

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



**ESTRUTURA, DINÂMICA E ALOMETRIA DE QUATRO ESPÉCIES
ARBÓREAS TROPICAIS**

Luciana Ferreira Alves

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Luciana Ferreira Alves
e aprovada pela Comissão Julgadora.
14/06/2000 *Flavio Antonio Maes dos Santos*

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos
(Orientador)

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

CAMPINAS
2000

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE



200010213

UNIDADE OC
 N.º CHAMADA:
T/UNICAMP
AL87e
 V. 41819 Ex.
 PREÇO 278/00
 C ☐ D ☒
 PREÇO R\$ 11,00
 DATA 05-08-00
 1.º CPD

CM-00142755-3

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

Alves, Luciana Ferreira

AL87e

Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais/Luciana Ferreira Alves. - - Campinas, SP[s.n.], 2000. 140f:ilus.

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos

Tese(Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
 Instituto de Biologia.

1. Ecologia Vegetal. 2. Floresta tropical. 3. Espécies arbóreas. I. Santos, Flavio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

DATA DA DEFESA: 14/06/2000

Banca Examinadora

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



Prof. Dr. Fábio Rúbio Scarano



Prof. Dr. Fernando Roberto Martins



Prof. Dr. Ivan Schiavini da Silva



Prof. Dr. Marcelo Tabarelli



Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly



Prof. Dr. George John Shepherd



UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

RESUMO

Neste estudo, diferenças na estrutura de tamanho, no padrão de ocupação de microambientes, aspectos da dinâmica populacional e nas relações alométricas entre a forma da copa, o diâmetro e a altura, foram comparadas entre quatro espécies arbóreas que diferem em relação à posição na estrutura vertical da floresta (altura máxima). As espécies estudadas incluíram uma espécie de sub-dossel (*Garcinia gardneriana*), duas espécies de dossel (*Chrysophyllum flexuosum* e *Swartzia simplex* var. *grandiflora*) e uma espécie emergente (*Sloanea guianensis*). O presente estudo foi realizado em um trecho de Floresta Pluvial Tropical Atlântica, litoral norte de São Paulo (44°48'W, 23°22'S). As estruturas de tamanho (diâmetro e altura), e a distribuição em relação ao microambiente de luz foram determinadas através de um inventário completo de todos os indivíduos ≥ 50 cm de altura em uma área de 1,07 ha. O microambiente de luz foi avaliado através de três variáveis: índice de iluminação de copa, número de copas acima e fase sucessional da floresta (madura, regeneração, clareira). As taxas anuais de crescimento em altura e diâmetro, recrutamento e mortalidade foram estimadas a partir de censos realizados entre 1996 e 1998. Para cada árvore com dap ≥ 1 cm, foi registrado o dap e a altura total, e medidas relacionadas à forma da copa (altura da primeira ramificação, área, largura, e profundidade da copa). As espécies incluídas neste estudo mostraram alguma diferenciação na sua estrutura de tamanho e na ocupação de microambientes de luz relacionadas à altura máxima. Ao analisar o padrão de ocupação de microambientes tanto de indivíduos jovens como de adultos, foi possível inferir uma tendência de diminuição da tolerância à sombra e variação nas estruturas de tamanho para as espécies de dossel e emergente. Todas as espécies, independentemente da altura máxima, apresentaram sobrevivência alta e relativamente constante em todas as classes de tamanho, e crescimento não fortemente correlacionado a aumentos na disponibilidade de luz. Diferenças nas relações alométricas entre o diâmetro e altura foram observadas entre a espécie emergente e as de sub-dossel e dossel, sugerindo um maior incremento em diâmetro com a altura na espécie emergente. As relações entre as variáveis que determinam a forma da copa e a altura não apresentaram diferenças marcantes entre as espécies. Entretanto, ao avaliar essas mesmas relações alométricas entre indivíduos de diferentes tamanhos dentro de cada espécie, diferentes estratégias de alocação de recursos para o diâmetro e a copa, entre as espécies, ficaram evidentes. As diferenças entre as espécies na estrutura de tamanho, padrão de ocupação de microambientes, aspectos da dinâmica e alometria em relação à altura máxima ficaram mais evidentes ao incorporar diferentes classes de tamanho nas análises. Os resultados obtidos enfatizam que a compreensão do processo de regeneração de espécies arbóreas tropicais requer que as diferenças na história de vida entre as espécies sejam analisadas levando-se em consideração tanto indivíduos jovens como adultos.

ABSTRACT

Size structure, pattern of light environment distribution, demographic traits, and allometric relationships in crown shape and trunk diameter with height, were compared among four tropical tree species differing in maximum size (maximum height attained by adult trees/canopy position). Species chosen for study included a subcanopy species (*Garcinia gardneriana*), two canopy (*Chrysophyllum flexuosum* e *Swartzia simplex* var. *grandiflora*) and one emergent species (*Sloanea guianensis*). This study was carried out in Atlantic rain forest, SE Brazil (44°48'W, 23°22'S). Size structure (diameter at breast height and total height) and distribution in relation to light environments were determined for individuals ≥ 50 cm height in 1.07 ha sample area. Individual light environment was assessed by three variables: crown illumination index, number of crowns above, and forest phase (mature, building and gap). Annual growth rates in height and diameter, recruitment, and mortality were estimated by annual census conducted between 1996 and 1998. For each tree ≥ 1 cm dbh, it was recorded dbh, total height, and measurements related to crown shape (branching height, crown area, crown width and crown length). The studied species showed some differences in size structure and patterns of light environment distribution related to maximum height. The analysis of light environment distribution through ontogeny suggested low shade tolerance and variation in size structure for canopy and emergent species. All species, irrespective of maximum height, showed high and constant survival in all size classes, and growth rates not strongly correlated to increases in light availability. Interspecific differences in diameter-height relationships suggested thicker trunks with increasing height for the emergent tree species. Allometric relationships between measured variables related to crown shape and tree height did not specify marked variation among species of different maximum height. However, when these same allometric relationships were evaluated for different sized trees in each species, different interspecific strategies of resource allocation to trunk and crown dimensions became evident. Interspecific differences in size structure, pattern of light environment distribution, demographic traits and allometry in relation to maximum height were observed only by analyzing these traits through ontogeny. The results obtained in this study suggest that understanding the regeneration process in tropical tree species requires that life history differences between species be evaluated by accounting juvenile as well adult trees.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Flavio A. M. Santos, pela orientação, dedicação e infinita paciência. E por ter contribuído imensamente para minha formação. (“Existem orientadores...e existe o Flavião!!”).

Aos membros da pré-banca, Prof. Ivan Schiavini, Fernando Martins, Fábio Scarano e Marcelo Tabarelli, pelas críticas e sugestões muito valiosas.

A CAPES, pela bolsa de Doutorado.

A FAEP-UNICAMP (Processo No 0377/96) e à Academia Brasileira de Ciências (Projeto Integrado de Pesquisa “Estrutura e aspectos da dinâmica de espécies arbóreas da Mata Atlântica”) pelo financiamento à pesquisa.

Ao Instituto Florestal de São Paulo pela permissão para desenvolver este trabalho no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, e aos funcionários do Núcleo Picinguaba pelo apoio logístico e facilidades durante o trabalho de campo.

Ao Fernando e a Mary, por terem me “apresentado” a maravilhosa floresta às margens do Rio da Fazenda e por terem cedido uma parte de seus dados. E principalmente, pelo apoio incondicional em todos os momentos.

Aos meus “auxiliares de campo”, altamente qualificados e dedicados: Sr. Domingos Braga, Douglas, Davi, Vidal Mansano, Emerson Vieira, Inara Leal, Fernando & Mary, Adriano Sanchez, Jairo, Zeca Ortiz, Cibele Castro, Fábio Vitta, Simone Pádua, Tereza Sposito, Angela Vitória, Sapo e Angela.

Aos amigos: Cibele, Andy, Ivone, Sapo, Cris, Simone (da USP), Roberta, Piti, Inara, Fernando & Mary, Douglas, Tasso, Lica, Cristo, Eliane & Mair, que compartilharam comigo o que existe de melhor lá em Picinguaba (e em Paraty também).

Aos Professores e Funcionário do Departamento de Botânica da UNICAMP, pela colaboração em todas as fases da minha vida acadêmica, desde a graduação...

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia Vegetal: Adriana Martini, Elcida, Tchesca, Veridiana, Flávio Ramos, Alexandre, Marisa, Janete e Analu, pela convivência agradável e divertida, e pela força.

Aos amigos da Pós da UNICAMP: Angela Sartori, Ingrid, Renato & Isa, Paulo Inácio & Dri, Simone, Rodriguinho, Tchesca, Ary Gomes, Fábio Vitta, Karin, Tereza

Grombone, Andréia Spina, Janete, Cláudia Silva, Marco Aurélio, Luciana Passos, Bacu....pela convivência, pelas conversas, almoços, festas e pela colaboração durante todos esses anos.

Aos amigos de todos os momentos: Cibebe, Andy, Angela, Tetê, Inara, Maristela, Fabiana, Sílvia Gandolfi, Fernando & Mary, Emerson, Edu & Graciela, Zeca, Leandro, Zola & Élide e Tchesca. Obrigada por tudo!

Às amigas Cibebe e Fabi, e ao Emerson, que me apoiaram nos momentos mais difíceis. Não tenho nem como agradecer: sem vocês, não teria conseguido...

À minha família e especialmente, aos meus pais, pela paciência e compreensão, pelo apoio incondicional e imenso carinho nesses longos anos.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
<i>Área de estudo.....</i>	<i>4</i>
<i>Espécies estudadas</i>	<i>10</i>
<i>Referências Bibliográficas</i>	<i>14</i>
CAPÍTULO 1. ESTRUTURA DE TAMANHO E DISTRIBUIÇÃO EM RELAÇÃO AO MICROAMBIENTE DE LUZ	
DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS.....	18
<i>Resumo.....</i>	<i>20</i>
<i>Introdução.....</i>	<i>21</i>
<i>Métodos.....</i>	<i>24</i>
<i>Resultados.....</i>	<i>28</i>
<i>Discussão</i>	<i>44</i>
<i>Literatura Citada.....</i>	<i>53</i>
CAPÍTULO 2. ASPECTOS DA DINÂMICA POPULACIONAL DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS	
EM RELAÇÃO AO MICROAMBIENTE DE LUZ	60
<i>Resumo.....</i>	<i>62</i>
<i>Introdução.....</i>	<i>63</i>
<i>Métodos.....</i>	<i>66</i>
<i>Resultados.....</i>	<i>72</i>
<i>Discussão</i>	<i>88</i>
<i>Referências.....</i>	<i>95</i>
CAPÍTULO 3. TREE ALLOMETRY AND CROWN SHAPE OF FOUR ATLANTIC RAIN FOREST TREE SPECIES	
IN SE BRAZIL.....	101
<i>Resumo.....</i>	<i>102</i>
<i>Abstract.....</i>	<i>104</i>
<i>Introduction.....</i>	<i>105</i>
<i>Methods.....</i>	<i>108</i>
<i>Results.....</i>	<i>112</i>
<i>Discussion.....</i>	<i>125</i>
<i>Literature Cited.....</i>	<i>131</i>
CONCLUSÃO GERAL.....	136

INTRODUÇÃO GERAL

Em ecossistemas florestais tropicais, a compreensão sobre os processos de regeneração e sucessão é particularmente complexa, devido à alta diversidade de espécies e à influência de diversos fatores bióticos e abióticos agindo conjuntamente, tais como disponibilidade de recursos (água, luz, nutrientes), competição, herbivoria, predação de sementes, doenças. A abordagem ideal para que se compreenda este panorama complexo incluiria uma investigação dos principais atributos da história de vida das espécies (Stearns 1992), e uma descrição da habilidade das plantas para estabelecer-se, baseado nesses atributos. O termo história de vida é aqui utilizado em um sentido amplo, incluindo aspectos do crescimento, sobrevivência, longevidade e tamanho (Solbrig 1980, Huston e Smith 1987, Clark e Clark 1992). Neste sentido, a história de vida representa um conjunto de respostas adaptativas acumuladas através do tempo evolutivo (Solbrig 1980), e os atributos que caracterizam uma determinada história de vida estão diretamente relacionados à reprodução e sobrevivência (Stearns 1992). Particularmente, os principais atributos de história de vida de espécies arbóreas ligados à habilidade competitiva durante a sucessão florestal são: a taxa de crescimento máximo, o tamanho máximo atingido, a longevidade, a taxa de estabelecimento de jovens e a tolerância à sombra (Huston e Smith 1987).

Um dos atributos da história de vida mais enfocados nos estudos de ecologia de florestas tropicais é o grau de tolerância à sombra. Em florestas tropicais não perturbadas, a maioria das plântulas e árvores jovens ocorre sob baixa intensidade luminosa, e a dinâmica dessas populações é fortemente afetada por este ambiente de luz. Um paradigma central na demografia de espécies arbóreas tropicais é que as espécies diferem significativamente no grau em que sua regeneração está relacionada a perturbações naturais, particularmente à formação de clareiras (Clark et al. 1993). Geralmente considera-se que a história de vida de espécies arbóreas é limitada por um balanço entre a sobrevivência de jovens na sombra e taxas de crescimento em clareiras (Denslow 1980, 1987, Hartshorn 1980, Orians 1982). Dentro dessa perspectiva, a evolução de diferentes histórias de vida em espécies arbóreas tropicais seria altamente influenciada pelos processos de dinâmica florestal, ou seja, pela dinâmica sucessional em clareiras (Bazzaz 1984). Entretanto, diferenças relacionadas a

outros atributos, como tamanho máximo atingido pelos adultos, taxas de mortalidade e crescimento, relações alométricas (Aiba e Kohyama 1996, Thomas 1996, Enquist et al. 1999), e características ecofisiológicas e reprodutivas (Bazzaz e Pickett 1980, Thomas e Bazzaz 1999), também podem ser importantes na variação de histórias de vida entre espécies arbóreas tropicais.

A posição de uma espécie na estrutura vertical da floresta, ou o espaço vertical ocupado pelos indivíduos adultos (que corresponderia ao tamanho máximo ao atingir a maturidade), pode ser considerado um atributo de história de vida significativo, pois as espécies poderiam coexistir devido a diferenças na altura máxima atingida em resposta ao gradiente vertical de luz ao longo do dossel. Acredita-se que o tamanho máximo atingido por uma espécie em ambientes florestais está fortemente correlacionado com os níveis de luminosidade experimentados em uma escala de tempo evolutiva (Enquist et al. 1999, Thomas e Bazzaz 1999). Segundo modelo proposto por Kohyama (1992, 1993), a coexistência de espécies arbóreas baseada na diferenciação de tamanho pode ocorrer em um sistema caracterizado por competição assimétrica, segregação das espécies por altura (diferenças em tamanho máximo) e por um balanço entre potencial de crescimento em altura e taxa de recrutamento per capita. Dessa forma, grupos de espécies definidos com base na sua posição na estratificação da floresta poderiam diferir em suas taxas de crescimento máximo, estrutura, longevidade, recrutamento e sobrevivência, assim como também na sua arquitetura e capacidade fotossintética. Entretanto, pouco se sabe sobre como as diferentes histórias de vida estão relacionadas à estratificação das espécies (Aiba e Kohyama 1996).

