várias espécies animais (capítulo 7), razão pela qual não pode faltar na composição de florestas heterogêneas destinadas à recuperação de áreas degradadas (Reitz 1968). Vários estudos foram desenvolvidos com esta espécie, visando levantar informações autoecológicas (ver os capítulos precedentes). No campo, foi observado que as folhas de alguns indivíduos jovens apresentavam-se intensamente herbivoradas, sugerindo que a herbivoria poderia afetar a regeneração natural desta espécie. Visando avaliar a influência da herbivoria foliar sobre *C. gonocarpum*, desenvolveu-se o presente estudo, buscando responder as seguintes questões: O grau de herbivoria foliar varia durante o ano? E entre anos? Existe variação no grau de herbivoria entre sítios amostrais? O grau de herbivoria varia entre indivíduos? A disponibilidade de folhas jovens está relacionada ao grau de herbivoria foliar? O grau de herbivoria afeta o crescimento dos indivíduos? E a chance de sobrevivência dos mesmos?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, um remanescente da floresta estacional semidecidual (Silveira 1993). A floresta do Parque tem ótimas condições de preservação, apresenta 680 hectares e altitude média de 700 m. O relevo é uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declives moderados na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o ribeirão dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30 m de largura, as quais estão sujeitas a inundações. Neste local, foi observado maior abundância de *Chrysophyllum gonocarpum*, que nos sítios não alagáveis da porção norte.

Segundo a classificação de Köppen (1948), o clima da região é do tipo Cfa - clima subtropical úmido. A temperatura média anual é de 20,9° C. O mês de janeiro é o mais quente do ano (média de 23,8° C) e o mais frio é o mês de junho (média de 16,6° C), sendo comum ocorrência de temperaturas inferiores a 2° C no período de maio a agosto. A média pluviométrica anual é de 1612,5 mm, sendo dezembro o mês mais chuvoso (229,2 mm) e agosto o de menor precipitação (50,5 mm). A pluviosidade durante o verão é cerca de duas vezes maior que no inverno, caracterizando duas estações bem definidas quanto a precipitação. Os dados meteorológicos foram obtidos junto ao Setor de Agrometeorologia do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR), Londrina, englobando o período de janeiro de 1976 a outubro de 1997.

No Parque foram demarcadas três áreas amostrais de 5000 m² cada, sendo uma na parte alagável da porção sul (AA) e as outras duas na porção norte (áreas amostrais não alagáveis - ANA1 e ANA2), distando cerca de 2 km da primeira (ver figura 5 da introdução geral). Analisou-se as três áreas separadamente.

Em maio de 1995, contou-se o número de folhas e estimou-se a área de cada folha removida por herbívoros de todos os indivíduos de *C. gonocarpum*, com até 1,5 m de comprimento, presentes em cada área amostral. Para estimar o nível de herbivoria estabeleceu-se as seguintes categorias: 1 - intactas; 2 - com até 1/3 do limbo removido por herbívoros; 3 - de 1/3 a 2/3 do limbo removido; 4 - mais de 2/3 do limbo removido por herbívoros. Este procedimento foi repetido semestralmente até maio de 1997.

Para avaliar se o nível de herbivoria variava no tempo e no espaço, baseado na proporção apresentada por indivíduo, calculou-se, semestralmente, a porcentagem média de folhas em cada categoria de herbivoria estabelecida acima. Antes dos cálculos, as porcentagens foram

transformadas em arcoseno $\sqrt{\text{proporção}}$, mas para a apresentação dos resultados os dados foram retransformados em porcentagens.

Baseado na porcentagem de folhas herbivoradas, as plantas foram separadas em quatro classes: A - com até 25%; B - com mais de 25% a 50%; C - com mais de 50% a 75% e D - com mais de 75% de suas folhas herbivoradas. Calculou-se então a porcentagem de indivíduos em cada uma das classes estabelecidas acima, visando determinar se a herbivoria variava entre eles.

Para verificar se a herbivoria influenciou no crescimento dos indivíduos, calculou-se, para cada semestre, a taxa média de crescimento em altura das plantas intensamente herbivoradas (apresentavam todas as suas folhas com mais de 66% de sua área removida), no início do período avaliado. Como controle determinou-se a taxa de crescimento em altura dos indivíduos que apresentavam todas as suas folhas intactas (não herbivoradas). Para se aumentar o tamanho da amostra, as áreas amostrais foram analisadas conjuntamente. Destes cálculos foram excluídos os indivíduos recém-germinados e os que apresentavam sinais de quebra. Não se avaliou o período de nov/96 a maio/97, porque o alagamento da AA no verão de 1997 afetou as taxas de crescimento em altura dos indivíduos desta área (capítulo 6).

Avaliou-se também, se os indivíduos intensamente herbivorados apresentavam maior probabilidade de morte que os indivíduos com todas as folhas intactas. As comparações foram realizadas por meio de um teste de qui-quadrado (χ^2) entre o número observado de indivíduos mortos em cada grupo, no final de cada semestre analisado e o número esperado de mortes, aplicando-se a mesma proporção de mortalidade observada para o total dos indivíduos (intactos + intensamente herbivorados). Os cálculos foram realizados para as áreas amostrais conjuntamente. Novamente não se analisou o período entre novembro de 1996 e maio de 1997.

Resultados

Não foi detectada a ação de herbívoros vertebrados sobre os indivíduos de *C. gonocarpum*, sendo basicamente os insetos que provocaram os danos observados. As plantas produziram poucas folhas novas, geralmente de setembro a novembro. A maioria das folhas apresentou-se com aparência envelhecida. Mesmo as folhas herbivoradas mantinham-se presas à planta por períodos sucessivos, exceto as intensamente herbivoradas.

A taxa de herbivoria variou marcadamente entre os indivíduos e entre as folhas de uma mesma planta. Em geral, a maioria das folhas de um indivíduo apresentou-se intacta ou com poucos sinais de herbivoria. Algumas plantas, geralmente vizinhas, foram completamente desfolhadas pela larva de um inseto, possivelmente de Lepidoptera. Estes indivíduos, em geral,

produziam novas folhas, principalmente os maiores. Observou-se, no campo, que vários indivíduos apresentaram o ápice caulinar danificado, assemelhando-se a uma galha. Este tipo de dano não foi avaliado.

Não se observaram diferenças marcantes entre as áreas amostrais, quanto a porcentagem de folhas em cada categoria de herbivoria do limbo. Para todos os períodos amostrados, a grande maioria das folhas apresentou-se intacta ou com até 1/3 da área foliar removida por herbívoros, enquanto as outras duas categorias representavam apenas uma pequena fração do total. Observou-se variação temporal nas porcentagens de folhas em cada categoria, no entanto não se identificou uma tendência de aumentar a herbivoria num período do ano (Figura 1).

Para as três áreas amostradas, mais de 80% dos indivíduos apresentaram-se atacados por herbívoros (Figura 2). Na AA observou-se aumento gradual na porcentagem de plantas com mais de 75% de suas folhas com algum sinal de herbivoria, quando se comparou os semestres sucessivamente, enquanto que as porcentagens de indivíduos nas duas categorias intermediárias mantiveram-se aproximadamente constantes durante o período de estudo (Figura 2A). Nas ANAs, verificou-se uma tendência em aumentar a porcentagem de indivíduos com mais de 75% de suas folhas com algum sinal de herbivoria no período de maio comparado à novembro, sendo que as demais categorias apresentaram flutuações temporais em suas porcentagens sem no entanto indicar uma tendência definida (Figura 2B,C).

Não se constataram diferenças nas taxas de crescimento dos indivíduos intensamente herbivorados (todas as suas folhas apresentavam remoção de mais de 66% de área) comparados aos indivíduos com todas as folhas intactas (Figura 3).

Também não se observaram diferenças na proporção de mortes entre os indivíduos intensamente herbivorados, comparados aos indivíduos com todas as folhas intactas (Tabela 1).