As quatro espécies incluídas neste estudo representam um gradiente de ocupação vertical da floresta, do sub-dossel ao estrato emergente. Cada espécie foi classificada de acordo com a altura máxima atingida pelos indivíduos adultos durante o período de estudo (tamanho ao atingir a maturidade), em relação à estratificação vertical da floresta observada por Sanchez (1994). Ao escolher quatro espécies arbóreas comuns, consideradas não-pioneiras, mas que diferem em sua posição no dossel, espera-se desenvolver hipóteses sobre aspectos da história de vida das espécies associados a essa característica. O presente estudo examina a hipótese de que variações nos atributos demográficos e morfológicos (mudança de forma – alocação de recursos) podem surgir entre espécies arbóreas que

diferem na altura máxima. Ou seja, a variação no tamanho seria um dos aspectos mais importantes na diferenciação ecológica entre espécies arbóreas tropicais (Thomas 1996), contribuindo para a coexistência de espécies.

Apesar da disponibilidade de água (umidade do solo) e nutrientes também poderem afetar a dinâmica e a estrutura de populações de espécies arbóreas (Burslem et al. 1996), o presente trabalho analisa apenas o efeito da disponibilidade da luz.

Considerações sobre os capítulos

O presente trabalho foi estruturado em capítulos interrelacionados. Nos Capítulos 1 e 2, diferenças na estrutura de tamanho, na ocupação de diferentes microambientes de luz e em atributos da dinâmica populacional foram comparados entre quatro espécies arbóreas pertencentes a diferentes estratos da floresta. No Capítulo 3, diferenças na alometria da copa e do diâmetro do tronco com a altura foram analisadas em relação à altura máxima alcançada por essas mesmas espécies.

Área de estudo

Localização

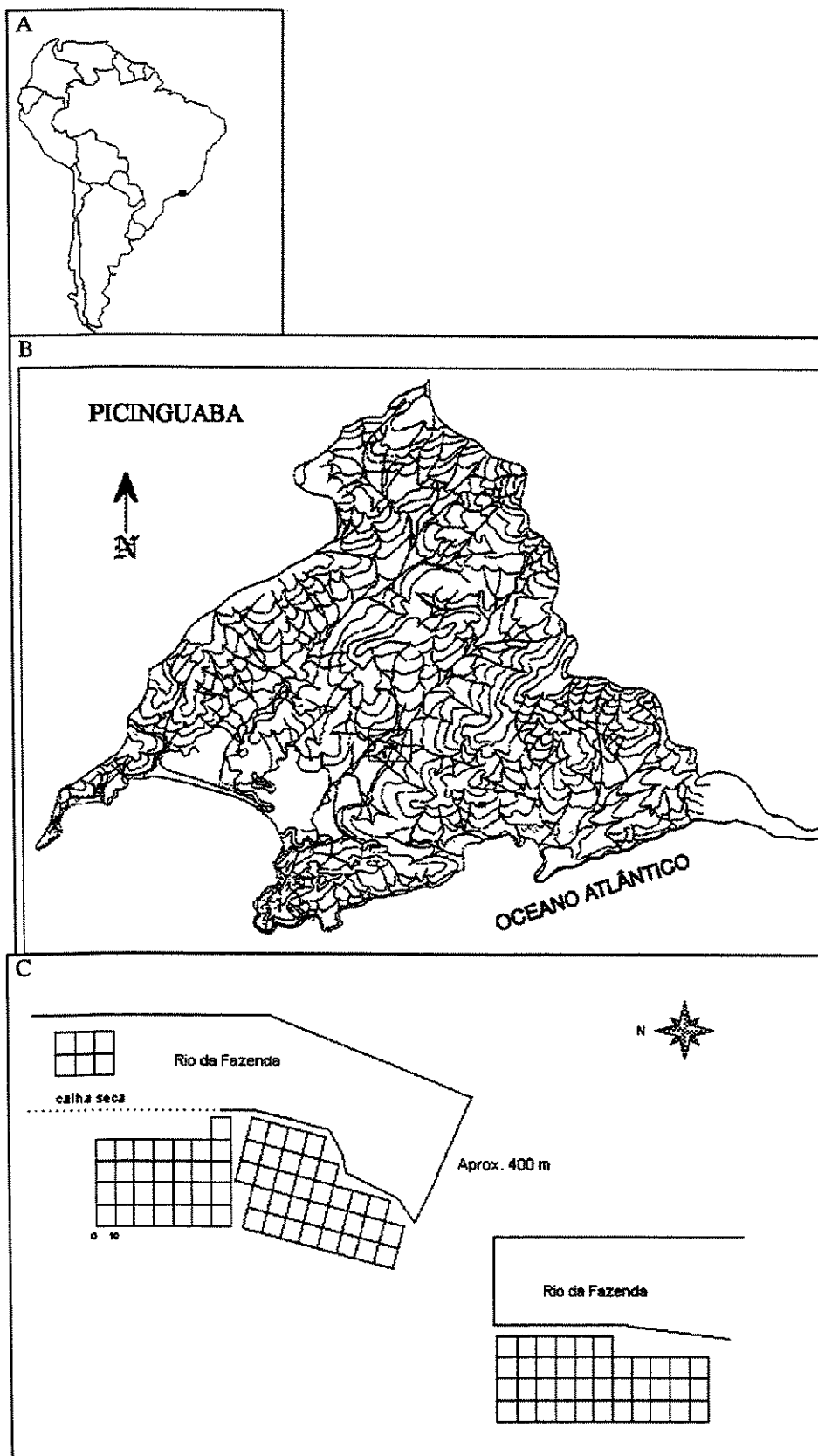
O presente estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba, litoral norte de São Paulo (44°48'W, 23°22'S; Figura 1). O Parque Estadual da Serra do Mar no município de Ubatuba abrange uma área de aproximadamente 47.500 ha, onde são encontrados praticamente todos os ecossistemas representativos da Mata Atlântica, desde manguezais e vegetação de planície litorânea, com grande diversidade de espécies, até pequenas ocorrências de campos de altitude no alto de seus pontos culminantes, acima de 1100 m de altitude (SMA 1998). A vegetação dominante é a Floresta Ombrófila Densa, recobrando a maior parte de suas encostas, e a floresta estacional (decidua e semidecidua).

Clima

Segundo o sistema de Köppen (1948), o clima da região é classificado como Af, tropical chuvoso com temperaturas elevadas e altos índices pluviométricos (Figura 2). A localização da Serra do Mar bem próxima à costa é responsável pela acentuada pluviosidade mesmo no inverno (SMA 1998). A precipitação média anual é ca. de 2600 mm, e as temperaturas médias máximas e mínimas de 24,7° C e 17,6° C, respectivamente. A maior parte das chuvas concentra-se durante o período de setembro a abril, com valores mensais acima de 150 mm (Figura 2). Apesar de não haver déficit hídrico na região e a umidade do ar permanecer sempre acima de 85% (Sanchez 1994), o período de maio a agosto apresenta temperaturas mais baixas e pluviosidade média mensal em torno de 100 mm (Figura 2). Os dados climatológicos foram fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas e coletados na Estação Experimental de Ubatuba, SP (45°04'W e 23°27'S, 08 m de altitude), localizada a cerca de 20 km em linha reta da área de estudo.

Em 53 anos de análise (1941-1993), Sant'Anna (1995 *apud* SMA 1998) encontrou uma forte tendência de diminuição das chuvas em Ubatuba na ordem de 20%, a maior do litoral paulista. Os dados climáticos para os últimos 3 anos (1996-1998) revelam alguma variação entre os anos na distribuição das chuvas durante o período mais úmido do ano (Figura 2). O ano de 1996 foi bastante chuvoso, onde a precipitação média anual foi de

FIGURA 1. a) localização geográfica da área de estudo na região sudeste do Brasil ($44^{\circ}48'W$, $23^{\circ}22'S$); b) Mapa da área de estudo mostrando a localização das parcelas em área de Floresta Pluvial Tropical de Encosta Atlântica; c) representação esquemática dos blocos de parcelas distribuídos ao longo das margens do Rio da Fazenda, (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP).



3181 mm, cerca de 558 mm acima da média anual histórica (Figura 2). Em relação à média histórica, os meses de fevereiro/96 e 98, e novembro/97, apresentaram chuvas bem acima da média, e os meses de fevereiro/97, março/97, junho/98 e julho/97 e 98, valores abaixo da média (Figura 2).

A insolação média diária anual é de 13,2 horas, variando de 9,1 horas em outubro a 15,2 horas em maio. A direção predominante dos ventos é sudeste (ventos do litoral). A velocidade média atingida anualmente é de 0,9m/s, variando muito pouco durante o ano (0,8-1,0 m/s).

Localização da área de estudo

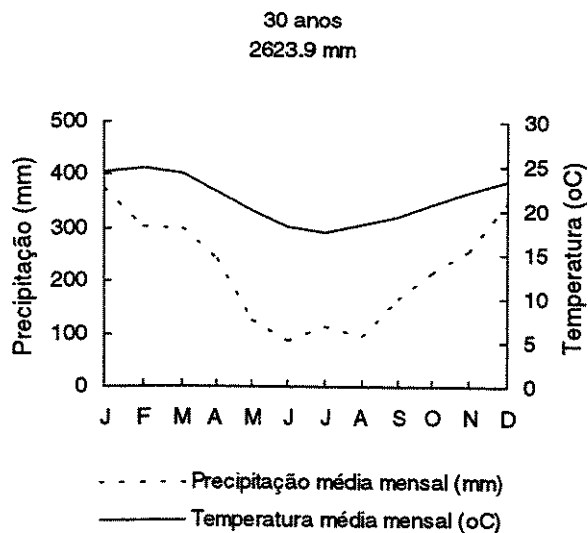
A área escolhida para o estudo situa-se às margens do Rio da Fazenda, próximo à Trilha do Corisco, a 100 m de altitude (Figura 1). Os solos podem ser classificados como Podzólicos e Cambissolos (Sanchez et al. 1999). São solos de origem aluvial, relativamente férteis, com elevado teor de minerais primários, necessários ao suprimento nutricional das plantas. A área apresenta afloramentos de rochas graníticas e declividade média em torno de 20°. A posição fisiográfica do rio promove uma drenagem rápida após chuvas fortes, e nenhum sinal de inundação por períodos longos foi observado (Sanchez et al. 1999).

Vegetação

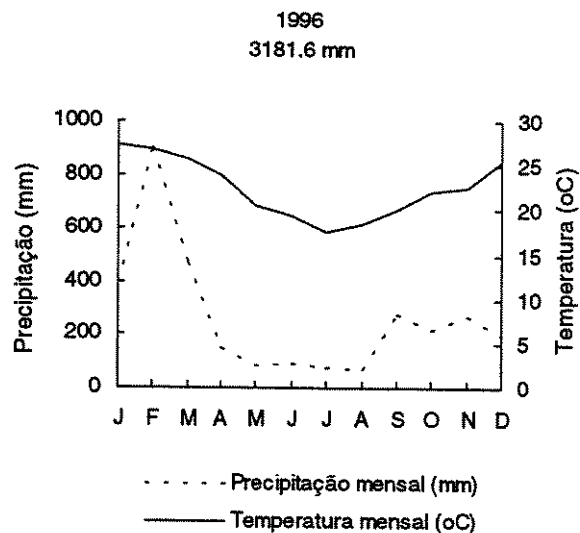
A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa (Velloso et al. 1991), genericamente chamada de Mata Atlântica ou Floresta Pluvial Tropical de Encosta Atlântica. A composição florística e a estrutura da floresta foram documentadas por Sanchez (1994) e Sanchez et al. (1999), que observaram famílias típicas da Mata Atlântica do sudeste do Brasil, como Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Lauraceae. Cerca de 32 % das 117 espécies arbóreas > 6 cm de diâmetro à altura do peito registradas por Sanchez (1994) em um trecho de 0,4 ha são endêmicas da Mata Atlântica. A diversidade específica é alta ($H' = 3,985$ nats/indivíduo), e apresenta-se dentro dos valores comumente encontrados para a Mata Atlântica (Sanchez 1994).

A vegetação é densa, composta por um sub-bosque pouco iluminado, árvores de dossel de grande porte e emergentes. Embora não exista uma delimitação precisa da estratificação das copas, verifica-se uma tendência à ocorrência de três estratos arbóreos na vegetação da área de encosta, além do estrato emergente (Sanchez 1994): **sub-bosque** (até

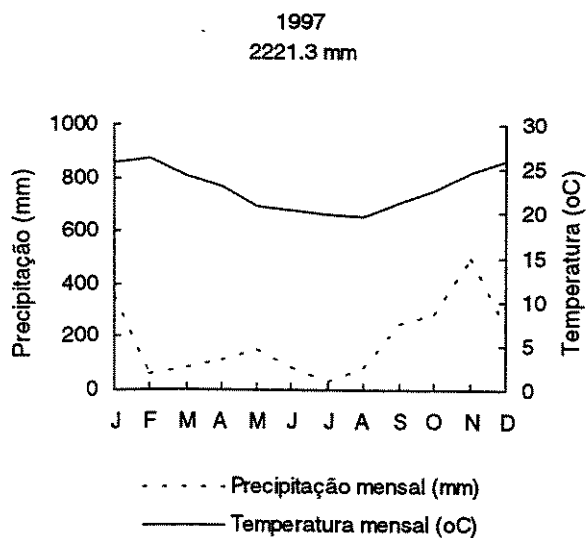
a)



b)



c)



d)

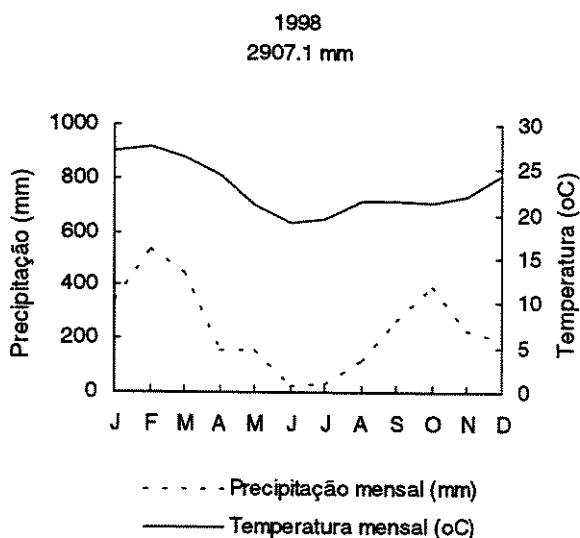


FIGURA 2. a) Precipitação média mensal (mm) e temperatura média mensal (°C) no período de 1961-1990, e precipitação total mensal (mm) e temperatura média mensal (°C) nos anos de b) 1996, c) 1997 e d) 1998, para a região de Ubatuba, SP. Dados meteorológicos coletados na Estação Experimental de Ubatuba, SP (45°04'W e 23°27'S, 08 m de altitude) - Instituto Agronômico de Campinas, SP.

10 m de altura), **sub-dossel** (10-15 m), **dossel** (15-25 m), e o estrato **emergente** (> 25 m). O dossel e o estrato emergente, com menor densidade de indivíduos, apresentam a maior riqueza florística (42,7% do total, ou 50 espécies). O sub-bosque é o estrato mais denso e também apresenta alta riqueza (46 espécies), enquanto que no sub-dossel encontram-se somente 21 espécies arbóreas.

Sanchez et al. (1999) caracterizaram o trecho de floresta estudado como madura, apesar do efeito "clareira" ocasionado pela margem do rio. Das 120 spp identificadas, 8,3% foram classificadas como pioneiras, 33,3% como secundárias iniciais, 49,2% como secundárias tardias, e 9,2% não foram classificadas. Em relação ao número de indivíduos, 4,8% das árvores foram classificadas como pioneiras, 44% como secundárias iniciais, 47,3% como secundárias tardias, e 4% não foram classificadas.

As fortes chuvas associadas aos ventos que ocorrem no verão provavelmente são um dos agentes de perturbação natural mais importantes na Floresta de Encosta em Picinguaba. O regime de perturbação da floresta é dominado pela abertura de pequenas clareiras (< 100 m²), formadas pela queda de uma ou poucas árvores, principalmente entre dezembro e fevereiro. A queda de árvores e a perda de partes da copa de árvores de grande porte ocasionam danos e/ou morte de árvores de menor porte no sub-bosque da floresta (*obs. pessoal*).

Histórico de perturbações antrópicas

No final do século XIX, o Sertão da Fazenda possuía um engenho de açúcar e um moinho de fubá. A produção era escoada pelo Rio da Fazenda e pela Trilha do Corisco, que liga o Sertão de Picinguaba a Paraty (SMA 1998). Atualmente, existem 12 posses de moradia e roça no Sertão da Fazenda, e a Trilha do Corisco só é utilizada para ecoturismo. Os registros históricos de perturbação humana na floresta não são detalhadamente conhecidos, mas sabe-se que a população local costumava caçar animais silvestres e extrair algumas espécies de árvore para a construção de barcos e de moradias até 50 anos atrás. Segundo moradores antigos do Sertão da Fazenda, não há registro de derrubada da floresta para cultivo de roças na área de estudo, principalmente devido aos afloramentos de granito. Recentemente ocorreram registros esporádicos de extração ilícita de palmito (*Euterpe edulis*) e de caça na área de estudo. Detalhes sobre o processo de colonização e desenvolvimento da região encontram-se em SMA (1998).

Espécies estudadas

Em abril de 1996, iniciou-se um estudo sobre a ecologia de populações de quatro espécies arbóreas zoocóricas escolhidas entre as mais comuns > 6 cm dap amostradas por Sanchez (1994) na área de estudo. Todas as espécies são aparentemente tolerantes à sombra (não-pioneiras, *sensu* Swaine e Whitmore 1988), mas diferem em relação à posição alcançada pela copa de indivíduos adultos na estratificação vertical da floresta (Tabela 1). Dentre as espécies estudadas, *Sloanea guianensis*, *Chrysophyllum flexuosum* e *Garcinia gardneriana* são amplamente citadas na literatura como espécies de destaque na estrutura das florestas do domínio da Mata Atlântica, principalmente na Planície Costeira (Leitão-Filho 1993, Siqueira 1994, Ivanauskas 1997).

TABELA 1. As quatro espécies arbóreas estudadas desde 1996 na Floresta Pluvial Tropical Atlântica de Picinguaba, SE do Brasil. Posição na estratificação vertical da floresta, altura máxima atingida, densidade e área basal de indivíduos > 10 cm dap.

Espécie	Estratificação	Altura máxima (m)	Densidade (ind.ha ⁻¹)	Área basal* (m ² .ha ⁻¹)
<i>Garcinia gardneriana</i>	Sub-dossel	15	7,5	0,155
<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	Dossel	20	31,8	0,858
<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	Dossel	25	13,1	0,340
<i>Sloanea guianensis</i>	Emergente	28	24,3	7,971

* L. F. Alves, dados inéditos

Sloanea guianensis (Aubl.) Benth. (Elaeocarpaceae): é considerada uma espécie característica da Floresta Pluvial Tropical Atlântica entre 0-700 m de altitude (Smith Jr. e Smith 1970, Leitão-Filho 1993). Apresenta ampla distribuição e baixa frequência, mas comumente é registrada como uma das espécies de maior importância nas florestas da Província Costeira (Silva 1980, Fiuza de Melo e Mantovani 1994, Sanchez 1994, Ivanauskas 1997, Tabarelli 1997). Na Floresta Atlântica de Picinguaba ocorre desde a planície litorânea até os 600 m de altitude (Sanchez 1998). Especificamente na área de estudo (100 m de altitude), ocupa a primeira colocação entre as espécies mais importantes, principalmente pela sua elevada dominância relativa, e com ampla distribuição nos três

estratos da vegetação (Sanchez 1994). As maiores árvores (> 20 m de altura, e > 60 cm de diâmetro), freqüentemente tornam-se emergentes, com grande ramificação horizontal formando uma copa larga e densamente foliada, e ocasionalmente desenvolvendo raízes tabulares (Smith Jr. e Smith 1970). *Sloanea guianensis* produz frutos zoocóricos do tipo cápsula, secos e deiscentes (Pedroni 1996), geralmente com 4 valvas e superfície moderadamente coberta por espinhos e sementes envoltas por um arilo amarelado com endosperma abundante (Smith Jr. e Smith 1970). A frutificação ocorre no período de outubro a novembro.

Classificação sucessional: secundária tardia (Leitão-Filho 1993, Knobel 1995, Negrelle 1995, Sanchez et al. 1999) e/ou inicial (Negrelle 1995); tolerante à sombra de dossel (Tabarelli e Mantovani 1997).

Chrysophyllum flexuosum Mart. (Sapotaceae): ocorre na Floresta Pluvial Tropical Atlântica ao longo do litoral brasileiro (Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo) e em matas de galeria de áreas mais secas (Pennington 1990), até 750 m de altitude. No estado de São Paulo, é considerada uma espécie de distribuição restrita à Província Costeira, não ocorrendo no Planalto Atlântico (Silva 1980, Leitão-Filho 1993, Mantovani 1993, Fiuza de Melo e Mantovani 1994, Sanchez 1994, Ivanauskas 1997). Na Mata Atlântica do sul do estado, atinge alta densidade e freqüência, indicando sua elevada ocorrência nessa área (Mantovani 1993, Ivanauskas 1997). Ocorre entre 100-600 m de altitude na Floresta Atlântica de Picinguaba (Sanchez 1998) e ocupa a quarta posição entre as espécies de maior IVI, no início da encosta (100 m) (Sanchez 1994). Apesar de ser citada na literatura como uma espécie arbórea de pequeno porte (ca. de 10 m de altura e 15 cm de diâmetro, Pennington 1990) e ocorrente no sub-bosque (Mantovani 1993), na área amostrada por Sanchez (1994) em Picinguaba, esta espécie ocupa os estratos superiores da vegetação (entre 15-25 m de altura). *Chrysophyllum flexuosum* é classificada como uma espécie zoocórica (Pedroni 1996), os frutos são vináceos, carnosos e indeiscentes, cada um contendo uma semente envolta em um pericarpo doce e succulento que possivelmente atrai uma ampla variedade de dispersores, principalmente pequenos roedores (Pennington 1990). O período de frutificação vai de novembro a fevereiro.

Classificação sucessional: pioneira (Leitão-Filho 1993); clímax (Mantovani 1993); ombrófila clímax (Barbosa 1997); tolerante à sombra de sub-bosque (Tabarelli e Mantovani 1997); secundária inicial (Sanchez et al. 1999).

Swartzia simplex var. *grandiflora* (Raddi) Cowan. (Fabaceae): espécie arbórea freqüente em florestas pluviais tropicais abaixo de 250 m de altitude, possui dois centros principais de ocorrência, um na Costa Rica e Panamá, e outro no estado do Rio de Janeiro (Cowan 1967). Na região sudeste do Brasil, está restrita à faixa litorânea, onde ocorre sempre associada à margem de rios (Mansano 1997), barrancos e encostas (Cowan 1967). Na área amostrada por Sanchez (1994) em Picinguaba, esta espécie ocupa o dossel da floresta (> 20 m de altura) e está entre as 10 espécies de maior valor de importância. Ocorre da planície litorânea até os 300 m de altitude (Sanchez 1998). Produz um fruto ornitocórico, seco e deiscente (Pedroni 1996), com 1-2 sementes pretas envolvidas por um arilo de cor branca. O período de frutificação é longo, entre julho e outubro.

Classificação sucessional: secundária tardia (Sanchez et al. 1999).

Garcinia gardneriana (Planch. & Triana) D. Zappi (Clusiaceae): ocorre com maior dispersão na Floresta Pluvial Tropical de Encosta Atlântica (Leitão-Filho 1993, Siqueira 1994, Fiuza de Melo e Mantovani 1994, Sanchez 1994, Ivanauskas 1997, Tabarelli 1997), mas sua distribuição geográfica é muito ampla, compreendendo também a região amazônica (van den Berg 1979). Segundo Lorenzi (1992), é uma espécie arbórea característica do interior de mata de beira de rios e córregos. Em Picinguaba, ocorre na planície litorânea e por toda a encosta (100-1000 m de altitude) (Sanchez 1998). *Garcinia gardneriana* produz frutos drupáceos, de cor amarela, que fornecem farta alimentação para a fauna de mamíferos em geral (Lorenzi 1992). A frutificação ocorre durante os meses mais úmidos, de dezembro a fevereiro.

Classificação sucessional: secundária tardia (Leitão-Filho 1993, Sanchez et al. 1999); tolerante à sombra de sub-bosque (Tabarelli e Mantovani 1997).

Exceto para *Garcinia gardneriana*, não existem dados exatos sobre as propriedades mecânicas da madeira para as espécies estudadas. A densidade de madeira estimada para

Rheedia (= *Garcinia*) *gardneriana* e *Rheedia* spp é de $0,87 \text{ g.cm}^{-3}$ (Mainieri e Chimelo 1989, Lorenzi 1992). Dados sobre densidade de madeira também estão disponíveis em Mainieri e Chimelo (1989) para *Sloanea* spp ($0,88 \text{ g.cm}^{-3}$) e *Chrysophyllum viride* ($0,70 \text{ g.cm}^{-3}$). Lorenzi (1992) citou valores de densidade de madeira de 0,70 e $0,88 \text{ g.cm}^{-3}$ para *Chrysophyllum gonocarpum* e *Sloanea monosperma*, respectivamente.

Referências bibliográficas

- Aiba, S. e Kohyama, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84:207-218.
- Barbosa, L. M. 1997. Ecological significance of gallery forests, including biodiversity. In: Imaña-Encinas, J. e Kleinn, C. (Eds). *Proceedings of the international symposium on assessment and monitoring of forests in tropical dry regions with special reference to gallery forests*. Pp. 157-181. University of Brasília, DF.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E., Mooney, H. A. e Vázquez-Yanes, C. (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Pp. 233-243. Dr. W. Junk Publishers.
- Bazzaz, F. A. e Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Burslem, D. F. R. P., Grubb, P. J. e Turner, I. M. 1996. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. *Biotropica* 28:636-648.
- Clark, D. A. e Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Clark, D. B., Clark, D. A. e Rich, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25:397-407.
- Cowan, R. S. 1967. *Swartzia*. Monograph 01. Flora Neotropica. Hafner Publishing Company, New York.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (Supplement):47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Enquist, B. J., West, G. B., Charnov, E. L. e Brown, J. H. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907-911.

- Fiuza de Melo, M. M. e Mantovani, W. 1994. Composição florística e estrutura de trecho de Mata Atlântica de encosta, na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica* 9:107-158.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.): 23-30.
- Huston, M. e Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- Ivanauskas, N. M. 1997. Caracterização florística e fisionômica da Floresta Atlântica sobre a formação Pariquera-Açu, na Zona da Morraria Costeira do Estado de São Paulo. Tese de Mestrado Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Kohyama, T. 1992. Size-structured multi-species model of rain forest trees. *Functional Ecology* 6:206-212.
- Kohyama, T. 1993. Size-structure tree populations in gap-dynamic forest – the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology* 81:131-144
- Knobel, M. G. 1995. Aspectos da regeneração natural do componente arbóreo-arbustivo, de trecho da floresta da Reserva Biológica do Instituto de Botânica, SP. Tese de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Leitão-Filho, H. F. 1993. *Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão*. Editora UNESP e Editora da UNICAMP, São Paulo.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Mainieri, C. e Chimelo, J. P. 1989. Fichas de características das madeiras brasileiras. IPT – Instituto de Pesquisas Tecnológicas, SP.
- Mansano, V. F. 1997. Estudos taxonômicos da tribo Swartzieae (DC.) Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) no sudeste do Brasil. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Mantovani, W. 1993. Estrutura e dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape - SP. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Negrelle, R. R. B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic Rain Forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454.

- Orians, G. H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. *Tropical Ecology* 23:255-279.
- Pedroni, F. 1996. Padrões espaciais e dispersão de sementes de espécies arbóreas de Mata Atlântica. Relatório Técnico - FAEP/UNICAMP.
- Pennington, T. D. 1990. Sapotaceae. Monograph 52. Flora Neotropica. The New York Botanical Garden, New York.
- Sanchez, M. 1994. Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba - SP). Tese de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Sanchez, M. 1998. Estrutura de uma comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Relatório Técnico. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, RJ.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H. F. e Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31-42.
- Silva, A. F. 1980. Composição florística e estrutura de um trecho de Mata Atlântica de encosta no município de Ubatuba, SP. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Siqueira, M. F. 1994. Análise florística e ordenação das espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- SMA - Secretaria do Meio Ambiente do estado de São Paulo. 1998. Planos de Manejo das Unidades de Conservação: Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba - Plano de Gestão Ambiental - fase 1. Oliveira, L. R. N. (Coord.) et al. São Paulo, SMA.
- Smith Jr., C. E. e Smith, L. B. 1970. Eleocarpaceas. In: Flora Ilustrada Catarinense. Reitz, P. R. (Ed.). Itajaí, Santa Catarina.
- Solbrig, O. T. 1980. Demography and natural selection. In: Solbrig, O. T. (Ed.). Demography and evolution in plant populations. Pp. 1-20. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Swaine, M. D. e Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.

- Tabarelli, M. 1997. A regeneração da floresta atlântica montana. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, USP, SP.
- Tabarelli, M. e Mantovani, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20:57-66.
- Thomas, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 85: 556-566.
- Thomas, S.C. e Bazzaz, F. A. 1999. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80: 1607-1622.
- van den Berg, M. E. 1979. Revisão das espécies brasileiras do gênero *Rheedia* L. (Guttiferae). *Acta Amazonica* 9:43-74.
- Veloso, P. H., Rangel-Filho, A. L. R. e Lima, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.