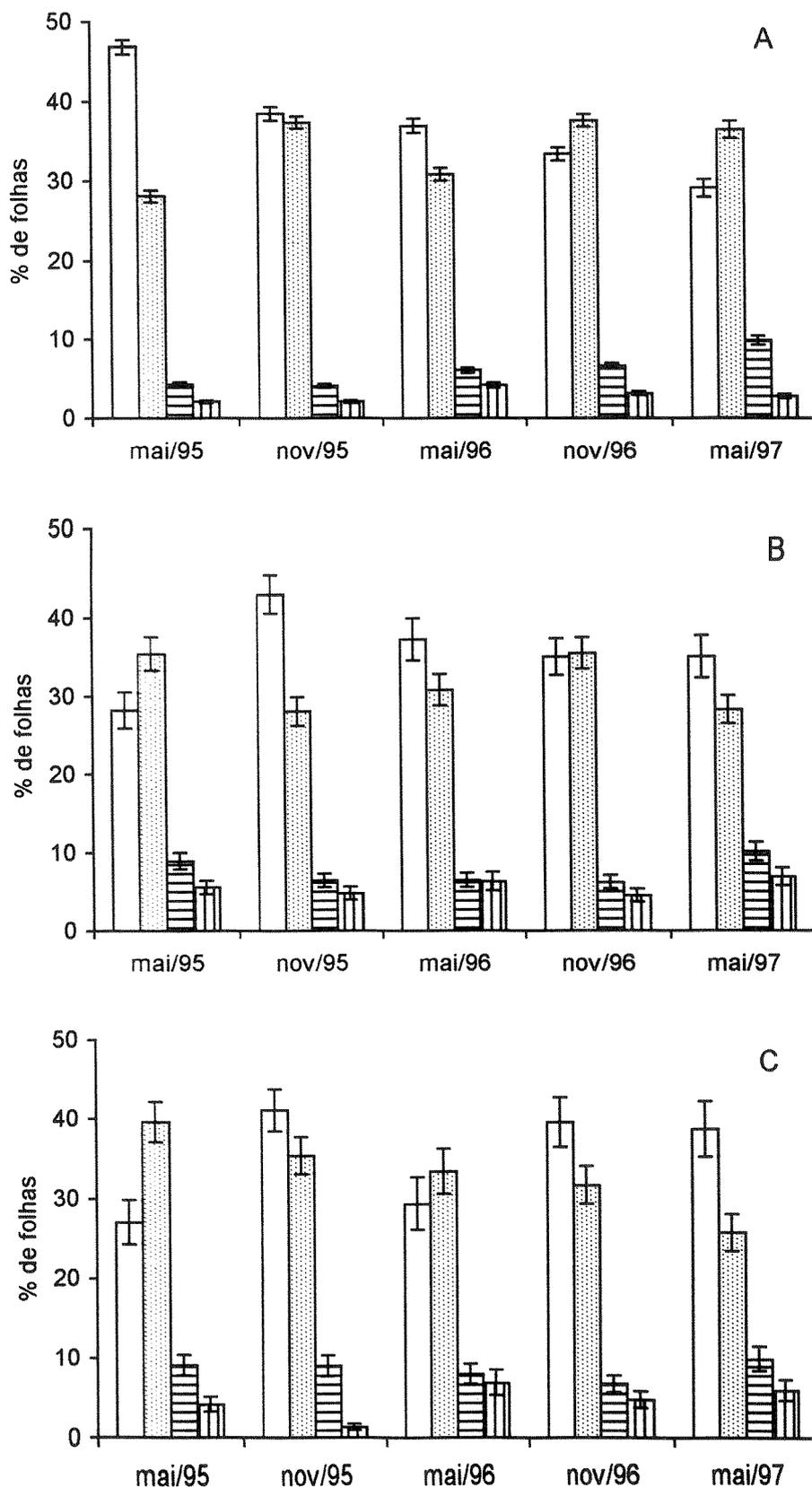


Figura 1. Porcentagem de folhas em cada categoria de herbivoria em plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de comprimento) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2. Legenda: colunas vazias - folhas intactas; colunas c/ pontos - com até 1/3 do limbo herbivorado; colunas c/ traços horizontais - com mais de 1/3 a 2/3 do limbo herbivorado; colunas c/ traços verticais - com mais de 2/3 do limbo herbivorado. A barra vertical em cada coluna indica o erro padrão.

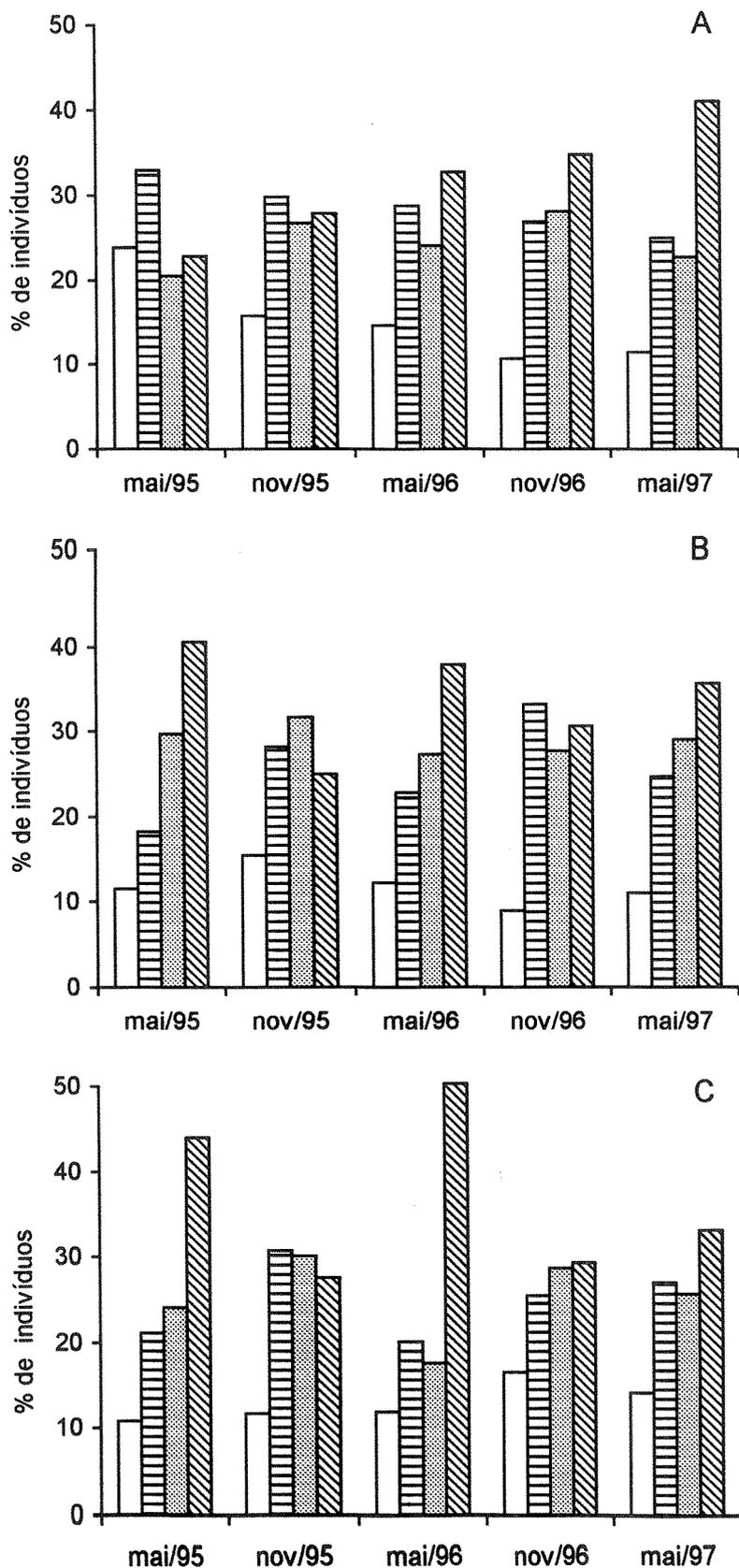


Figura 2. Porcentagem de indivíduos em cada classe de porcentagem de folhas herbivoradas em plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de comprimento) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr. A - área alagável; B - área não alagável 1; C - área não alagável 2. Legenda: colunas vazias - até 25% de folhas herbivoradas; colunas c/ traços horizontais - com mais de 25% a 50%; colunas c/ pontos - com mais de 50% a 75%; colunas c/ traços diagonais - com mais de 75% de folhas herbivoradas.

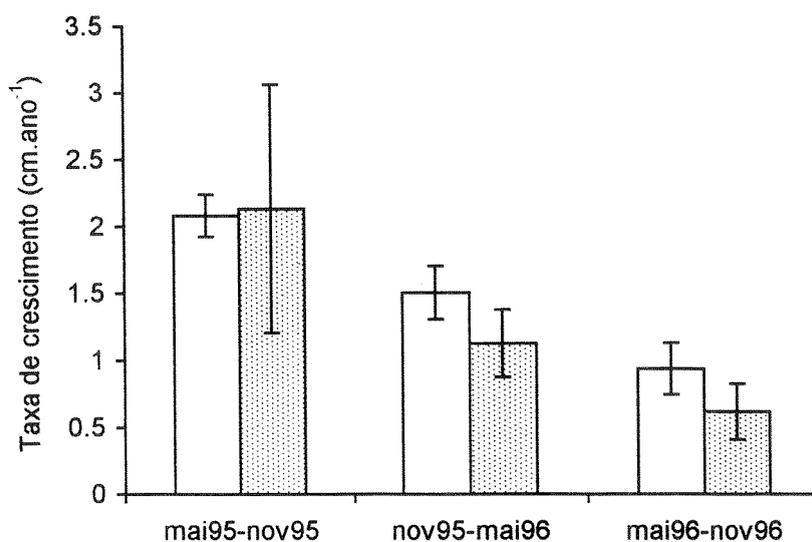


Figura 3. Taxa média de crescimento em altura (cm.ano^{-1}) dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de comprimento) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr. Colunas vazias = indivíduos com todas as folhas intactas; colunas com pontos = indivíduos intensamente herbivorados (remoção de mais de 66% da área de cada uma de suas folhas). A barra vertical em cada coluna indica o erro padrão.