CAPÍTULO 1

Estrutura de tamanho e distribuição em relação ao microambiente de luz de quatro espécies arbóreas tropicais

Estrutura de tamanho e distribuição em relação ao microambiente de luz de quatro espécies arbóreas tropicais*

Luciana Ferreira Alves

Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, C. P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas SP, Brasil

e

Flavio Antonio Maës dos Santos

Departamento de Botânica, C. P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas SP, Brasil

* Formato e estilo: Biotropica

RESUMO: As estruturas populacionais de duas espécies de dossel, uma de sub-dossel e outra emergente, e a distribuição dos indivíduos em relação ao microambiente de luz foram determinadas através de um inventário completo de todos os indivíduos ≥ 50 cm de altura em uma área de 1,07 ha de Floresta Pluvial Tropical Atlântica (SE Brasil). O objetivo principal foi avaliar se espécies que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta (altura máxima atingida), mostram alguma diferenciação na sua distribuição em relação aos ambientes de luz disponíveis e na sua estrutura populacional. O microambiente de luz foi avaliado através de três variáveis: índice de iluminação de copa, número de copas acima e fase sucessional da floresta (madura, regeneração, clareira). As quatro espécies estudadas mostraram estruturas de tamanho (altura e diâmetro) variáveis, dentro do esperado de acordo com a sua posição na estratificação vertical da floresta. As distribuições de tamanho da espécie de sub-dossel e de uma das espécies de dossel, com maior densidade populacional e maior abundância de jovens e sub-adultos, ajustaram-se ao modelo exponencial negativo, com formato do tipo J-reverso. Apesar de significativas, as distribuições de tamanho da outra espécie de dossel e da emergente mostraram um menor ajuste ao modelo exponencial negativo. Levando em consideração apenas a estrutura de tamanho das populações e a distribuição de jovens < 1 cm dap em relação aos microambientes de luz, pode-se concluir que a relação entre estruturas de tamanho dominadas por adultos e intolerância à sombra (espécie de dossel e emergente), e entre estruturas com predomínio de jovens e tolerância à sombra (espécies de sub-dossel e dossel) parece não ser tão direta. Mas, ao incorporar nessa análise o padrão de ocupação de microambientes tanto de indivíduos jovens como de adultos, foi possível inferir uma tendência de diminuição da tolerância à sombra e variação nas estruturas de tamanho para as espécies de dossel superior e emergente. Os resultados também indicam que a classificação das espécies baseada apenas em conceitos gerais de dependência de clareiras e tolerância à sombra nos estádios iniciais parece pouco apropriada para explicar os padrões complexos dependentes de tamanho que existem entre as espécies, como observado por outros autores.

Palavras-chave: estrutura de tamanho; altura máxima; luminosidade; tolerância à sombra; história de vida; espécies arbóreas; floresta tropical, Brasil.

INTRODUÇÃO

NOS ÚLTIMOS 20 ANOS, NUMEROSOS ESTUDOS TÊM AVALIADO A DINÂMICA de florestas tropicais em diferentes escalas temporais e espaciais. De maneira geral, estes estudos mostram que a regeneração de espécies arbóreas tropicais parece ser influenciada, em maior ou menor grau, pela disponibilidade de luz e pelo regime de perturbação do dossel. Dois tipos principais de história de vida de espécies arbóreas são reconhecidos em florestas tropicais, associados ao grupo das pioneiras e ao das não-pioneiras (Swaine e Whitmore 1988, Bazzaz 1991). Esses tipos distintos de história de vida envolveriam um conjunto de atributos ecológicos e fisiológicos inversamente correlacionados (Bazzaz e Pickett 1980, Hartshorn 1980, Bazzaz 1984, Mooney et al. 1984, Denslow 1987, Huston e Smith 1987) relacionados à capacidade de sobrevivência e crescimento em relação à disponibilidade de luz, e representariam os extremos de um gradiente de respostas de diferentes espécies. Devido à grande diversidade de espécies arbóreas encontrada nos trópicos, acredita-se que exista um contínuo de histórias de vida (Huston e Smith 1987, Martínez-Ramos et al. 1989, Alvarez-Buylla e Martínez-Ramos 1992, Clark e Clark 1992), que resultaria da grande heterogeneidade espacial e temporal na disponibilidade de recursos importantes para as árvores, notadamente a luz (Richards 1952, Lieberman et al. 1995, Parker 1995, Aiba e Kohyama 1996, 1997, Davies et al. 1998). Devido à variação vertical na distribuição da luz no interior de uma floresta, o acesso à luz constitui-se numa limitação significativa para a sobrevivência das árvores e pode ser um fator importante na evolução de histórias de vida (Huston e Smith 1987). Dessa forma, espera-se que ocorram diferenças significativas na estrutura e dinâmica de espécies que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta (altura máxima atingida), relacionadas à disponibilidade de luz e ao grau de perturbação do dossel.

A distribuição de tamanhos de espécies arbóreas é frequentemente utilizada para representar a estrutura de uma floresta (Whitmore 1975, Harper 1977, Felfili 1997a, b) e o formato das curvas é também utilizado para a interpretação das características das populações. Grande parte dos trabalhos sobre estrutura populacional e regeneração de espécies arbóreas faz inferências sobre padrões de mortalidade e recrutamento passados a partir de distribuições estáticas de tamanho ou idade (Clark 1994). O formato da curva de distribuição de tamanho de populações de espécies arbóreas também tem sido utilizado para

classificar as espécies em categorias ou grupos ecológicos de tolerância à sombra (Hartshorn 1980). A estrutura de tamanho de espécies não-pioneiras, ou tolerantes à sombra, contemplaria uma razão maior no número de jovens por adultos (Hubbell e Foster 1987), devido à capacidade das plantas jovens de sobreviver por longos períodos no sub-bosque da floresta e beneficiar-se de eventuais aumentos na intensidade luminosa. Por outro lado, para espécies que demandam mais luz nos estádios iniciais, espera-se que a regeneração seja infreqüente devido à imprevisibilidade de locais adequados para regeneração, como aberturas de clareiras no dossel. Estas estruturas de tamanho representariam estratégias ecológicas contrastantes, ou os extremos de um gradiente de resposta à luz (Whitmore 1975).

A ocorrência de estruturas de tamanho do tipo “J-reverso”, considerada como um indicativo da estabilidade populacional, freqüentemente é observada em populações de espécies arbóreas (Hubbell e Foster 1987, Moreira 1987, Bongers et al. 1988, Henriques e Sousa 1989, Schiavini 1992, Marques 1994, Martini 1996, Oliveira-Filho et al. 1996, Felfili 1997a, b, Peres e Baider 1997, Resende et al. 1997, Bianchini 1998, Lobo-Faria 1998, Ribichich e Protomastro 1998) e estaria associada a recrutamento constante e tolerância à sombra (reprodutoras freqüentes, Knight 1975). Espécies de sub-bosque e dossel inferior freqüentemente mostram essa tendência, mas a distribuição de tamanho das espécies de dossel superior e emergentes nem sempre segue esse padrão (Knight 1975, Sarukhán 1980, Gentry e Terborgh 1990, Schiavini 1992, Felfili 1997a, Clark e Clark 1996, Poorter et al. 1996, VanGroenendael et al. 1996). Geralmente, as espécies de dossel e emergentes apresentam estruturas de tamanho variáveis e flutuantes, com algumas classes de tamanho infreqüentes em relação às demais. Essas classes infreqüentes estariam associadas a uma variação temporal nas taxas de sobrevivência e recrutamento devido a grandes perturbações e/ou diferentes demandas de luz durante a ontogenia dos indivíduos (Jones 1955, Schultz 1960, Knight 1975, Clark e Clark, 1987b, 1992, Felfili 1997a), ou mesmo à variabilidade na freqüência de eventos reprodutivos, alterando o número de ingressantes na população. Outras estruturas de tamanho de espécies arbóreas também são comumente encontradas em florestas tropicais, como distribuições do tipo sigmoidal ou normal (Bongers et al. 1988, Rao et al. 1990, Oliveira-Filho et al. 1996, Poorter et al. 1996, Felfili 1997b, Ward e Rohner 1997, Lobo-Faria 1998), quase sempre associadas a espécies pioneiras ou

intolerantes à sombra (reprodutoras infreqüentes, Knight 1975, Hubbell 1979, Hubbell e Foster 1987).

Através de uma análise estática, foi avaliada neste trabalho a estrutura populacional de quatro espécies arbóreas comuns, não-pioneiras, em uma Floresta Pluvial Tropical Atlântica (SE do Brasil). As espécies estudadas incluíram duas espécies de dossel, *Chrysophyllum flexuosum* e *Swartzia simplex* var. *grandiflora*, uma espécie de sub-dossel, *Garcinia gardneriana*, e uma espécie emergente, *Sloanea guianensis*. O objetivo principal deste trabalho foi avaliar se espécies que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta (altura máxima atingida), mostram alguma evidência de diferenciação na sua distribuição em relação aos ambientes de luz disponíveis na floresta, e na sua estrutura populacional. Pressupõe-se que as diferenças entre as espécies em relação ao tamanho máximo atingido representem um balanço entre tolerância à sombra e sobrevivência. Dessa forma, espécies que passam grande parte da sua vida no sub-bosque sombreado da floresta, como as de sub-bosque e de sub-dossel, seriam tolerantes à sombra e apresentariam estruturas de tamanho com predomínio de indivíduos nas menores classes de tamanho. Por outro lado, existiria uma tendência de diminuição da tolerância à sombra entre espécies que alcançam os estratos superiores da floresta, onde as espécies de dossel e as emergentes mostrariam estruturas de tamanho variáveis e irregulares, com menor freqüência de indivíduos nas menores classes de tamanho, sugerindo certo grau de intolerância à sombra durante a ontogenia.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO. - O presente estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba, litoral norte de São Paulo (44°48'W, 23°22'S, 100 m de altitude). A vegetação nessa área apresenta características tanto florísticas quanto estruturais típicas da Floresta Pluvial Tropical de Encosta Atlântica (Sanchez 1994, Sanchez et al. 1999). O clima é classificado como tropical chuvoso (tipo Af, segundo Köppen 1948) com temperaturas elevadas e altos índices pluviométricos. A precipitação média anual é ca. de 2600 mm, e as temperaturas médias máximas e mínimas de 24,7°C e 17,6°C, respectivamente (Sanchez 1994). Dados adicionais sobre a vegetação, clima e solo estão descritos na Introdução Geral.

ESPÉCIES ESTUDADAS. - Em 1996, iniciou-se um estudo sobre a ecologia populacional de quatro espécies arbóreas zoocóricas escolhidas entre as mais abundantes na área de estudo (Sanchez 1994, Pedroni 1996) e pertencentes a diferentes estratos da floresta. Todas as espécies são comumente consideradas não-pioneiras (*sensu* Swaine e Whitmore 1988). *Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth. (Elaeocarpaceae), uma espécie emergente, ocupa a primeira colocação entre as espécies mais importantes na área de estudo (100 m de altitude), principalmente pela sua elevada dominância relativa (Sanchez 1994). *Chrysophyllum flexuosum* Mart. (Sapotaceae) e *Swartzia simplex* var. *grandiflora* (Raddi) Cowan. (Fabaceae) ocupam o dossel da floresta e estão entre as 10 espécies de maior valor de importância no início da encosta (100 m) (Sanchez 1994). *Garcinia gardneriana* (Planch. & Triana) D. Zappi (Clusiaceae) é uma espécie arbórea característica do sub-dossel da floresta; em Picinguaba, ocorre na planície litorânea e por toda a encosta (100-1000 m de altitude) (Sanchez 1998). Daqui em diante, as quatro espécies serão referidas somente através do nome genérico.

COLETA DE DADOS E ANÁLISE ESTATÍSTICA. - Três áreas aparentemente pouco perturbadas foram selecionadas ao longo do Rio da Fazenda, próximo à Trilha do Corisco (Sanchez 1994), para o estabelecimento de parcelas permanentes. Em cada uma das áreas foi estabelecido um bloco de parcelas contíguas de 10 x 10 m, de área total variável, determinada pela irregularidade das margens do rio - área I (3.900 m²), área II (6.200 m²) e

área III (600 m²) - totalizando 10.700 m² (1,07 ha). Os blocos de parcelas estão localizados em um terreno de inclinação moderada (< 20°), aproximadamente a 100 m de altitude. A posição fisiográfica do rio promove uma drenagem rápida após chuvas fortes e nenhum sinal de inundação por períodos longos tem sido observado (Sanchez et al. 1999). Em cada parcela, todos os indivíduos das quatro espécies ≥ 50 cm de altura foram marcados e tiveram seu diâmetro e altura total medidos. O diâmetro do tronco foi medido ao nível do peito (dap) para indivíduos > 1,30 m de altura e ≥ 1 cm de dap, e ao nível do solo (das) para indivíduos com dap < 1 cm.

Frequência de danos e caules múltiplos. - Também foram registradas informações sobre danos à copa e/ou caule das árvores. As categorias de dano foram: 1) tombamento (inclinação da árvore > 30°), 2) herbivoria (> 50% das folhas danificadas), 3) quebra do ápice, 4) sinais de quebra e rebrota no caule, e 5) perda de partes da copa (> 20% de perda da copa). Árvores com dois ou mais caules (caules múltiplos) também foram registradas e medidas.

Estrutura de tamanho. - Neste trabalho, a estrutura de tamanho de cada espécie foi representada pela distribuição dos indivíduos agrupados em classes de diâmetro e de altura. A distribuição observada do número de indivíduos por classe de tamanho foi ajustada à função exponencial negativa ($y = a.e^{-bx}$) através do módulo MGLH do SYSTAT (SYSTAT 1992), onde y = número de indivíduos e x = tamanho. Esse modelo gera uma curva no formato de J-reverso, que é uma das estruturas de tamanho esperadas para espécies com regeneração e taxas de mortalidade constantes com o tamanho (Veblen 1992). Como as espécies alcançam a maturidade reprodutiva em tamanhos diferentes, a classificação de indivíduos em *adultos*, *sub-adultos* e *jovens* foi baseada nos dados de fenologia reprodutiva das quatro espécies coletados durante um período de 18 meses e de observações feitas fora da área de amostragem (L. F. Alves, dados inéditos). A partir de informações sobre o diâmetro mínimo de indivíduos se reproduzindo, foram considerados como *adultos*: indivíduos > 5 cm dap de *Garcinia*, > 10 cm dap de *Swartzia* e *Chrysophyllum*, e > 30 cm dap de *Sloanea*. Adicionalmente, foram considerados *sub-adultos*, indivíduos 1-5 cm de *Garcinia*, 1-10 cm de *Chrysophyllum* e *Swartzia*, e 1-30 cm de *Sloanea*, e *jovens*, indivíduos ≥ 50 cm de altura e < 1 cm dap.

Microambiente de luz. - O microambiente de luz de cada indivíduo foi avaliado através de três variáveis específicas locais, estimadas no período de um mês para todas as espécies: 1. *Índice de iluminação da copa (IC).* - A disponibilidade potencial de luz para cada indivíduo foi estimada através do Índice de iluminação da copa (IC). Esta estimativa, que indica a direção e a exposição relativa da copa de uma árvore à luz, tem sido considerada adequada para avaliar as estratégias de regeneração de espécies arbóreas com diferentes atributos de história de vida em florestas tropicais naturais e manejadas (Clark e Clark 1987a,b, 1992, 1999, Sterck et al. 1999, Webb 1999, Finegan et al. 1999). O IC representa uma estimativa visual da proporção da copa de uma árvore que recebe luz vinda lateral e/ou verticalmente, variando de 1 a 5 (1 = copa totalmente sombreada, nenhuma luz direta, lateral ou vertical; 1,5 = luz lateral baixa; 2 = luz lateral moderada; 2,5 = luz lateral alta; 3 = 10-90% da copa recebe luz vertical direta; 4 = $\geq 90\%$ da copa recebe luz vertical direta, mas a luz lateral está parcialmente bloqueada; 5 = copa completamente exposta, recebendo amplamente luz lateral direta). 2. *Número de copas acima.* - Foi estimado o número de copas de árvores vizinhas, cuja projeção vertical cobria 50% ou mais da copa de cada indivíduo amostrado, com a finalidade de estimar o nível de exposição da copa de cada indivíduo (Clark e Clark 1987a, b, 1992). 3. *Fase sucessional da floresta.* - O dossel imediatamente acima de cada indivíduo foi classificado de acordo com três categorias de fase sucessional: clareira, regeneração e floresta madura. A fase de *clareira*, foi considerada como uma abertura vertical, onde o dossel era < 5 m de altura, com limites abruptos ao seu redor (definição de clareira de Brokaw (1982), modificada). Esta categoria não expressa totalmente o gradiente ambiental que ocorre do centro de uma clareira até o dossel da floresta intacta, nem leva em consideração diferenças de tamanho e forma da clareira, mas inclui desde áreas do dossel que foram abertas recentemente até áreas um pouco mais antigas, que ainda não se fecharam totalmente. Na fase de *regeneração*, a floresta encontra-se em um processo de formação de um dossel de baixa estatura, > 5 m de altura, mas menor que a altura média do dossel da floresta (20 m)¹ (Whitmore 1978, Clark e Clark 1987b, 1992). Os locais de *floresta madura* foram considerados como aqueles em

¹ a altura média do dossel foi estimada a partir de todas as árvores pertencentes ao dossel ($> 15-25$ m de altura) em 1,07 ha de floresta (L. F. Alves, dados inéditos).

que a altura máxima do dossel estava no mesmo nível ou acima do nível médio do dossel da floresta (20 m). Para cada categoria de fase sucessional da floresta foi designado um valor categórico: clareira = 1, regeneração = 2, e madura = 3.