Tabela 1. Influência da herbivoria sobre a probabilidade de morte das plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de altura) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Grupo A - indivíduos com todas as folhas intactas; Grupo B - indivíduos com todas as folhas com mais de 75% de sua área removida por herbívoros. N - número inicial de indivíduos em cada grupo; M - número de indivíduos mortos no período; Me - mortalidade esperada. ns = $p > 0,05$

Período	Grupo	N	M	Me	χ^2	p
mai/95-nov/95	A	314	34	32	0,07	ns
	B	15	0	2	1,13	ns
	total	329	34			
nov/95-mai/96	A	140	32	38	0,8	ns
	B	28	14	8	3,78	ns
	total	168	46			
mai/96-nov/96	A	66	29	26	0,24	ns
	B	66	22	26	0,48	ns
	total	132	51			

Discussão

Apesar da fauna de vertebrados herbívoros ser alta no Parque, como por exemplo a população de antas (W.J. Rocha, comunicação pessoal), não se detectou a ação destes animais nas plantas de *C. gonocarpum*. Os insetos foram os principais herbívoros nesta espécie, provocando vários tipos de danos nas folhas tais como, buracos na lâmina foliar, remoção de área foliar nas bordas por insetos mastigadores, escavações do limbo por insetos mineradores e galhas. Em geral, não se identificou nenhum grupo de insetos que tenha atuado de forma dependente da densidade. Vários estudos, em outros locais, também concluíram que os insetos são os herbívoros mais abundantes (Nuñez-Farfan & Dirzo 1985, Cruz & Dirzo 1987, Coley & Barone 1996).

A grande maioria das folhas apresentou-se intacta ou pouco herbivorada (remoção de até 1/3 do limbo), padrão também observado em estudos desenvolvidos em outros locais (Cruz & Dirzo 1987, Nascimento & Hay 1994). Isto sugere que no Parque não existe folívoro que atue seletivamente em plantas jovens de *C. gonocarpum*, diferentemente do que foi observado para *Peltogyne gracilipis* em uma floresta dominada por esta espécie, na Amazônia (Nascimento & Proctor 1994). Estes pesquisadores observaram remoção de mais de 90% da área foliar da copa de indivíduos de *Peltogyne* por *Eulepidotis phrygionia*, um inseto generalista. Entretanto, alguns indivíduos adultos de *C. gonocarpum* apresentaram muitas folhas com sinais de folivoria, sendo necessário avaliar mais detalhadamente estes indivíduos.

Não se observaram grandes diferenças nos níveis de herbivoria ao longo do ano, não se relacionando, portanto, com nenhuma fenofase específica das plantas, em especial com a produção e expansão de folhas novas (capítulo 7). Deve-se salientar que os indivíduos jovens produziram poucas folhas (capítulo 6). Provavelmente, por esta razão não se evidenciaram diferenças temporais na ação dos herbívoros. Em espécies de uma floresta tropical decídua no México, Filip et al. (1995) observaram maior herbivoria no início do período chuvoso comparado a herbivoria no final deste período, em razão da redução da qualidade nutricional das folhas. Isto não foi observado para os indivíduos jovens de *C. gonocarpum*, na floresta semidecídua do Parque Estadual Mata dos Godoy.

Filip et al. (1995) não observaram diferenças importantes nos níveis de folivoria entre os três anos de estudos, para 10 espécies das 16 avaliadas por eles, embora, quanto à pluviosidade, os anos tenham sido muito diferentes. Isto sugere que outros fatores podem estar envolvidos. No Parque Estadual Mata dos Godoy, durante o inverno, temperaturas inferiores a 5°C são comuns, o que possivelmente poderia reduzir o número de insetos herbívoros. Entretanto, durante o período de estudo, o inverno não foi rigoroso e não se observaram temperaturas extremas (Figura

2 do capítulo 7), o que provavelmente não afetou os herbívoros e, conseqüentemente, os níveis de herbivoria. Se este for o caso, um mecanismo dependente da densidade deveria regular o número de insetos herbívoros, uma vez que também não se constatou aumento nos níveis de herbivoria nos últimos intervalos amostrados.

O padrão de herbivoria foi semelhante entre as áreas alagáveis e não alagáveis, indicando que as características de cada área (capítulo 1) não influenciaram a população de herbívoros. Isto também sugere que os insetos não atuaram de maneira dependente da densidade, uma vez que a área amostral alagável apresentou maior densidade de *C. gonocarpum* que as áreas não alagáveis (capítulo 5). Em *Lathyrus vernus*, os herbívoros também atuaram de forma independente da densidade (Ehrlén 1995).

O grau de herbivoria variou muito entre os indivíduos jovens de *C. gonocarpum*, observando-se desde plantas com todas as folhas intactas até indivíduos completamente desfolhados. Poderia se pensar que diferenças genéticas estariam influenciando os riscos de dano e que os herbívoros atuariam como agentes seletivos. Entretanto, acredita-se que a herbivoria ocorreu ao acaso. Estudos específicos poderiam esclarecer estas dúvidas. Coley (1983) e Nascimento & Hay (1993) também observaram marcante variação no grau de herbivoria entre indivíduos de *Trichilia cipo* e *Metrodorea pubescens*, respectivamente.

O crescimento e a sobrevivência dos indivíduos de *C. gonocarpum* não foram influenciados pela folivoria, indicando que a predação por herbívoros não afetou a dinâmica desta população (capítulo 4). Possivelmente, a folivoria também não estava relacionada com a assimetria de tamanho observada nas áreas amostrais (capítulo 3). Nascimento & Hay (1994) observaram que a mortalidade de indivíduos de *Metrodorea pubescens* não foi uma conseqüência da remoção da área foliar, embora tenha afetado o crescimento dos indivíduos menores. Entretanto, Clark & Clark (1985) verificaram menor longevidade em plântulas de *Dipteryx panamensis* com maior porcentagem de herbivoria em suas folhas primárias. Maior crescimento tem sido descrito para algumas espécies, após o ataque de herbívoros (compensatory growth) (McNaughton 1983, Mendonza et al. 1987). Os indivíduos, destas espécies, utilizariam as reservas estocadas para crescer mais rapidamente, após a herbivoria. Entretanto, Belsky et al. (1993) questionam se realmente ocorre o “compensatory growth” ou se ele é uma resposta da planta a qualquer tipo de dano, não sendo uma adaptação à herbivoria. Independente destas discussões, “compensatory growth” não foi observado para os indivíduos de *C. gonocarpum*. Com base nos resultados, sugere-se que a herbivoria, provavelmente, não foi um fator limitante para a regeneração de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, assim como não foi para *Copaifera langsdorffii* em Floresta Ciliar no Distrito Federal (Leite & Salomão 1992).

A herbivoria pode ter numerosos efeitos negativos sobre a aptidão das plantas, diminuindo o crescimento e a reprodução e reduzindo a habilidade competitiva (Coley & Barone 1996). Para plantas jovens de *C. gonocarpum*, a herbivoria, no níveis observados no Parque, não afetou a sobrevivência e crescimento dos indivíduos. Entretanto, o dano provocado pelos herbívoros poderia se acumular em períodos sucessivos, debilitando os indivíduos, o que poderia torná-los mais vulneráveis à mortalidade por outras causas, tais como queda de ramos ou infecções secundárias por patógenos (Coley & Barone 1996).

Os resultados aqui apresentados foram basicamente descritivos. No entanto, eles são fundamentais ao desenvolvimento de novos estudos visando responder questões mais específicas da interação inseto-planta.

Referências bibliográficas

- Belsky, A.J., Carson, W.P., Jensen, C.L. & Fox, G.A. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7:109-121.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66:1884-1892.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Coley, P.D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64:426-433.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Cruz, M de la & Dirzo, R. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a mexican rain forest. *Biotropica* 19:98-106.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383.
- Ehrlén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology* 83:287-295.
- Filip, V., Dirzo, R., Maass, J.M. & Sarukhán, J. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27:78-86.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-280.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México.

- Leite, A.M.C. & Salomão, A.N. 1992. Estrutura populacional de regenerantes de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Botanica Brasilica* 6:123-134.
- Martini, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336.
- Mendoza, A., Piñero, D. & Sarukhán, J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75:545-554.
- Nascimento, M.T. & Hay, J.D. 1993. Intraspecific variation in herbivory on *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in two forest types in Central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 53:143-153.
- Nascimento, M.T. & Hay, J.D. 1994. The impact of simulated folivory on juveniles of *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in a gallery forest near Brasília, Federal District, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:611-620.
- Nascimento, M.T. & Proctor, J. 1994. Insect defoliation of a monodominant Amazonian rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 10:633-636.
- Nuñez-Farfan, J. & Dirzo, R. 1985. Herbivoria y sucesion en una selva alta perennifolia. In: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, II*. A. Gomez-Pompa & S. del Amo R. (eds.). Alhambra Mexicana, Xalapa. pp.313-332.
- Reitz, R. 1968. Sapotáceas. In *Flora Catarinense*. R. Reitz (ed.). Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí.
- Silva, F.C., Fonseca, E.P., Soares-Silva, L.H., Muller, C. & Bianchini, E. 1995. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 3. Fazenda Bom Sucesso, município de Sapopema, Pr. *Acta Botanica Brasilica* 9:289-302.
- Silveira, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Soares-Silva, L.H., Bianchini, E., Fonseca, E.P., Dias, M.C., Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Ibiporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.

Capítulo 9

Efeitos do alagamento sobre o crescimento e o conteúdo de nutrientes de *Chrysophyllum gonocarpum*.

RESUMO - *Chrysophyllum gonocarpum* apresenta maiores abundâncias em locais sujeitos à inundações esporádicas. Desenvolveu-se o presente estudo visando avaliar os efeitos do alagamento sobre o crescimento das plantas e sobre o conteúdo de nutrientes das folhas. As plantas, com sete meses de idade, foram submetidas a cinco tratamentos: 1) CC30 e 2) CC80 - plantas cultivadas em solo bem drenado por 30 e 80 dias, respectivamente; 3) AL30 e 4) AL80 - plantas cultivadas em solo alagado por 30 e 80 dias, respectivamente; 5) ALCC - plantas cultivadas em solo alagado por 30 dias e posteriormente cultivadas por 50 dias em solo bem drenado, para testar a capacidade de recuperação das plantas após a inundação. O alagamento afetou negativamente o crescimento e desenvolvimento das plantas, principalmente do sistema de raízes e reduziu o conteúdo de macronutrientes das folhas. Os efeitos foram mais pronunciados no tratamento AL80. As plantas do tratamento ALCC apresentaram características similares aos indivíduos do tratamento AL30, mostrando que as plantas não retomaram o crescimento e o desenvolvimento após o alagamento, o que sugere que o período de 30 dias de inundação foi muito longo para esta espécie. Sugere-se que esta espécie tolera alagamentos esporádicos de curta duração, provavelmente reduzindo a demanda metabólica e em consequência o crescimento. Possivelmente, isto lhe confere uma vantagem competitiva sobre outras espécies, permitindo-lhe ocupar, em maior abundância, as áreas esporadicamente inundáveis.

ABSTRACT - *Chrysophyllum gonocarpum* is more abundant in localities subject to sporadic flooding. The present study was carried out to assess the effects of flooding on plant growth and leaf nutrient content. Seven-month-old plants were submitted to five treatments: 1) CC30 and 2) CC80 - plants cultivated in well drained soil for 30 days and 80 days, respectively; 3) AL30 and 4) AL80 - plants cultivated in flooded soil for 30 days and 80 days, respectively; 5) ALCC - plants cultivated in flooded soil for 30 days and then 50 days' cultivation in well drained soil to test the recuperation capacity of the plants after flooding. The flooding negatively affected the growth and development of the plants, especially the root system and reduced the leaf macronutrient content. The effects were more pronounced in the AL80 treatment. The plants from the ALCC treatment had characteristics similar to the individuals from the AL30 treatment, showing that the plants did not return to growth and development after flooding, which suggests that the 30-day flooding period was very long for *C. gonocarpum* plants. It may be suggested that this species tolerates short sporadic floods, probably by reducing the metabolic demand and consequently growth. This may give it a competitive advantage over other species, by allowing it to occupy sporadically flooded areas in greater abundance.

Key words: *Chrysophyllum gonocarpum*, flooding, growth, nutrient status, Sapotaceae

Introdução

O alagamento é um importante fator do ambiente que influencia a composição e o crescimento dos vegetais (Bloom et al. 1990). Basta que uma área seja alagada duas ou três vezes em uma década para se observar um efeito sobre a distribuição de espécies de plantas (Crawford 1992), em razão dos diferentes graus de tolerância à hipoxia. Embora a maioria das espécies eucarióticas seja dependente do oxigênio, provavelmente todas as plantas superiores podem sobreviver, sem este gás, por um certo período que pode variar de meia hora a vários meses (Armstrong et al. 1994).

A diversidade florística das matas ripárias responde ao grande número de microhabitats encontrados nestas formações. Pequenas diferenças na topografia determinam o nível de hipoxia a que uma planta será submetida durante alagamentos episódicos, redundando no seu estabelecimento ou na sua exclusão, de acordo com o seu grau de tolerância à baixa disponibilidade de oxigênio. A habilidade de viver sem um recurso (O_2), por um certo período e não sofrer redução na sua habilidade competitiva, pode conferir uma considerável vantagem no processo da competição (Crawford 1992).

O alagamento provoca mudanças físico-químicas e biológicas no solo (Ponnamperuma 1984). Isto pode causar a deficiência de certos nutrientes (NO_3^-), ou a redução de alguns íons que são potencialmente tóxicos para as plantas na forma reduzida, por exemplo, Fe^{++} e Mn^{++} (Crawford 1992). Além disto, a baixa concentração de oxigênio no solo pode desencadear uma série de alterações metabólicas em plantas que, eventualmente, afeta o crescimento (Kozlowski & Pallardy 1984) tais como, inibição da absorção e do transporte de íons pelas plantas (Kozlowski & Pallardy 1984, Drew 1991, Crawford 1992), redução da taxa fotossintética (Will et al. 1995), alteração dos níveis hormonais (Reid & Bradford 1984), redução da carga energética (Saglio et al. 1980) e a produção de metabólitos que podem se acumular a níveis potencialmente tóxicos (Perata & Alpi 1993).

A saturação hídrica do solo afeta o crescimento das plantas, principalmente das raízes. Menor crescimento de plantas arbóreas submetidas à inundação já foi relatado por vários autores (Tsukahara & Kozlowski 1985, Nash & Graves 1993, Joly 1994, Steege 1994, Will et al. 1995, Marques et al. 1996, Pimenta et al. 1996, Medri et al. 1998, Kolb et al. 1998), incluindo espécies que habitam locais sujeitos a inundações periódicas ou até ambientes pantanosos. Poucos são os estudos que mostram maior crescimento de plantas arbóreas alagadas, comparadas às controles (McKevlin et al. 1995, Kolb 1998) ou que a inundação não altera o padrão de crescimento das espécies (Joly 1994, Lobo & Joly 1995).

Algumas espécies de plantas, ao longo do tempo evolutivo, desenvolveram mecanismos de tolerância à falta de oxigênio. Segundo Vartapetian et al. (1987), há, pelo menos, duas estratégias principais de adaptação: uma ocorrendo a nível da planta inteira, havendo o desenvolvimento de estruturas anatômicas (lenticelas hipertróficas, aerênquimas, etc.) que permitem a difusão de oxigênio da parte aérea para o sistema de raízes e rizosfera; outra está relacionada à adaptação bioquímica, operando a nível molecular, ocorrendo o suprimento de energia via glicólise, síntese de proteínas específicas, lipídios e ácidos nucleicos e manutenção da ultraestrutura celular e capacidade para o crescimento ativo limitado.

Observações de campo e estudos fitossociológicos (Silva et al. 1992, Soares-Silva et al. 1992, Silva et al. 1995, Nakagima et al. 1996) indicam que *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) não ocorre em áreas freqüentemente alagáveis. Entretanto, em locais com inundações esporádicas e de curta duração, a densidade desta espécie foi maior que nos locais não alagáveis (capítulo 5), sugerindo que *C. gonocarpum* apresenta maior potencial competitivo em ambientes esporadicamente alagáveis. Estudos foram desenvolvidos para comparar o comportamento dos indivíduos de áreas alagáveis e não alagáveis (ver os capítulos precedentes). Estes estudos não evidenciaram diferenças marcantes na alometria (capítulo 2), estrutura de tamanho (capítulo 3), crescimento (capítulo 6), fenologia (capítulo 7) e herbivoria (capítulo 8). No entanto, a inundação afetou a dinâmica populacional, diminuindo a sobrevivência dos indivíduos menores (capítulo 4).

Embora o alagamento influencia a distribuição das plantas de *C. gonocarpum*, não se tem informações sobre a performance das plantas sob inundação. Desenvolveu-se este estudo objetivando examinar a influência do alagamento sobre o conteúdo de macro e micronutrientes de folhas e sobre o crescimento e desenvolvimento de plantas de *C. gonocarpum*. Levantaram-se as seguintes hipóteses: embora o alagamento de curta duração afete negativamente a performance das plantas de *C. gonocarpum*, após o período de inundação, elas retomam o crescimento normal. Períodos mais longos de inundação têm efeitos muito mais drásticos sobre a performance das plantas, levando muitas delas à morte.