Análise estatística. - Devido ao pequeno número de indivíduos observado nas maiores classes de diâmetro (ver resultados, Fig. 1), os indivíduos de cada espécie foram reagrupados em classes mais amplas, permitindo assim que testes estatísticos não-paramétricos comparando a distribuição das espécies por microambiente na mesma classe de tamanho, e entre classes de tamanho da mesma espécie, fossem realizados. Comparações do Índice de iluminação de copa (IC) e do número de copas acima entre as espécies, e entre as classes de tamanho, foram feitas através da Análise de Variância (ANOVA) não-paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida pelo teste não-paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (Zar 1996), quando apropriado. Como não há estimativas da área relativa da floresta ocupada por cada uma das categorias de fase sucessional, diferenças *entre as espécies* e *entre classes de tamanho* na proporção de indivíduos em cada categoria de fase sucessional foram testadas através do teste de heterogeneidade de chi-quadrado (χ^2) (Zar 1996).

RESULTADOS

ABUNDÂNCIA E ESTRUTURA DE TAMANHO. – As duas espécies de dossel e a de sub-dossel apresentaram uma densidade populacional (indivíduos ≥ 50 cm de altura) quase duas vezes maior do que a espécie emergente. A densidade estimada das espécies de dossel, *Swartzia* e *Chrysophyllum*, foi de 187,9 e 115,0 indivíduos/ha, respectivamente. *Garcinia*, a espécie de sub-dossel, também apresentou uma densidade alta (175,7 indivíduos/ha), quando comparada a *Sloanea*, a espécie emergente (73,8 indivíduos/ha). As duas espécies mais abundantes também apresentaram regeneração abundante. Comparativamente, a proporção de jovens e sub-adultos em relação a adultos foi muito maior para *Garcinia* e *Swartzia* (7,2 e 13,4, respectivamente) do que para *Sloanea* e *Chrysophyllum* (3,2 e 2,6, respectivamente).

As distribuições de tamanho (diâmetro e altura) das duas espécies mais abundantes, *Garcinia* e *Swartzia*, (Figs. 1 e 2) apresentaram um bom ajuste ao modelo exponencial negativo ($P < 0,01$ e $r^2 > 0,80$), onde o formato da estrutura de tamanho se assemelha a um J-reverso. Apesar de significativas ($P < 0,05$), as distribuições de diâmetro e altura de *Chrysophyllum* e *Sloanea* mostraram um menor ajuste ao modelo exponencial negativo ($r^2 < 0,65$; Figs. 1 e 2). *Chrysophyllum*, apesar da densidade relativamente alta de plantas jovens (< 1 cm dap e < 2 m de altura), mostrou uma curva semelhante à normal de distribuição de tamanhos nas demais classes, enquanto que *Sloanea* apresentou uma distribuição de tamanhos semelhante à bimodal.

FREQÜÊNCIA DE DANOS E CAULES MÚLTIPLOS. - A freqüência de danos variou com a classe de altura, e foi mais comum em árvores jovens < 2 m de altura em todas as espécies (Fig. 3). A incidência de árvores danificadas foi mais alta nas espécies de maior altura máxima (dossel e emergente) do que em *Garcinia*, a espécie de sub-dossel (Tabela 1). Árvores danificadas de *Garcinia* e *Chrysophyllum* foram encontradas mais freqüentemente em clareiras em relação à distribuição de cada população em categorias de fase sucessional da floresta (teste de heterogeneidade de χ^2 , $P < 0,01$; Tabela 1). Grande parte das árvores jovens < 2 m de altura sofreu tombamento, danos ao meristema apical ou apresentavam sinais de quebra e rebrota do caule danificado, provavelmente devido à queda de galhos de árvores do dossel (Fig. 3). Danos significativos causados por herbívoros ($> 50\%$ das folhas danificadas) só ocorreram para árvores < 2 m das espécies de dossel e emergente, e para

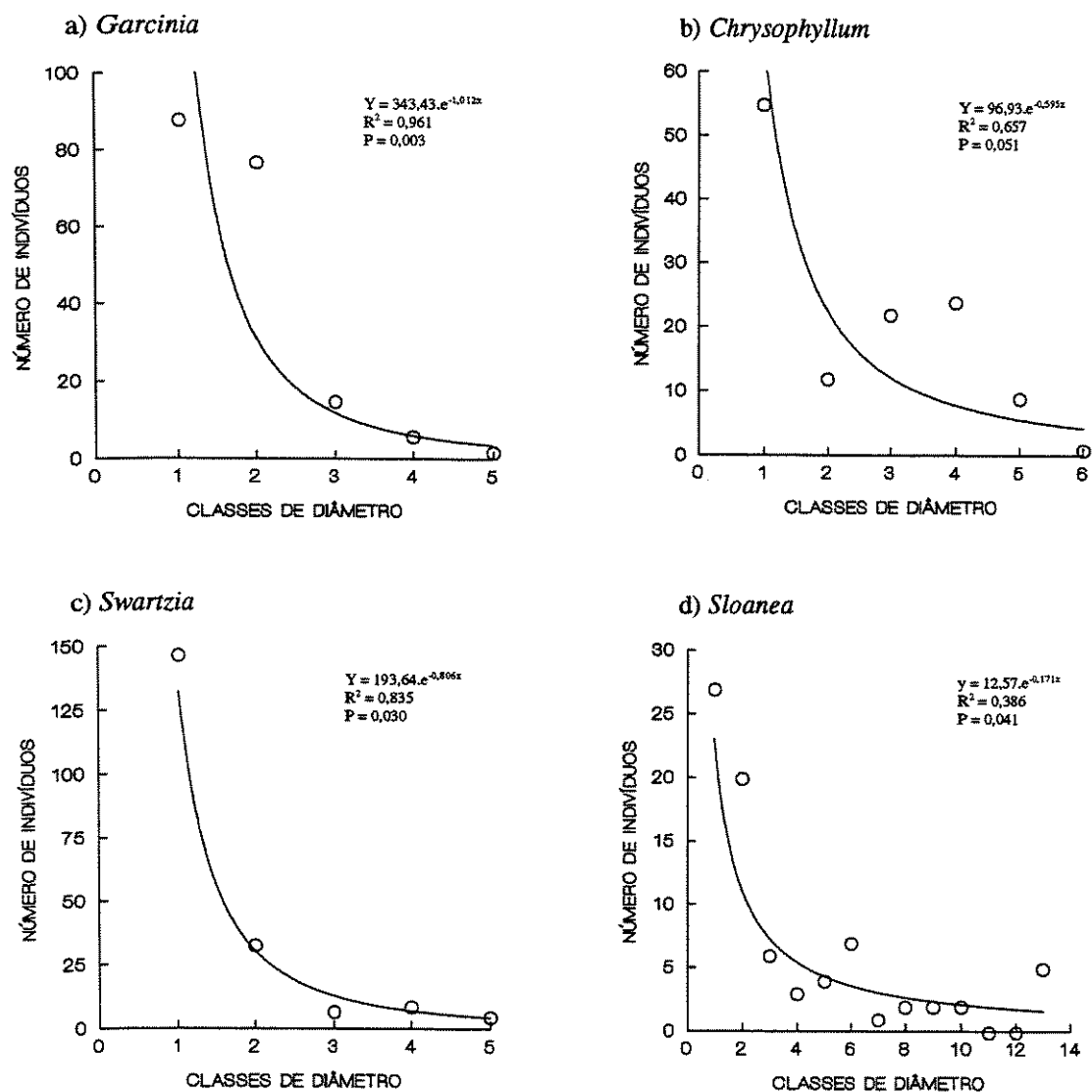


FIGURA 1. Distribuição de freqüência de indivíduos em classes de diâmetro das espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. Classes de diâmetro (dap, cm): 1 = < 1; 2 = ≥ 1-5; 3 = 5-10; 4 = 10-20; 5 = 20-30; 6 = 30-40; 7 = 40-50; 8 = 50-60; 9 = 60-70; 10 = 70-80; 11 = 80-90; 12 = 90-100; 13 = > 100 cm. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

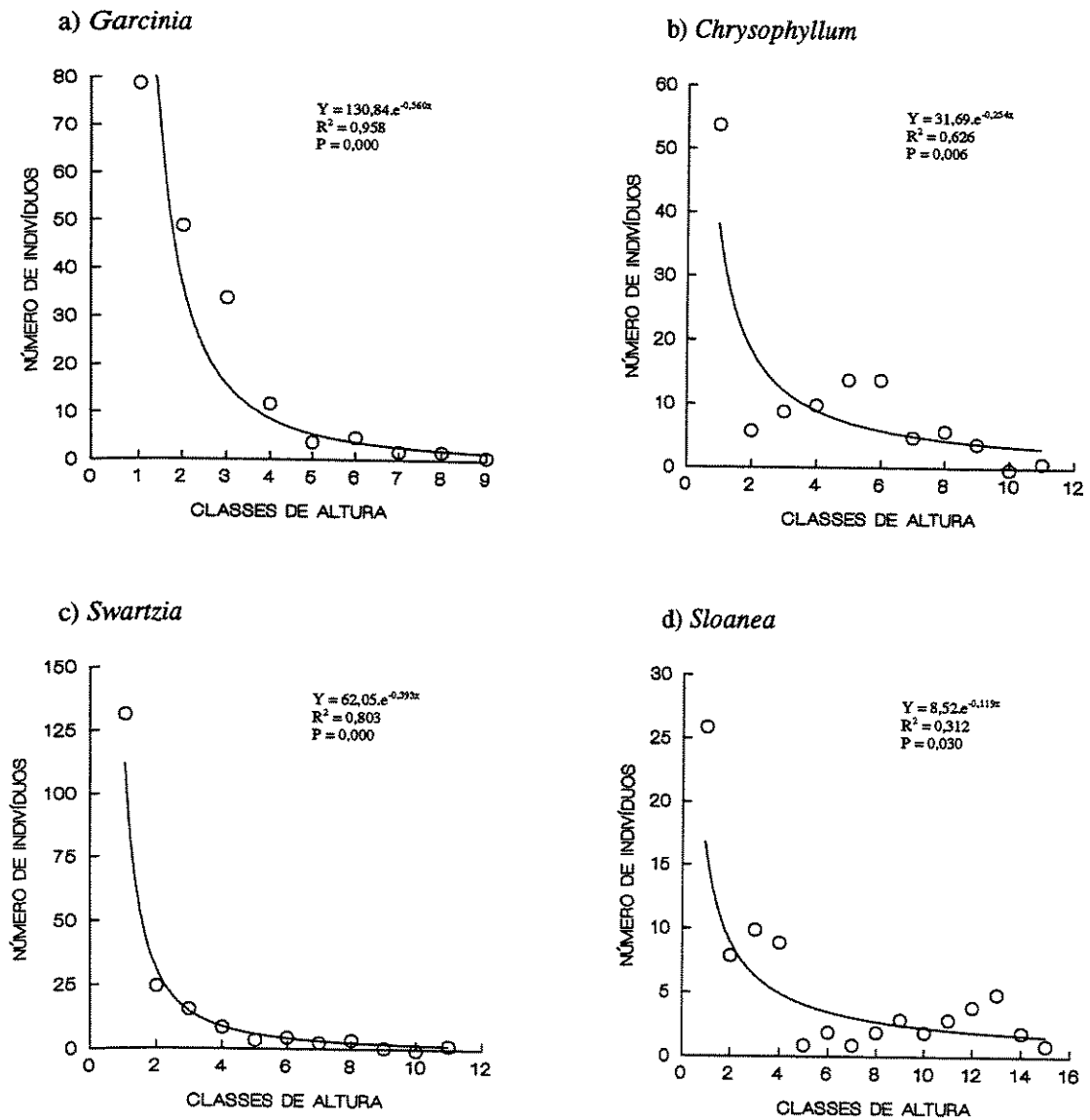
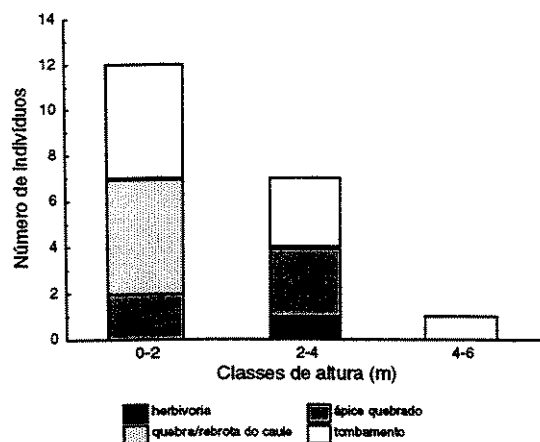
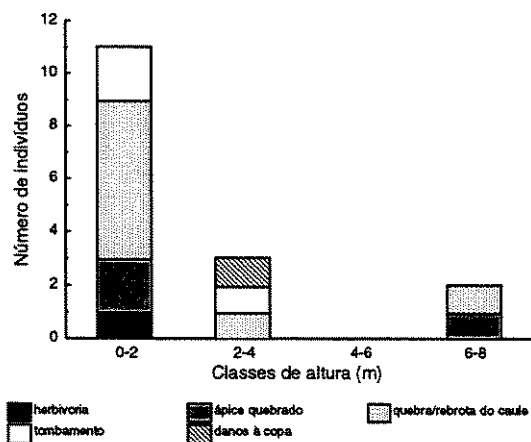


FIGURA 2. Distribuição de frequência de indivíduos em classes de altura das espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. Classes de altura em intervalos de 2 m. A linha contínua representa a distribuição esperada do modelo exponencial negativo.