Material e métodos

Plântulas novas de *C. gonocarpum*, pertencentes à mesma coorte, foram coletadas em locais sujeitos à inundação no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S, 51°15'W), Londrina, PR. Estes indivíduos, com o sistema de raízes intacto e envolto por solo, foram transportados

para casa de vegetação e plantados em vasos plásticos (5 l), contendo 3 partes de solo peneirado, 1 parte de areia lavada e 1 parte de matéria orgânica.

Após sete meses de cultivo, em delineamento inteiramente casualizado, 55 plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: 1) CC30 e 2) CC80 - plantas cultivadas em solo bem drenado por 30 e 80 dias, respectivamente; 3) AL30 e 4) AL80 - plantas cultivadas em solo alagado (lâmina de água a 2 cm acima do solo) por 30 e 80 dias, respectivamente; 5) ALCC - plantas cultivadas em solo alagado por 30 dias e posteriormente cultivadas em solo bem drenado por 50 dias. Os tratamentos AL30 e AL80 visaram comparar os efeitos do tempo de alagamento sobre a performance das plantas, enquanto o tratamento ALCC permitiu verificar a capacidade de recuperação das plantas, após o alagamento.

No início do experimento marcaram-se cinco plantas em cada tratamento. Das plantas dos tratamentos CC80, AL80 e ALCC aos 0, 15, 30, 45, 60 e 80 dias após o início do experimento, determinaram-se a área foliar, a altura e o diâmetro a nível do solo (DAS). A área foliar foi estimada por meio da relação com a área de um triângulo (comprimento máximo x largura máxima da folha) multiplicada por um fator de correção ($f = 0.6816$). Este fator foi calculado por meio da regressão linear entre a área foliar obtida por um planímetro e a área do triângulo (comprimento máximo x largura máxima) de 100 folhas de *C. gonocarpum*, coletadas aleatoriamente no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Para a determinação da massa seca as cinco plantas, de cada um dos cinco tratamentos, foram retiradas dos vasos, lavadas cuidadosamente em água corrente e divididas em raízes, caule e folhas. Estas partes foram acondicionadas em sacos de papel, secas em estufas a 70°C por no mínimo 4 dias, sendo posteriormente pesadas em balança semi-analítica, para a determinação da massa seca total e de cada parte da planta. No início do experimento, cinco plântulas foram sacrificadas e secas de acordo com o procedimento descrito acima, a fim de obter a massa seca inicial (REF).

A fim de obter quantidade suficiente de folhas para determinar o conteúdo de nutrientes, as folhas das 11 plantas de cada tratamento (incluindo as cinco plantas utilizadas na determinação da massa seca), ao final do período experimental, foram coletadas, lavadas em água deionizada e secas em estufa a 70°C, por no mínimo 4 dias. Em razão da quantidade de material vegetal necessário para as análises, as folhas de cada tratamento, foram divididas em três amostras semelhantes. Estas amostras foram submetidas à análise do conteúdo dos macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) e dos micronutrientes (Cu, Zn, B e Mn) no Laboratório de Solos e Tecido Vegetal do Instituto Agronômico do Paraná (IAPAR), seguindo a metodologia descrita por Miyazawa et al. (1992).

Resultados

A variabilidade de respostas dos indivíduos, entre e dentro dos tratamentos, foi marcante durante o experimento. Ao final de 80 dias de hipoxia, algumas plantas apresentaram o sistema de raízes escurecido e menos ramificado, quando comparado ao controle (Figura 1). As raízes mais profundas apresentavam-se intumescidas e com o córtex necrosado. As folhas de alguns indivíduos dos tratamentos alagados murcharam irreversivelmente, provavelmente como resultado da morte do sistema de raízes, e em consequência, da própria planta. Foi observada a formação de algumas lenticelas hipertróficas em apenas três indivíduos, enquanto que, apenas duas plantas formaram poucas raízes adventícias. Não foram observadas respostas como necrose ou epinastia foliar em *C. gonocarpum*. A mortalidade foi baixa (9%) após 30 dias de alagamento, aumentando para 45% ao final de 80 dias de hipoxia. Das plantas do tratamento ALCC, 27% morreram ao final do experimento, indicando o efeito deletério do alagamento nos primeiros trinta dias.

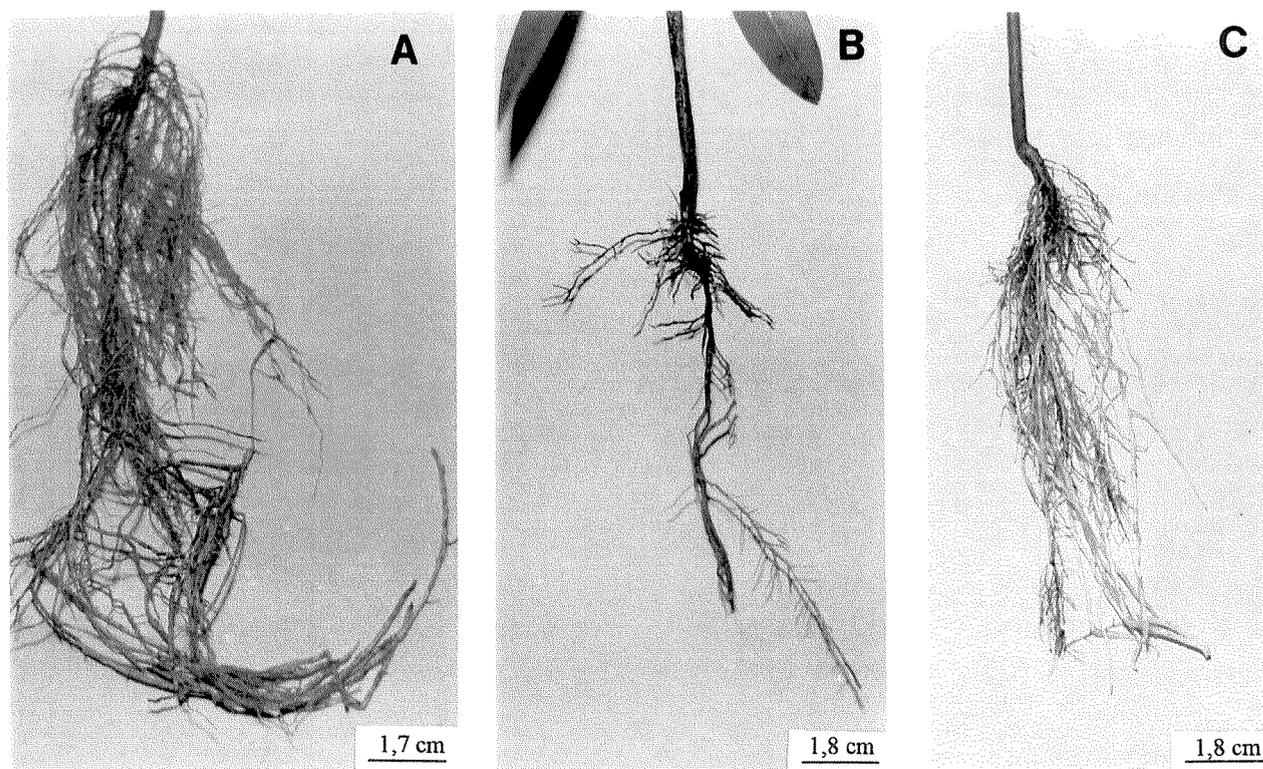


Figura 1. Sistema de raízes de plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* após o alagamento. A - CC80; B - AL80; C - ALCC.

O alagamento afetou negativamente o crescimento do caule em altura e também em diâmetro. As plantas dos tratamentos AL80 e ALCC foram significativamente menores e seus caules mais finos, quando comparadas as plantas do tratamento CC80, a partir do quadragésimo

quinto dia (Tabela 1). Não se observaram diferenças marcantes entre os tratamentos AL80 e ALCC, durante o experimento.

Não se observou abscisão de folhas em nenhum dos tratamentos. A partir do décimo quinto dia após o início do experimento, o incremento de área foliar foi menor para as plantas dos tratamentos AL80 e ALCC, sendo que ao final de 80 dias, as áreas foliares dessas plantas foram significativamente menores, quando comparadas às plantas do tratamento CC80 (Figura 2).

Tabela 1. Altura e diâmetro a nível do solo do caule de *C. gonocarpum*, após o alagamento. Médias seguidas de letras iguais nas linhas indicam que não existem diferenças significativas (Tukey 5%).

Dias de tratamento	Altura (cm)			Diâmetro (mm)		
	CC80	AL80	ALCC	CC80	AL80	ALCC
0	16,50a	15,30a	16,40a	2,30a	2,14a	2,20a
15	17,60a	16,44a	17,26a	2,56a	2,40a	2,42a
30	21,70a	17,00a	18,00a	2,96a	2,68a	2,56a
45	23,78a	17,70b	18,24b	3,84a	2,80b	2,76b
60	27,00a	17,90b	18,74b	4,56a	2,90b	2,80b
80	29,90a	18,00b	19,70b	4,80a	3,20b	3,26b

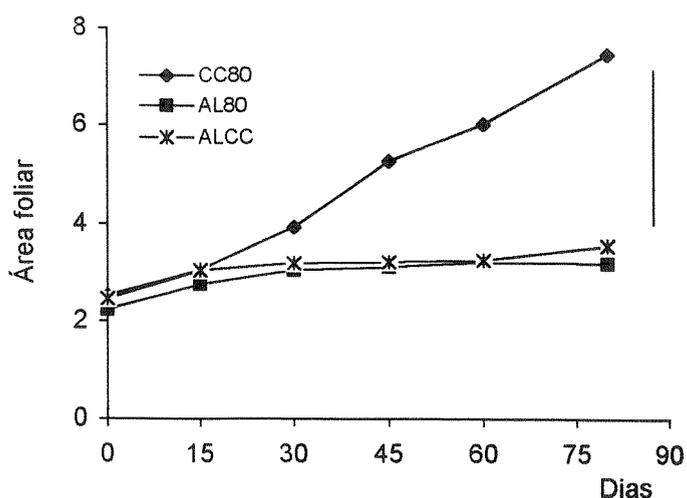


Figura 2. Área foliar (dm^2) de plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* submetidas a inundação. Barra vertical indica DMS ($p < 0,05$).

As plantas cultivadas em solo bem drenado apresentaram incremento constante na massa de matéria seca, de todas as suas partes ao longo do período experimental (Tabela 2). Os indivíduos dos tratamentos AL30 e AL80 apresentaram redução da massa seca das raízes comparado ao início do experimento, provavelmente em razão da morte de muitas raízes originais, bem como a menor ramificação deste sistema nestas plantas (Tabela 2, Figura 1). As plantas do tratamento ALCC apresentaram uma tendência em retomar o crescimento e o desenvolvimento das raízes (Tabela 2).

As massas secas de caules, folhas e total dos tratamentos AL30 e AL80 foram maiores que a referência (REF), mas inferiores ao tratamento CC30 e significativamente menor que o tratamento CC80. As plantas do tratamento ALCC apresentaram valores intermediários entre CC30 e AL30-AL80, indicando apenas uma tendência em retomar o crescimento, uma vez que mesmo após 50 dias cultivadas em solo bem drenado, elas não atingiram a massa seca dos indivíduos do tratamento CC30 (Tabela 2). A razão raiz / parte aérea também expressou a mesma tendência de maiores valores para os controles e menores para os tratamentos alagados, com o tratamento ALCC entre eles (Tabela 2), comprovando o maior efeito do alagamento sobre as raízes.

Tabela 2. Massa seca e razão Raiz / Parte Aérea (R / PA) de plantas de *Chrysophyllum gonocarpum*, após alagamento. Médias, nas colunas, seguidas por letras iguais não diferem significativamente (Tukey 5%).

	Massa seca (g)				R / PA
	raiz	caule	folha	total	
REF	0,20b	0,30b	1,52b	2,10b	0,12a
CC30	0,42b	0,61b	2,63b	3,66b	0,12a
AL30	0,13b	0,40b	1,83b	2,36b	0,06ab
CC80	0,96a	1,70a	5,36a	8,02a	0,14a
AL80	0,14b	0,45b	2,27b	2,86b	0,05b
ALCC	0,28b	0,61b	2,41b	3,30b	0,09ab

As plantas dos tratamentos AL30 e AL80 apresentaram redução significativa nos conteúdos dos macronutrientes analisados, quando comparadas às plantas dos tratamentos CC30 e CC80, respectivamente (Tabela 3), exceto para o P. O conteúdo dos macronutrientes, exceto Ca, nas plantas do tratamento ALCC foram similares aos das plantas do tratamento AL30.

Em relação aos micronutrientes, não se observou diferenças significativas nos conteúdos de Zn e Mn (Tabela 3). As plantas de todos os tratamentos apresentaram conteúdos similares de

B, exceto as plantas do AL30, que apresentaram o conteúdo de B significativamente menor, quando comparadas às plantas dos demais tratamentos (Tabela 3). Não se observou um padrão definido no conteúdo de Cu entre os tratamentos. Deve-se salientar que as plantas do tratamento ALCC apresentaram valores significativamente menores de Cu, quando comparadas às plantas dos tratamentos CC80 e AL80 (Tabela 3).

Tabela 3. Análise do conteúdo de macro e micronutrientes das folhas de *Chrysophyllum gonocarpum*, após alagamento. Letras diferentes nas colunas indicam diferenças significativas (Tukey 5%).

	N	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	B	Mn
	g x 100 g ⁻¹					µg x g ⁻¹			
CC30	2,96a	0,15a	2,27a	1,71a	0,16a	5,43c	16,27a	26,77a	30,30a
AL30	2,02bc	0,10b	1,66b	1,06b	0,13b	4,27c	13,07a	16,77c	22,43a
CC80	2,26b	0,11b	1,74b	1,42a	0,16a	17,90a	15,93a	25,87ab	24,50a
AL80	1,72c	0,09b	1,37c	0,92b	0,12b	21,70a	14,33a	20,00bc	33,70a
ALCC	2,03bc	0,08b	1,66b	1,11b	0,13b	13,30b	12,20a	25,70ab	23,73a

Discussão

Nash & Graves (1993) verificaram que a mortalidade de *Acer rubrum* e *Nyssa sylvatica*, foi de 22% e 33%, respectivamente, após 118 dias de alagamento. Estas espécies são consideradas resistentes ao alagamento e recomendadas para uso em áreas de solo saturado. A mortalidade de *C. gonocarpum*, após oitenta dias de alagamento, foi superior à descrita por Nash & Graves (1993), indicando que esta espécie é mais sensível à inundação e não deve ser plantada em ambientes com longos períodos de inundação (igual ou superior à trinta dias).

O alagamento afetou negativamente o crescimento do caule em altura e também em diâmetro. Isto também foi observado em espécies arbóreas tolerantes ao alagamento tais como, *Platanus occidentalis* (Tsukahara & Kozlowski 1985), *Acer rubrum* (Will et al. 1995), *Alnus japonica* (Yamamoto et al. 1995) e *Sebastiania commersoniana* (Kolb et al. 1998). A hipoxia reduz o crescimento do caule por inibir o alongamento do entrenó (Kozlowski 1984). A resposta comum de espécies arbóreas inundadas foi o aumento no diâmetro (Yamamoto et al. 1995, Pimenta et al. 1996, Medri et al. 1998). Provavelmente o incremento no diâmetro destas espécies deve-se a modificações morfo-anatômicas, como a formação de aerênquima, presença de

lenticelas hipertróficas, aumento no diâmetro das células corticais e maior atividade cambial, nesta região. Estas modificações não ocorreram em *C. gonocarpum* e como o crescimento foi afetado pelo estresse, resultou em menor diâmetro quando comparado ao controle.

Observou-se menor incremento de área foliar nas plantas de *C. gonocarpum* submetidas ao alagamento. Isto também foi verificado em outras espécies arbóreas tais como, *Platanus occidentalis* (Tsukahara & Kozlowski 1985), *Acer rubrum*, *Nyssa sylvatica*, *Taxodium distichum* e *Asimina triloba* (Nash & Graves 1993). Segundo Kozlowski (1984), redução da área foliar ocorre porque o alagamento inibe a iniciação e expansão de folhas, bem como estimula a abscisão. Em *C. gonocarpum* não houve abscisão de folhas. Portanto, a redução da área foliar de *C. gonocarpum* provocada pelo alagamento deve-se, principalmente, a menor produção de folhas, seguida pela menor expansão das mesmas.

O alagamento provocou redução na massa seca das raízes de *C. gonocarpum*. Isto também foi observado em *Platanus occidentalis* (Tsukahara & Kozlowski 1985), *Acer rubrum*, *Nyssa sylvatica*, *Taxodium distichum* e *Asimina triloba* (Nash & Graves 1993), *Acer rubrum* (Will et al. 1995), *Alnus japonica* (Yamamoto et al. 1995), *Cedrela fissilis* (Marques et al. 1996), *Peltophorum dubium* (Medri et al. 1998) e *Sebastiania commersoniana* (Kolb et al. 1998)

A regeneração de raízes é uma estratégia observada em espécies tolerantes. As novas raízes que se originam do sistema de raízes e/ou do caule (Kozlowski, 1984), como em *Alnus japonica* (Yamamoto et al. 1995) e *Talauma ovata* (Lobo & Joly 1995), geralmente têm maior porosidade e auxiliam ou até incrementam a difusão de oxigênio para o sistema de raízes. Isto não foi observado para *C. gonocarpum*, uma vez que o sistema de raízes das plantas dos tratamentos AL30 e AL80 apresentava-se escurecido, pouco ramificado, quando comparado ao controle e a inexpressiva formação de raízes adventícias pelos indivíduos destes tratamentos.