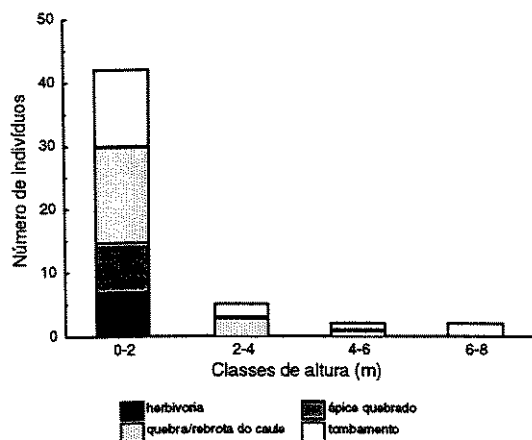
Garcinia



Chrysophyllum



Swartzia



Sloanea

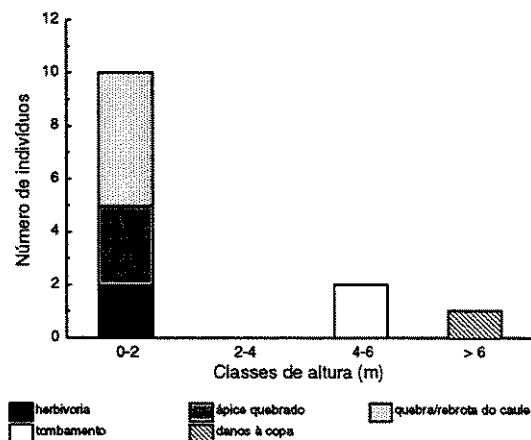


FIGURA 3. Número de indivíduos ≥ 50 cm de altura que sofreram danos durante o período de estudo em classes de altura. Categorias de danos observadas: danos à copa, ápice quebrado, sinais de quebra e rebrota do caule, tombamento e herbivoria.

árvores 2-4 m da espécie de sub-dossel (Fig. 3). Reduções significativas na copa (danos à copa) foram registradas para *Chrysophyllum* e *Sloanea* (Fig. 3).

Notadamente, a regeneração de *Chrysophyllum* também ocorre através de rebrotas. As rebrotas originam-se freqüentemente a partir da base do caule principal, dando origem a novos caules. Na maioria dos casos, aparentemente, não houve quebra total (perda) do tronco principal, mas sim danos à copa. Dos 123 indivíduos ≥ 50 cm de altura amostrados de *Chrysophyllum*, 19 (15,4%) possuíam de 2-8 caules. O diâmetro de árvores com dois ou mais caules variou de 2,8 a 37,7 cm, e a altura, de 3,0 a 15,0 m. A maior proporção de indivíduos com caules múltiplos (79%) foi encontrada no sub-bosque da floresta (até 10 m de altura) e possui de 2-3 caules. Indivíduos com caules múltiplos foram encontrados mais freqüentemente em locais de floresta em fase de clareira e regeneração em relação à distribuição da população em categorias de fase sucessional da floresta ($\chi^2 = 5,66$, g. l. = 2; $0,05 < P < 0,10$).

DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE ACORDO COM O MICROAMBIENTE DE LUZ. – Não houve diferença significativa entre as espécies na proporção de indivíduos da população estabelecidos em diferentes fases sucessionais da floresta (Tabela 2). A distribuição das espécies não parece estar relacionada à presença de clareiras, pois mais de 60% dos indivíduos ocorreram em locais de floresta madura. Tanto o IC mediano como o número médio de copas variou significativamente entre as espécies (Tabela 3). O número médio de copas acima de indivíduos de *Garcinia* e *Swartzia* foi significativamente maior do que para indivíduos de *Chrysophyllum* e *Sloanea* (Tabela 3). A distribuição de freqüência dos valores de IC para *Garcinia* e *Swartzia* foi fortemente deslocada para valores baixos de IC (Fig. 4), sugerindo que a maioria dos indivíduos dessas duas espécies (cerca de 60%) está provavelmente crescendo e sobrevivendo em locais de baixa intensidade luminosa (IC mediano de 2,5). Uma tendência oposta foi observada para *Chrysophyllum* e *Sloanea* (Fig. 4), com maior exposição da copa de seus indivíduos à luz vertical (IC mediano de 3,0).

Todas as quatro espécies mostraram um aumento no índice de iluminação da copa com o aumento da classe de tamanho (Tabela 4). Entretanto, não ocorreram diferenças significativas entre as espécies, em nenhuma das classes de tamanho (Tabela 4). Enquanto indivíduos < 5 cm dap de *Garcinia* e *Chrysophyllum* recebem predominantemente luz

TABELA 1. *Frequência de árvores danificadas nas populações (≥ 50 cm de altura) e de árvores danificadas que ocorreram em clareiras das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba.*

Espécie	% de árvores danificadas	% de árvores danificadas em clareiras
<i>Garcinia</i>	10,6 (20/188)	30,0**
<i>Chrysophyllum</i>	13,0 (16/123)	31,3**
<i>Swartzia</i>	25,4 (51/201)	11,8 ns
<i>Sloanea</i>	16,5 (13/79)	0,0 ns

** $P < 0,01$; ns: não significativo - teste de heterogeneidade de χ^2 das diferenças na proporção de indivíduos danificados em clareiras em relação à distribuição da população em cada categoria de fase sucessional (ver Tabela 2).

TABELA 2. *Distribuição das populações (indivíduos ≥ 50 cm de altura) em relação à fase sucessional na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. Para cada espécie está representada a porcentagem (%) e o número de indivíduos (n) encontrados em cada fase sucessional da floresta. A probabilidade (P) refere-se ao teste de heterogeneidade de χ^2 das diferenças entre as espécies na proporção de indivíduos em cada categoria de fase sucessional. G. L.: graus de liberdade.*

Espécie	Fase sucessional da floresta					
	Madura		Regeneração		Clareira	
	%	n	%	n	%	n
<i>Garcinia</i>	59,0	111	35,1	66	5,9	11
<i>Chrysophyllum</i>	57,7	71	34,1	42	8,1	10
<i>Swartzia</i>	67,7	136	23,9	48	8,5	17
<i>Sloanea</i>	70,9	56	22,8	18	6,3	5
χ^2 total	9,87					
G.L.	6					
P	0,1302					

TABELA 3. *Índice de iluminação da copa e número de copas acima das populações (indivíduos ≥ 50 cm de altura) de quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. P: Valores de probabilidade da Análise de Variância (ANOVA) não-paramétrica de Kruskal-Wallis para as comparações entre espécies (linhas). Para resultados significativos ($P < 0,05$) da ANOVA foram feitas comparações múltiplas entre as espécies através do teste de Dunn; letras diferentes representam diferenças significativas ($P < 0,01$) entre as espécies.*

		<i>Garcinia</i>	<i>Chrysophyllum</i>	<i>Swartzia</i>	<i>Sloanea</i>	P
Índice de iluminação da copa	mediana	2,5 ^a	3,0 ^b	2,5 ^a	3,0 ^b	0,001
	n	188	123	201	79	
	mín-máx	1,5-5,0	1,5-5,0	1,5-5,0	1,5-5,0	
Número de copas	média	1,6 ^a	1,4 ^b	1,5 ^a	1,2 ^b	0,001
	n	188	123	201	79	
	mín-máx	0-3	0-3	0-3	0-3	

lateral (IC mediano < 3,0), os indivíduos > 5 cm estão expostos a níveis mais intensos de luminosidade, recebendo luz vertical moderada e intensa (Tabela 4). *Swartzia* apresenta características semelhantes a *Garcinia* e *Chrysophyllum* em relação ao nível de luminosidade a que suas copas estão expostas, com diferenças significativas no IC entre árvores de diferentes tamanhos [< 10 e > 10 cm] (Tabela 4). *Sloanea*, por sua vez, alcança níveis mais intensos de luminosidade durante sua ontogenia, principalmente os adultos > 30 cm, que possuem a copa completamente exposta (IC mediano = 5,0).

Houve uma redução significativa no número médio de copas com o aumento do tamanho para todas as espécies (Tabela 5). Indivíduos < 10 cm dap de todas as espécies possuem, em média, 1,5 copas de árvores vizinhas cobrindo suas copas (Tabela 5). Entre 10-30 cm dap, todas as espécies têm menos de uma copa acima. Diferenças significativas entre as espécies não ocorreram em nenhuma das classes de tamanho < 30 cm (Tabela 5). Acima de 30 cm, o número médio de copas de *Sloanea*, a espécie emergente, tende a zero, diferenciando-a claramente das outras espécies pertencentes a estratos inferiores do dossel da floresta (Tabela 5).

Ao agrupar os indivíduos encontrados em locais mais perturbados (fase de clareira/regeneração), verificou-se que as espécies diferiram na proporção de indivíduos distribuídos em locais de clareira/regeneração somente nas classes 1-5 e 10-30 cm dap (Tabela 6, Fig. 5; teste de heterogeneidade de χ^2 , $P < 0,05$ e $P = 0,05$ para cada classe, respectivamente).

Com o objetivo de comparar sinteticamente a ocorrência das espécies nos diferentes microambientes durante a ontogenia, foram plotadas todas as classes de tamanho de cada espécie em termos de índice mediano de iluminação da copa e proporção de indivíduos em locais na fase de clareira/regeneração (Fig. 5). Plantas jovens < 5 cm dap das quatro espécies estão associadas a baixos índices de iluminação de copa (IC = 2,5) e a locais de floresta em fase madura (< 50% dos indivíduos em locais de clareira/regeneração). *Garcinia*, a espécie de sub-dossel, é encontrada predominantemente em locais de floresta madura com índices baixos e moderados de iluminação da copa (Fig. 5), onde provavelmente é capaz de estabelecer-se com sucesso sem necessitar de uma quantidade mais intensa de luz chegando à copa durante seu ciclo de vida. *Chrysophyllum* também tende a ocorrer em locais mais sombreados, mas os adultos (> 10 cm) estão associados a

FIGURA 4. Distribuição de frequência de indivíduos ocorrendo em cada uma das classes de iluminação da copa (IC) para as quatro espécies arbóreas estudadas em Floresta Pluvial Tropical Atlântica de Picinguaba. GA: *Garcinia*; CH: *Chrysophyllum*; SW: *Swartzia*; SL: *Sloanea*.

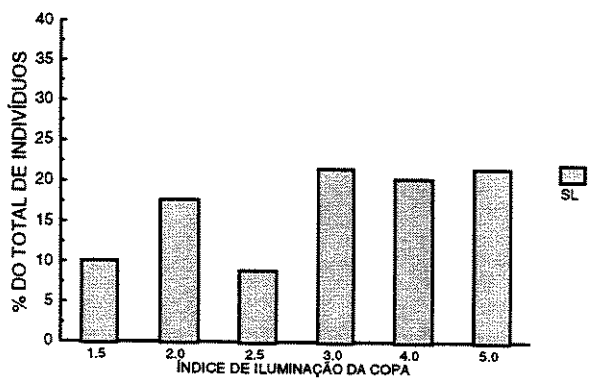
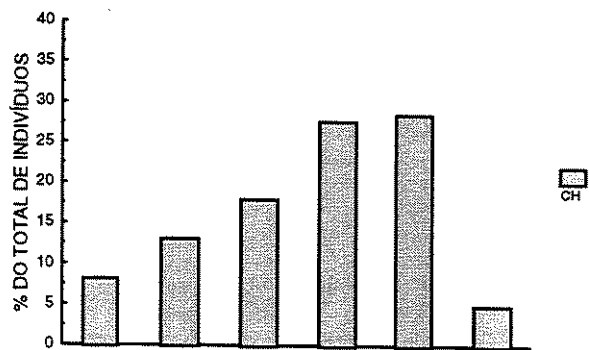
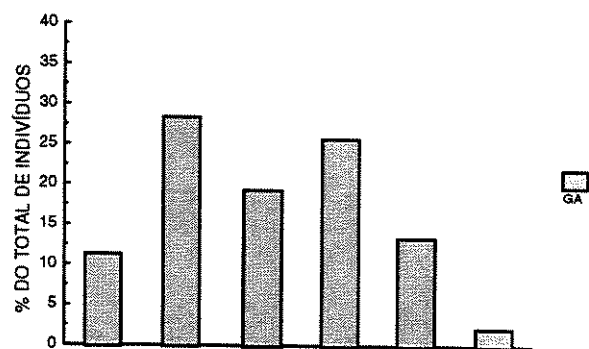
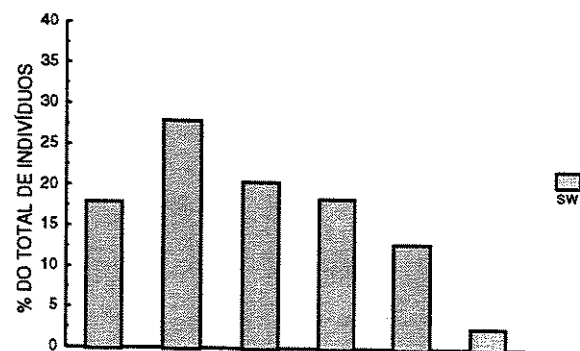


TABELA 4. Mediana e valores mínimo e máximo (mín-máx) do índice de iluminação da copa das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. P: valores de probabilidade da Análise de Variância (ANOVA) não-paramétrica de Kruskal-Wallis para as comparações entre espécies na mesma classe de tamanho (linhas) e entre classes de tamanho da mesma espécie (colunas). Para resultados significativos ($P < 0,05$) da ANOVA entre as classes de tamanho, foram feitas comparações múltiplas através do teste de Dunn; letras diferentes representam diferenças significativas ($P < 0,05$).

Classes de		Índice de iluminação de copa				
Diâmetro (cm)		Garcinia	Chrysophyllum	Swartzia	Sloanea	P
< 1	mediana	2,3 ^a	2,5 ^a	2,5 ^a	2,5 ^a	ns
	n	88	55	147	27	
	mín-máx	1,5-5,0	1,5-5,0	1,5-5,0	1,5-5,0	
1-5	mediana	2,5 ^{a,b}	2,5 ^{a,b}	2,5 ^a	2,5 ^a	ns
	n	77	12	33	20	
	mín-máx	1,5-5,0	1,5-4,0	1,5-4,0	1,5-4,0	
5-10	mediana	3,0 ^{b,c}	3,0 ^{b,c}	3,0 ^{a,b}	3,0 ^{a,b}	ns
	n	15	22	7	6	
	mín-máx	2,5-4,0	2,5-5,0	2,0-4,0	2,0-4,0	
10-30	mediana	4,0 ^c	4,0 ^c	3,5 ^b	4,0 ^{b,c}	ns
	n	8	34	14	7	
	mín-máx	2,0-5,0	2,0-5,0	2,0-5,0	3,0-5,0	
30-50	mediana	-	-	-	5,0 ^c	-
	n	-	-	-	8	
	mín-máx	-	-	-	4,0-5,0	
> 50	mediana	-	-	-	5,0 ^c	-
	n	-	-	-	11	
	mín-máx	-	-	-	4,0-5,0	
P		**	**	*	**	

P: ** < 0,01; * < 0,05; ns > 0,05

TABELA 5. Média e valores mínimo e máximo (mín-máx) do número de copas acima de indivíduos jovens e adultos das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. P: valores de probabilidade da Análise de Variância (ANOVA) não-paramétrica de Kruskal-Wallis para as comparações entre espécies na mesma classe de tamanho (linhas) e entre classes de tamanho da mesma espécie (colunas). Para resultados significativos ($P < 0,05$) da ANOVA entre as classes de tamanho, foram feitas comparações múltiplas através do teste de Dunn; letras diferentes representam diferenças significativas ($P < 0,05$).

Classes de		Número de copas				
Diâmetro (cm)		<i>Garcinia</i>	<i>Chrysophyllum</i>	<i>Swartzia</i>	<i>Sloanea</i>	P
< 1	média	1,7 ^a	1,6 ^{a,b}	1,6 ^a	1,6 ^a	ns
	n	88	55	147	27	
	mín-máx	0-3	0-3	0-3	0-3	
1-5	média	1,6 ^{a,b}	1,9 ^a	1,7 ^a	1,6 ^a	ns
	n	77	12	33	20	
	mín-máx	0-3	1-3	0-3	1-3	
5-10	média	1,4 ^{a,b}	1,1 ^{b,c}	1,3 ^{a,b}	1,5 ^{a,b}	ns
	n	15	22	7	6	
	mín-máx	0-2	0-3	0-2	0-2	
10-30	média	0,9 ^b	0,9 ^c	0,9 ^b	0,4 ^{b,c}	ns
	n	8	34	14	7	
	mín-máx	0-2	0-2	0-2	0-2	
30-50	média	-	-	-	0,4 ^{b,c}	-
	n	-	-	-	8	
	mín-máx	-	-	-	0-1	
> 50	média	-	-	-	0,2 ^c	-
	n	-	-	-	11	
	mín-máx	-	-	-	0-1	
P		*	**	*	**	

P: ** < 0,01; * < 0,05; ns > 0,05

locais de maior perturbação no dossel ($> 50\%$ em locais de clareira/regeneração) com índices altos de iluminação da copa, indicando que esta espécie pode responder oportunisticamente a aumentos de intensidade luminosa ao atingir o dossel. *Swartzia* parece ser uma espécie de dossel que tipicamente sobrevive sob sombreamento durante as fases jovens de seu ciclo de vida, alcançando níveis moderados de luminosidade assim que alcança o dossel da floresta. *Swartzia* também se encontra predominantemente em locais de floresta madura, mas está associada a locais de maior perturbação do dossel na classe 5-10 cm (Fig. 5). Assim como as demais espécies, *Sloanea* também está associada a níveis baixos e moderados de intensidade luminosa nas menores classes de tamanho (< 10 cm dap), permanecendo associada a locais de floresta madura durante toda sua ontogenia. Indivíduos > 10 cm dap experimentam um aumento gradual no índice de iluminação da copa, atingindo índices máximos assim que superam o dossel (Fig. 5).

TABELA 6. Distribuição de indivíduos jovens e adultos de quatro espécies arbóreas em relação à fase sucessional na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. Para cada classe de tamanho está representada a proporção de indivíduos encontrados na fase de clareira ou regeneração (PROP) e o número total de indivíduos (n). A probabilidade (P) refere-se ao teste de heterogeneidade de χ^2 das diferenças entre as espécies na proporção de indivíduos na categoria de fase sucessional clareira/regeneração.

Classes de		Fase sucessional clareira/regeneração				
Diâmetro (cm)		<i>Garcinia</i>	<i>Chrysophyllum</i>	<i>Swartzia</i>	<i>Sloanea</i>	P
< 1	PROP	0,38	0,40	0,35	0,41	ns
	n	88	55	147	27	
1-5	PROP	0,48	0,17	0,21	0,35	*
	n	77	12	33	20	
5-10	PROP	0,27	0,41	0,57	0,17	ns
	n	15	22	7	6	
10-30	PROP	0,38	0,56	0,14	0,29	*
	n	8	34	14	7	
30-50	PROP	-	-	-	0,25	-
	n	-	-	-	8	
> 50	PROP	-	-	-	0,00	-
	n	-	-	-	11	

P: ** < 0,01; * < 0,05; ns > 0,05

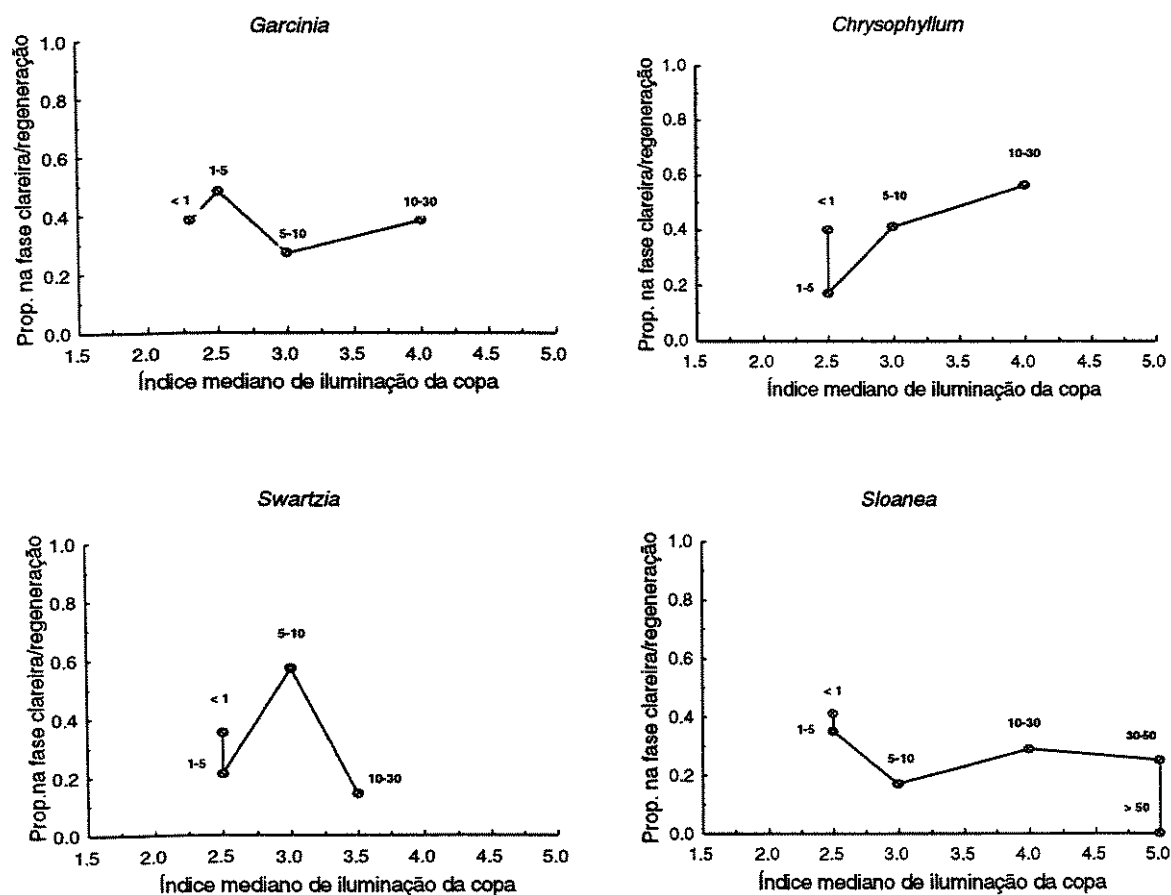


FIGURA 5. Distribuição das quatro espécies arbóreas por microambiente na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. Para cada classe de tamanho, os valores de índice de iluminação da copa e fase sucessional da floresta encontram-se nas Tabelas 4 e 6.

DISCUSSÃO

FREQÜÊNCIA DE DANOS E CAULES MÚLTIPLOS. – As principais categorias de danos observadas neste trabalho estão relacionadas a danos causados por agentes físicos, como tombamento, sinais de quebra e rebrota e perda de partes da copa, que afetaram principalmente árvores jovens das quatro espécies que ocorrem no sub-bosque da floresta e também em clareiras (Tabela 1). Perturbações causadas por agentes físicos, como queda de galhos e troncos de árvores do dossel, representam um fator importante causador de mortalidade de plântulas e indivíduos jovens em florestas tropicais (Aide 1987, Clark e Clark 1989, Mack 1998). Entretanto, a capacidade de sobreviver a esses danos físicos pode afetar a persistência e a regeneração das espécies a longo prazo. Reduções significativas no diâmetro e na altura devido a danos físicos ocorrem com frequência em árvores de menor tamanho e não resultam, necessariamente, em morte. A incidência de quebra e rebrota parece ser mais comum em árvores menores (< 10 cm dap) e mais jovens do que em árvores adultas, pelo menos em florestas sujeitas a perturbações naturais (Putz et al. 1983, Putz e Brokaw 1989). Hubbell e Foster (1990a) encontraram que 65,4% das árvores que sofreram esse tipo de dano em Barro Colorado (Panamá) tinham entre 1 e 2 cm dap. Koestel e Rankin-de-Merona (1998) observaram taxas de danos (quebra e redução no diâmetro) de cerca de 15% para árvores > 6 cm dap em uma floresta tropical na Guiana Francesa. Neste trabalho, a incidência de árvores tombadas e com indícios de quebra e rebrota diminuiu com o tamanho em todas as espécies, o que pode ser atribuído a uma maior resistência mecânica a quebras em árvores adultas, ou a uma rápida recomposição das partes danificadas por reitteração. Por outro lado, após a quebra do caule, árvores maiores podem não ser capazes de rebrotar devido à ausência de gemas dormentes, ou à incapacidade dessas gemas em emergir (Putz e Brokaw 1989). Espécies que mantêm essa capacidade até atingir tamanhos maiores teriam uma vantagem regenerativa, principalmente em ambientes sujeitos a danos frequentes, pois a rebrota a partir de caules que sofreram danos pode resultar na substituição completa da copa perdida e afetar a dinâmica de regeneração da espécie (Matelson et al. 1995). Este seria o caso de *Chrysophyllum*, cuja regeneração ocorre também através de rebrotas, implicando em alta incidência de caules múltiplos na população. Danos à copa ou mesmo ao tronco, afetando o meristema apical, podem ativar meristemas de crescimento dormentes de raízes ou do caule, dando origem a

novos caules. A rápida produção de rebrotas em locais de maior perturbação no dossel seria uma forma de recompor a copa danificada e evitar a morte, permitindo que a espécie se reestabeleça (Rijks et al. 1998). A capacidade de rebrota parece estar ausente nas demais espécies, que podem estar recorrendo a diferentes estratégias para diminuir o risco de quebra, como maior incremento em diâmetro com a altura ou maior flexibilidade (ver cap. 3).

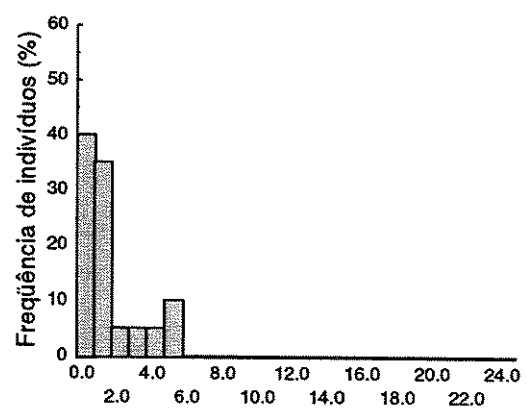
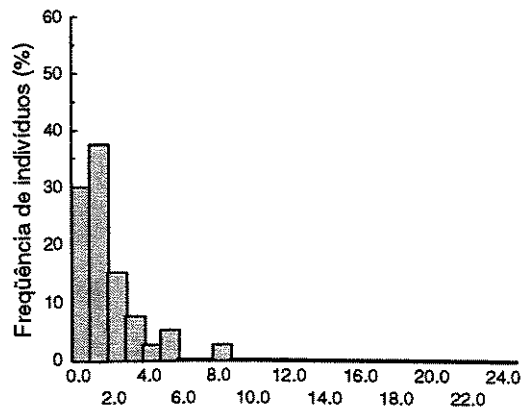
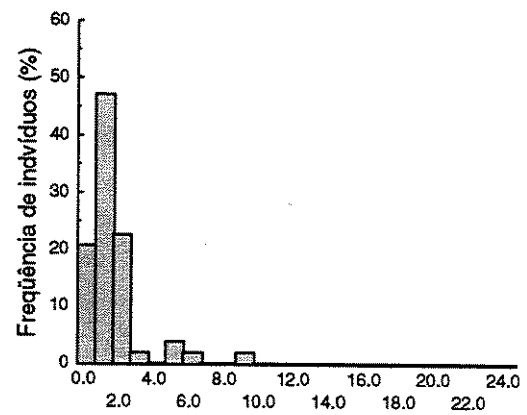
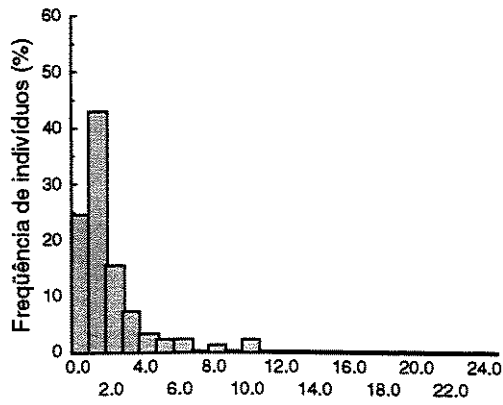
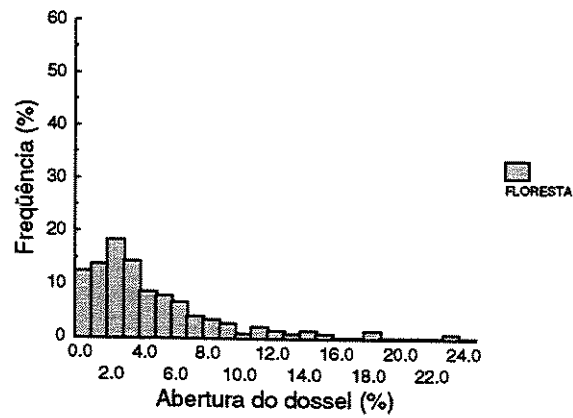
ESTRUTURA DE TAMANHO. - As quatro espécies estudadas mostraram estruturas de tamanho variáveis, dentro do esperado de acordo com a sua posição na estratificação vertical da floresta. A ocorrência de estruturas de tamanho do tipo “J-reverso” (distribuição exponencial negativa), com maior densidade populacional e maior abundância de jovens e sub-adultos, foi observada para a espécie de sub-bosque, *Garcinia*, e para a espécie de dossel, *Swartzia*. Esta estrutura populacional é comumente associada a espécies com alta capacidade regenerativa, tolerantes à sombra e pertencentes à floresta primária (reprodutoras freqüentes em Knight 1975; Whitmore 1984). A outra espécie de dossel - *Chrysophyllum* - mostrou uma estrutura de tamanho distinta, com alguma semelhança com a estrutura de espécies intolerantes à sombra, que apresentam distribuições populacionais com predominância de indivíduos nas classes intermediárias, resultante da reduzida capacidade de sobrevivência de indivíduos jovens sob sombreamento (reprodutoras infreqüentes, Knight 1975, Hubbell 1979), ou taxas de recrutamento inconstantes. A estrutura de tamanho bimodal, verificada para *Sloanea*, esteve de acordo com o esperado para espécies emergentes que, segundo Sarukhán (1980), notoriamente apresentam falhas ou “buracos” de recrutamento entre uma classe de plantas jovens muito abundante e continuamente renovável e os indivíduos adultos grandes.