O alagamento também afetou, negativamente, a massa seca de caules, folhas e total das plantas de *C. gonocarpum*. Menor produção de massa seca de caules, folhas e total foi observada em *Platanus occidentalis*, sob alagamento (Tsukahara & Kozlowski 1985). Isto também foi verificado em *Acer rubrum*, *Nyssa sylvatica*, *Taxodium distichum* e *Asimina triloba* (Nash & Graves 1993), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa*, *Chorisia speciosa* e *Schyzolobium parahyba* (Joly 1994), *Mora excelsa* e *Mora gonggrijpii* (Steege 1994), *Acer rubrum* (Will et al. 1995), *Cedrela fissilis* (Marques et al. 1996), *Jacaranda puberula* (Pimenta et al. 1996), *Peltophorum dubium* (Medri et al. 1998) e *Sebastiania commersoniana* (Kolb et al. 1998). Entretanto, o crescimento não foi inibido em *Magnolia virginiana* (Nash & Graves 1993), *Sebastiania commersoniana* - sin. *S. klotzchiana* (Joly 1994), *Talauma ovata* (Lobo & Joly

1995), *Alnus japonica* (Yamamoto et al. 1995) e *Anadenanthera colubrina* (Marques et al. 1996).

As plantas do tratamento ALCC apresentaram apenas uma tendência em retomar o crescimento, uma vez que mesmo após 50 dias cultivadas em solo bem drenado, elas não atingiram a massa seca dos indivíduos do tratamento CC30. Segundo Tsukahara & Kozlowski (1985), plantas de *Platanus occidentalis* alagadas por 50 dias e posteriormente cultivadas por 60 dias em solo bem drenado, cresceram significativamente quando comparado ao tratamento alagado (110 dias), embora fossem significativamente menor que os indivíduos controles (sempre cultivadas em solo bem drenado). Isto também foi verificado por Kolb et al. (1998) em *Sebastiania commersoniana*. Estes resultados sugerem que *C. gonocarpum* é menos tolerante ao alagamento que *Platanus occidentalis* e *Sebastiania commersoniana*.

O conteúdo de macronutrientes nas folhas das plantas alagadas de *C. gonocarpum* foi menor que o observado nas folhas das plantas-controle. Reduções nos conteúdos de nutrientes em plantas submetidas à hipoxia têm sido descritas por vários autores (Kozlowski & Pallardy 1984, Drew 1991, Dreyer 1994), provavelmente em razão da diminuição na absorção e transporte destes íons (Drew 1991, Crawford 1992), pois estes processos são dependentes da energia fornecida pela respiração aeróbia (Drew 1991). Em *C. gonocarpum*, a degeneração do sistema de raízes nas plantas submetidas ao alagamento também pode estar relacionada à redução no conteúdo de macronutrientes nas folhas das plantas alagadas.

Os efeitos de estresses do ambiente sobre o crescimento das plantas são mediados por mudanças em processos fisiológicos (Kramer & Kozlowski 1979 apud Kozlowski & Pallardy 1984). O menor crescimento das plantas alagadas de *C. gonocarpum* pode ter sido causado pela redução no conteúdo dos macronutrientes, em particular de N, P, K, Ca, Mg, e de seus efeitos sobre as trocas gasosas das folhas e a fixação de carbono (Drew 1991, Dreyer 1994, McKevlin et al. 1995).

Ao longo do tempo evolutivo, as espécies estiveram competindo por recursos e, sob ação da seleção natural, desenvolveram diferentes estratégias que as permitiram ocupar determinados ambientes. Nem todas as espécies, tecidos ou órgãos das plantas requerem um constante fornecimento de oxigênio. Esta diferenciação com respeito à necessidade de O₂, independente da taxa de crescimento, permite que algumas espécies levem vantagem sobre outras que são incapazes de sofrer qualquer interrupção no fornecimento de O₂ (Crawford 1992). Joly (1994) observou que *Hymenaea courbaril* não ocorria nas margens dos rios, mas em áreas mais altas e mais secas, onde o sistema de raízes era apenas parcialmente alagado a cada ano. A espécie apresentou menor taxa de crescimento quando alagada, acarretando uma perda no seu potencial

competitivo em relação a outras espécies melhor adaptadas ao alagamento. O autor sugeriu que o padrão de distribuição de *H. courbaril* no campo era determinado pelo grau de tolerância ao alagamento e pela pressão biológica imposta pela competição. Esta também é a conclusão de Lobo & Joly (1995) para *Talauma ovata*.

C. gonocarpum ocorre tanto na floresta ciliar, quanto nos fragmentos de floresta estacional semidecidual da Bacia do Rio Tibagi. Observações de campo do autor e os levantamentos fitossociológicos realizados nesta Bacia (Silva et al. 1992, Soares-Silva et al. 1992, Silva et al., 1995, Nakagima et al. 1996), indicam que esta espécie não ocorre em regiões sujeitas a inundações freqüentes. Entretanto, naquelas áreas onde ocorrem inundações esporádicas, o número de indivíduos desta espécie é muito maior que nos fragmentos de floresta estacional semidecidual (capítulo 5). Além disto, é comum a ocorrência de indivíduos jovens e adultos às margens dos rios, nestes locais. A área alagável, às margens do ribeirão dos Apertados, onde se desenvolveram, durante três anos, os estudos demográficos da espécie, foi alagada apenas no último ano, com o nível da água atingindo mais de dois metros acima do solo. Entretanto a inundação foi de curta duração e em menos de 10 dias a água estava abaixo do nível do solo. Muitas plântulas morreram soterradas por sedimentos. Cerca de 30 dias após as cheias, já se observava folhas novas em expansão, em muitos indivíduos de *C. gonocarpum*, indicando que as plantas retomaram seu crescimento.

A análise dos dados experimentais aqui descritos, sugere que o período de alagamento foi excessivamente prolongado para a espécie, não refletindo as condições a que elas estavam expostas no campo. Isto fica evidente ao analisarmos os dados do tratamento ALCC, que mesmo após 50 dias de cultivo em solo bem drenado, apenas evidenciou uma tendência em retomar o crescimento.

Segundo Moon et al. (1993), algumas plantas tolerantes à inundação exibem adaptação bioquímica, as quais, pelo menos temporariamente, resolvem o problema de um déficit de O₂, utilizando a fermentação. De acordo com Crawford (1992), muitas espécies arbóreas toleram o alagamento por meio de uma taxa metabólica muito reduzida e substancial reserva de carboidratos. Entretanto, na maioria dos casos, a estratégia bem sucedida é provavelmente, uma combinação de adaptações morfológicas, anatômicas e metabólicas, como proposto por Joly (1991).

Pode-se sugerir que *C. gonocarpum* é uma espécie que tolera alagamentos esporádicos de curta duração, provavelmente reduzindo a demanda metabólica e em consequência o crescimento. Possivelmente, esta tolerância possibilita que a espécie ocupe um maior número de microsítios

disponíveis nas áreas esporadicamente alagáveis, em detrimento de outras espécies menos tolerantes ao alagamento.

Para comprovar a hipótese proposta deve-se desenvolver estudos que analisem o crescimento vegetativo, a fotossíntese e o metabolismo anaeróbico (etanol, ADH, lactato, etc.) de indivíduos submetidos ao alagamento. O tempo de inundação deve ser semelhante ao observado no campo (1, 2, 3 e 4 semanas). Deve-se considerar também um tratamento que, após o alagamento, seja retornado à capacidade de campo para verificar, após qual período experimental, a espécie ainda pode retomar seu crescimento normal. Para tanto é necessário obter-se plântulas, a partir de sementes, o que não foi possível no presente trabalho, em razão da pequena produção de *C. gonocarpum* durante o período de estudo (capítulo 7).

Referências bibliográficas

- Armstrong, W., Brändle, R. & Jackson, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43:307-358.
- Blom, C.W.P.M., Bögemann, G.M., Laan, P., Van Der Sman, A.J.M., Van de Steeg, H.M. & Voeselek, L.A.C.J. 1990. Adaptations to flooding in plants from river areas. *Aquatic Botany* 38:29-47.
- Crawford, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances Ecological Research* 23:93-185.
- Drew, M.C. 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In *Plant life under oxygen deprivation*. M.B. Jackson, D.D. Daves & H. Lambers (eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp.303-316.
- Dreyer, E. 1994. Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus robur* L, *Quercus rubra* L and *Fagus sylvatica* L) to water-logging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. *Annals of Science Forestry* 51:417-429.
- Joly, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In *Plant life under oxygen deprivation*. M.B. Jackson, D.D. Daves & H. Lambers (eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 23-34.
- Joly, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 102:343-354.
- Kolb, R.M. 1998. Respostas metabólicas e morfo-anatômicas de sementes e plantas de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC (Bignoniaceae) à hipoxia. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Kolb, R.M., Medri, M.E., Bianchini, E., Pimenta, J.A. & Giloni, P.C. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista brasileira de Botânica* (aceito).

- Kozlowski, T. T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In *Flooding and plant growth*. T.T. Kozlowski (ed.). Academic Press, London. pp. 129-163.
- Kozlowski, T.T. & Pallardy, S.G. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In *Flooding and plant growth*. T.T. Kozlowski (ed.). Academic Press, London. pp. 165-193.
- Lobo, P.C. & Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Revista brasileira de Botânica* 18:177-183.
- Marques, M.C.M., Pimenta, J.A. & Colli, S. 1996. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39:385-392.
- McKevlin, M.R., Hook, D.D. & McKee JR., W.H. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. *Tree Physiology* 15:753-758.
- Medri, M.E., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Delgado, M.F. & Correa, G.T. 1998. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetido ao alagamento e aplicação de ethrel. *Revista brasileira de Botânica* (aceito).
- Miyazawa, M., Pavan, M.A. & Bloch, M. 1992. Análise química do tecido vegetal. IAPAR, Londrina. 17p. (circular 74).
- Moon, M., Rattray, M.R., Putz, F.E. & Bowes, G. 1993. Acclimatization to flooding of the herbaceous vine, *Mikania scandens*. *Functional Ecology* 7:610-615.
- Nakagima, J.N., Soares-Silva, L.H., Medri, M.E., Goldenberg, R. & Correa, G.T. 1996. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 6. Fazenda Monte Alegre, município de Telêmaco Borba, Pr. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39:933-948.
- Nash, L.J. & Graves, W.R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats. *Journal of American Society of Horticultural Science* 118:845-850.
- Perata, P. & Alpi, A. 1993. Plant responses to anaerobiosis. *Plant Science* 93:1-17.
- Pimenta, J.A., Medri, M.E., Bianchini, E, Muller, C., Okamoto, J.M., Francisconi, L.M.J. & Correa, G.T. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Revista brasileira de Botânica* 19:215-220.
- Ponnamperuma, F. N. 1984. Effects of floodings on soil. In *Flooding and plant growth*. T.T. Kozlowski (ed.). Academic Press, London. pp. 10-45.
- Reid, D.M. & Bradford, K.J. 1984. Effect of flooding on hormone relations. In *Flooding and plant growth*. T.T. Kozlowski (ed.). Academic Press, London. pp. 195-219.
- Saglio, P.H., Raymond, P. & Pradet, A. 1980. Metabolic activity and energy charge of excised maize roots under anoxia control by soluble sugars. *Plant Physiology* 66:1053-1057.

- Silva, F. C., Fonseca, E. P., Soares-Silva, L. H., Muller, C. & Bianchini, E. 1995. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi. Paraná: 3. Fazenda Ersi, Sapopema, Pr. *Acta Botanica Brasilica* 9:289-302.
- Silva, S. M., Silva, F. C., Vieira, A. O. S., Nakajima, J. N., Pimenta, J. A. & Colli, S. 1992. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi, Paraná: 2. Várzea do Rio Bitumirim, Ipiranga, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:192-198.
- Soares-Silva, L.H., Bianchini, E, Fonseca, E.P., Dias, M.C., Medri, M.E. & Zangaro-Filho, W. 1992. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Iporã, Pr. *Revista do Instituto Florestal* 4:199-206.
- Steege, H. Ter. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100:356-367.
- Tsukahara, H. & Kozłowski, T. T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant and Soil* 88:123-132.
- Vartapetian, B.B., Snkhchian, H.H. & Generozova, I.P. 1987. Mitochondrial fine structure in imbibing seeds and seedling of *Zea mays* L. under anoxia. In *Amphibious plants and flooding tolerance*. R.M.M. Crawford (ed.). Blackwell Scientific, Oxford. pp. 205-223.
- Yamamoto, F., Sakata, T. & Terazawa, K. 1995. Growth, morphology, stem anatomy, and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. *IAWA Journal* 16:47-59.
- Will, R.E., Seiler, J.R., Feret, P.P. & Aust, W.M. 1995. Effects of rhizosphere inundation on the growth and physiology of wet and dry-site *Acer rubrum* (red maple) populations. *American Midland Naturalist* 134:127-139.

Considerações finais

Este estudo foi desenvolvido com o objetivo de verificar se a autoecologia de *Chrysophyllum gonocarpum* diferia entre as áreas alagáveis e não alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy.

A área alagável (AA) apresentou-se mais aberta e mais iluminada que as áreas não alagáveis (ANAs), possivelmente em razão das características estruturais do dossel e por apresentar distúrbios naturais mais frequentes e maior grau de deciduidade. Estas causas parecem estar de alguma forma relacionadas à presença do ribeirão dos Apertados e ao alagamento e suas conseqüências.

Apesar da maior abertura do dossel da AA, não se observou diferenças marcantes na autoecologia de *C. gonocarpum* entre as áreas.

Analisando-se as relações alométricas, verificou-se que os indivíduos mantiveram o mesmo padrão de crescimento em altura e diâmetro, independente da área amostrada. Entretanto, os indivíduos da AA produziram mais folhas que os indivíduos das ANAs, com alturas similares e a profundidade da copa também foi maior nas plantas adultas da AA, indicando que o ambiente mais aberto e mais iluminado desta área (capítulo 1) possibilita que as plantas desenvolvam um maior sistema assimilatório.

As estruturas de tamanho não foram estáveis no espaço e no tempo (AA), possivelmente devido às plântulas. Esta categoria apresentou-se como a mais dinâmica, em razão da maior mortalidade e dos eventos reprodutivos. A área alagável apresentou-se mais dinâmica que as áreas não alagáveis, principalmente no ano em que ocorreu o alagamento, o que afetou, principalmente, a categoria das plântulas. Sugere-se a existência de flutuações temporais e espaciais no número de indivíduos, relacionadas às taxas anuais de fecundidade e aos eventos estocásticos que aumentam a mortalidade dos indivíduos menores. Entretanto, os valores estimados de λ sugerem que esta espécie se regenera “*in situ*”.

O alto grau de agregação observado, em diferentes escalas, na população de *C. gonocarpum* indica maior estabelecimento de indivíduos em determinadas partes do Parque, especialmente na AA, possivelmente devido ao maior número de microsítios favoráveis ao estabelecimento dos indivíduos, nesta área. A luz também estava relacionada ao recrutamento dos juvenis e, possivelmente, com o maior espaçamento dos indivíduos imaturos e adultos.

Embora flutuações semestrais tenham ocorrido, não se constatou diferenças nas taxas de crescimento em altura, diâmetro e número de folhas, entre as áreas amostrais, ao final de dois anos de estudos. No entanto, as variações nas taxas de crescimento dos indivíduos foram maiores

para a AA, provavelmente devido as maiores variações na cobertura do dossel. Se o crescimento pode ser maior em microsítios mais iluminados, aberturas ocasionais no dossel podem incrementar o recrutamento dos indivíduos jovens. O fato da AA ser mais aberta e mais sujeita a perturbações naturais (capítulo 1), justifica o maior recrutamento de juvenis nesta área (capítulos 4 e 5).

A espécie apresentou sazonalidade em suas fenofases. Nenhum fator particular do ambiente esteve diretamente relacionado com as fenofases, embora a disponibilidade de água parece ser importante. A disponibilidade de recursos também pode estar envolvida na variação individual. Não se constataram marcantes diferenças na fenologia dos indivíduos entre as áreas amostrais. A dispersão das sementes ocorre no início do período chuvoso. A maior disponibilidade de água, neste período, pode garantir a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas. Entretanto, neste período, pode ocorrer o alagamento da AA. Embora muitas plântulas possam morrer (capítulo 4), a tolerância das plantas jovens ao alagamento de curta duração (capítulo 9) possibilita que esta espécie ocupe um maior número de microsítios na AA.

Não se observaram diferenças marcantes nos níveis de herbivoria entre as áreas amostradas e no tempo. A herbivoria não influenciou a probabilidade de morte dos indivíduos e não afetou suas taxas de crescimento em altura. Desta forma, pode-se sugerir que a folivoria não está diretamente relacionada com a grande assimetria de tamanho observada na população de *C. gonocarpum* (capítulo 3). Sugere-se também que a herbivoria não foi um fator limitante para a regeneração de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Baseado em experimento em casa de vegetação, verificou-se que, sob período de alagamento mais longo, foram menores as taxas de crescimento e o conteúdo de nutrientes nas folhas de *C. gonocarpum*. Isto sugere que períodos mais longos de inundação afetam a sobrevivência dos indivíduos desta espécie. Provavelmente por esta razão não se observou a ocorrência de *C. gonocarpum* em ambientes freqüentemente alagáveis, com períodos mais longos de inundação, como por exemplo, na várzea do rio Bitumirim (Silva et al. 1992, ver referência na introdução geral).

Embora não se tenham observado marcantes diferenças na autoecologia dos indivíduos entre as áreas alagáveis e não alagáveis, a densidade de indivíduos na AA foi muito maior que a das ANAs. Possivelmente, as condições abióticas da AA (alagamentos esporádicos, lençol freático mais superficial, maior luminosidade, perturbações mais freqüentes, maior grau de deciduidade, maior amplitude térmica) favorecem determinadas espécies (p. ex. *Chrysophyllum gonocarpum*) que ocupam um maior número de microsítios disponíveis, dominando numericamente a área, em detrimento de outras espécies menos aptas a ocupá-la.