Espécies emergentes e algumas espécies de dossel geralmente apresentam baixa densidade de indivíduos jovens no sub-bosque da floresta (Aubréville 1938 in Poorter et al. 1996, Knight 1975, Gentry e Terborgh 1990, Felfili 1997a). Fatores relacionados à dinâmica populacional e requerimentos específicos de habitat e de regeneração (Hubbell e Foster 1990b) podem ser levantados para explicar a pequena abundância de indivíduos nessas classes de tamanho. O declínio acentuado no número de indivíduos de *Chrysophyllum* da primeira para a segunda classe de tamanho (diâmetro e altura, Figs. 1 e

2) poderia estar indicando a existência de restrições nas taxas de recrutamento entre essas classes (ver Cap. 2) devido à baixa disponibilidade de luz, ou altas taxas de mortalidade por danos físicos (Fig. 3). Dadas as características de algumas espécies de dossel e emergentes - necessitam de uma intensidade luminosa maior do que a existente no sub-bosque sombreado da floresta em alguma fase de seu ciclo de vida (Knight 1975, Bazzaz 1984, 1991, Hubbell e Foster 1986) - e da dinâmica da floresta (baixa frequência de abertura de clareiras, Fig. 6), a estrutura de tamanho observada para *Sloanea*, a espécie emergente, poderia decorrer de uma dinâmica em que os eventos de recrutamento ocorrem em pulsos, ou seja, altas taxas de crescimento e subsequente recrutamento para classes de tamanho maiores, assim que ocorrer uma abertura adequada no dossel da floresta. Esta estrutura de tamanho também foi observada por Clark e Clark (1996) para espécies emergentes em La Selva, e por Felfili (1997a) para espécies emergentes em florestas de galeria do Brasil Central.

DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE ACORDO COM O MICROAMBIENTE DE LUZ. – Com base no padrão de distribuição populacional, as quatro espécies arbóreas estudadas parecem não se diferenciar em relação à ocupação de áreas com diferentes graus de perturbação do dossel, na escala estudada (≈ 1 ha). Não houve diferença interespecífica na proporção de indivíduos ≥ 50 cm de altura em cada categoria de fase sucessional; as quatro espécies estão distribuídas preferencialmente em locais de floresta madura, o que sugere uma maior sobrevivência nestes locais. Entretanto, ocorreram diferenças significativas entre as espécies em relação ao índice de iluminação da copa e ao número de copas acima quando se comparou a distribuição total da população (≥ 50 cm altura). A espécie de sub-dossel, *Garcinia*, e a espécie de dossel, *Swartzia*, são encontradas em ambientes onde predomina a luz lateral e com número de copas acima maior que *Chrysophyllum* e *Sloanea*, espécies de dossel e emergente, respectivamente. Isso poderia indicar que essas populações estabelecem-se preferencialmente em locais onde o dossel é menos perturbado, mas podem diferir em suas respostas de crescimento a longo prazo, dependendo da quantidade de luz que chega às suas copas (ver Cap. 2). Levando em consideração a distribuição das populações, as diferenças obtidas entre as espécies no padrão de ocupação de

FIGURA 6. Distribuição da porcentagem de abertura do dossel na floresta estimada através de um densiômetro hemiesférico (Lemmon 1956, 1957) em 153 pontos a 130 cm acima do solo, e imediatamente acima de indivíduos > 50-130 cm de altura de cada espécie estudada na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba. GA: *Garcinia* (n = 53); CH: *Chrysophyllum* (n = 40); SW: *Swartzia* (n = 98); SL: *Sloanea* (n = 20). Embora não existam diferenças entre as espécies em relação à abertura de dossel (Teste de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$), as plantas jovens estão distribuídas em locais de menor abertura em relação à distribuição desta variável na floresta (Teste de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,001$).



microambientes de luz e na estrutura de tamanho estão de acordo com a posição na estratificação vertical da floresta. Dentro dessa perspectiva, as populações de *Garcinia* e *Swartzia* poderiam ser classificadas como tolerantes à sombra, enquanto *Chrysophyllum* e *Sloanea* representariam espécies com algum grau de intolerância à sombra em determinadas classes de tamanho de plantas jovens.

Todas as espécies apresentaram mudanças significativas nos seus microambientes (IC e número de copas acima) com o tamanho, indicando a utilização diferencial da luz durante a ontogenia. O nível de interceptação de luz pela copa aumentou e o número de copas acima das árvores diminuiu durante a ontogenia para todas as espécies, o que seria uma consequência esperada do crescimento vertical de árvores em relação à luz (gradiente de luz). Resultados similares foram obtidos para outras espécies não-pioneiras (Clark e Clark 1987a, b, 1992) e também para espécies pioneiras (Davies et al. 1998).

Ao analisar somente a distribuição das plantas < 1cm dap em microambientes de luz, não foram encontradas diferenças significativas entre espécies que alcançam diferentes alturas máximas e possuem estruturas de tamanho diferentes, como seria o esperado. Os resultados mostraram que as quatro espécies estudadas não parecem depender de grandes aberturas no dossel para que ocorra o estabelecimento de indivíduos jovens de menor tamanho (< 1cm dap), pois se encontram distribuídos em ambientes de baixa intensidade luminosa (Fig. 6), onde a direção predominante da luz é lateral, e raramente são encontrados em clareiras (Fig. 5). Clark et al. (1993) e Sterck et al. (1999) também não obtiveram diferenças significativas entre espécies arbóreas não-pioneiras em relação ao índice de iluminação de copa de plantas jovens. Entretanto, a comparação da ocorrência das espécies nos diferentes microambientes (fase sucessional e IC) envolvendo todas as classes de tamanho (Fig. 5) indica que diferenças entre as espécies no padrão de ocupação desses microambientes também podem ocorrer nas maiores classes de tamanho (> 1 cm). Apesar do IC não diferir entre as espécies em nenhuma das classes de tamanho, as diferenças significativas obtidas entre espécies na proporção de indivíduos distribuídos em locais de clareira/regeneração nas classes 1-5 e 10-30 cm dap (Fig. 5; teste de heterogeneidade de χ^2 , $P = 0,02$ e $P = 0,05$, respectivamente) sugerem diferentes demandas por luz. *Chrysophyllum* apresentou uma menor proporção de indivíduos 1-5 cm dap em locais de dossel mais perturbado do que as outras espécies, mas distribuídos em ambientes com

predominância de luz lateral (IC mediano = 2,5). Esse padrão de ocupação de microambientes também indica a existência de restrições no recrutamento entre as classes < 1 e 1-5 cm, como inferido a partir da estrutura de tamanho (Figs. 1 e 2) e, possivelmente, taxas de mortalidade mais altas na transição entre essas classes devido à maior incidência de danos nas fases de clareira e regeneração (Fig. 3). Comparada às outras espécies, a proporção de indivíduos 10-30 cm de *Chrysophyllum* foi maior em locais de dossel mais perturbado (cerca de 56%), mostrando que, na fase adulta, esta espécie é capaz de responder oportunisticamente a aumentos de intensidade luminosa em locais de floresta em fase de clareira ou regeneração. Outra diferença evidente foi observada entre as espécies de menor altura máxima e a espécie emergente, cuja copa dos maiores indivíduos atingem índices de iluminação máximos e estão praticamente expostas. Apesar disso, a espécie emergente não apresentou dependência evidente de clareiras, como sugerido pela sua estrutura de tamanho e de acordo com os atributos de história de vida esperados para espécies emergentes, consideradas pioneiras ou espécies que demandam muita luz (Jones 1955, Richards 1952, Schultz 1960, Mooney et al. 1984, Hubbell e Foster 1986, Brokaw 1985).

Levando em consideração apenas a estrutura de tamanho populacional e a distribuição de jovens < 1 cm dap em relação aos microambientes de luz disponíveis na floresta, pode-se concluir que a relação entre estruturas de tamanho dominadas por adultos e intolerância à sombra, e entre estruturas com predomínio de jovens e tolerância à sombra parece não ser tão direta, como observado por Hubbell e Foster (1987) para diversas espécies arbóreas tropicais. Mas, ao incorporar nesta análise o padrão de ocupação de microambientes tanto de plantas jovens como de adultos, é possível observar uma tendência de diminuição da tolerância à sombra e variação nas estruturas de tamanho para as espécies de dossel superior e emergente. Os resultados também indicam que a classificação das espécies baseada *apenas* em conceitos gerais de dependência de clareiras e tolerância à sombra nos estágios iniciais parece pouco apropriada para explicar os padrões complexos dependentes de tamanho que existem entre as espécies, como observado por outros autores (Clark e Clark 1992, Lieberman et al. 1989, Martínez-Ramos et al. 1989, Clark e Clark 1999).

Estudos como este, que analisam conjuntamente a estrutura de tamanho e o padrão de ocupação de microambientes durante a ontogenia, são importantes para identificar inicialmente a existência de diferenças na história de vida das espécies, e evitar generalizações feitas apenas a partir de observações de campo. Como os resultados obtidos a partir da análise da ocupação de microambientes e da estrutura de tamanho fornecem uma análise pontual do padrão de regeneração das espécies (Clark et al. 1993; ver Condit et al. 1998), são necessárias informações adicionais sobre a dinâmica das populações (Clark 1994, Poorter et al. 1996), para que se possa avaliar corretamente se as diferenças entre as espécies aqui encontradas representam histórias de vida distintas. Uma melhor compreensão dos mecanismos envolvidos nos processos de sucessão e dinâmica florestal necessita de estudos mais detalhados sobre os diferentes aspectos da história de vida de espécies arbóreas.

AGRADECIMENTOS

A CAPES, pela bolsa de Doutorado, e à FAEP-UNICAMP (Processo No 0377/96) e Academia Brasileira de Ciências (Projeto Integrado de Pesquisa “Estrutura e aspectos da dinâmica de espécies arbóreas da Mata Atlântica”) pelo financiamento à pesquisa. Ao Instituto Florestal de São Paulo pela permissão para desenvolver este trabalho no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, e aos funcionários do Núcleo Picinguaba pelo apoio logístico e facilidades durante o trabalho de campo. Aos inúmeros colegas que auxiliaram na coleta de dados. Aos membros da pré-banca, I. Schiavini, F. R. Martins, F. Scarano e M. Tabarelli, pelas críticas e sugestões muito valiosas.

LITERATURA CITADA

- AIBA, S. e T. KOHYAMA. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *J. Ecol.* 84: 207-218.
- _____. e _____. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *J. Ecol.* 85: 611-624.
- AIDE, T. M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica* 19: 284-285.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. e M. MARTÍNEZ-RAMOS. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *J. Ecol.* 80: 275-290.
- BAZZAZ, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E., H. A. Mooney e C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, pp. 233-243. Dr. W. Junk Publishers.
- _____. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: Gómez-Pompa A., T. C. Whitmore e M. Hadley (Eds.) *Rain forest regeneration and management*, pp. 91-118. UNESCO & Parthenon Publishing Group, Paris.
- _____. e S. T. A. PICKETT. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- BIANCHINI, E. 1998. Estudo da dinâmica de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 164 pp.
- BONGERS, F., J. POPMA, J. MEAVE DEL CASTILLO e J. CARABIAS. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- BROKAW, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- _____. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett, S. T. A. e P. S. White (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 53-69. Academic Press, New York.

- CLARK, D. A. 1994. Plant demography. In: McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide e G. S. Hartshorn (Eds). La Selva - ecology and natural history of a neotropical rain forest, pp. 90-105. The University of Chicago Press, Chicago.
- _____ e D. B. CLARK. 1987a. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl. 1): 41-54.
- _____ e _____. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecol. Monogr. 62: 315-344.
- _____ e _____. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. Ecol. Appl. 9: 981-997.
- CLARK, D. B. e D. A. CLARK. 1987b. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. Biotropica 19: 236-244.
- _____ e _____. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. Oikos 55: 225-230.
- _____ e _____. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in a neotropical lowland rain forest. For. Ecol. Manage. 80: 235-244.
- CLARK, D. B., D. A. CLARK e P. M. RICH. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. Biotropica 25: 397-407.
- CONDIT, R., R. SUKUMAR, S. P. HUBBELL e R. B. FOSTER. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. Am. Nat. 152: 495-509.
- DAVIES, S. J., P. A. PALMIOTTO, P. S. ASHTON, H. S. LEE e J. V. LAFRANKIE. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. J. Ecol. 86: 662-673.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:431-451.

- FELFILI, J. M. 1997a. Diameter and height distribution in a gallery forest tree community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Revta. brasil. Bot.* 20: 155-162.
- _____. 1997b. Dynamics of natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. *For. Ecol. Manage.* 91: 235-245.
- FINEGAN, B., M. CAMACHO e N. ZAMORA. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *For. Ecol. Manage.* 121: 159-176.
- GENTRY, A. H. e J. TERBORGH. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. In: Gentry, A. H. (Ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 542-564. Yale University Press, New York.
- GRUBB, P. J. 1977. Maintenance of species richness in plant communities – importance of regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- HARTSHORN, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.): 23-30.
- HENRIQUES, R. P. B. e E. C. E. G. SOUSA. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21: 204-209.
- HUBBELL, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- _____. e R. B. FOSTER. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M. J. (Ed.). *Plant ecology*, pp. 77-96. Blackwell Scientific Publications, London.
- _____. e _____. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 7-22.
- _____. e _____. 1990a. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In: Gentry, A. H. (Ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 522-541. Yale University Press, New York.
- _____. e _____. 1990b. The fate of juvenile tree in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In: Bawa, K. S. e M. Hadley

- (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants, pp. 317-341. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris.
- HUSTON, M. e T. SMITH. 1987. Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* 130: 168-198.
- JONES, E. W. 1955. Ecological studies on the rain forests of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu forest reserve. *J. Ecol.* 44: 83-117.
- KNIGHT, D. H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monogr.* 45: 259-284.
- KOESTEL, G. e J. M. RANKIN-DE-MERONA. 1998. Physical damage on tropical tree saplings: quantification and consequences for competition through height growth in a neotropical forest. *Annales des Sciences Forestieres* 55: 727-742.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México
- LEMMON, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *For. Sci.* 2: 314-320.
- _____. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *J. For.* 55: 667-668.
- LIEBERMAN, M., D. LIEBERMAN e R. PERALTA. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.
- _____, D. LIEBERMAN, R. PERALTA e G. S. HARTSHORN. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 11: 161-178.
- LOBO-FARIA, P. C. 1998. Estratégias adaptativas de espécies arbóreas típicas de ambiente de solo hidricamente saturado: uma abordagem morfológica, bioquímica e ecofisiológica. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 132 pp.
- MACK, A. L. 1998. The potential impact of small-scale physical disturbance on seedlings in a Papuan rainforest. *Biotropica* 30: 547-552.
- MARQUES, M. C. M. 1994. Estudos auto-ecológicos do guanandi (*Calophyllum brasiliense* Comb. Clusiaceae) em uma mata ciliar do município de Brotas, SP. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 91 pp.

- MARTÍNEZ-RAMOS, M., E. ALVAREZ-BUYLLA e J. SARUKHÁN. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.
- MARTINI, A. M. Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 96 pp.
- MATELSON, T. J., N. M. NADKARNI e R. SOLANO. 1995. Tree damage and annual mortality in a montane forest in Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 27: 441-447.
- MOONEY, H. A, C. FIELD e C. VÁZQUEZ-YANEZ. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. In: Medina, E., H. A. Mooney e C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, pp. 113-128. Dr. W. Junk Publishers.
- MOREIRA, A. G. 1987. Aspectos demográficos de *Emmotum nitens* (Benth.) Miers (Icacinaeae) em um cerrado distrófico no Distrito Federal. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 129 pp.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., A. A. CAMISÃO-NETO e M. M. L. VOLPATO. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 762-769.
- PARKER, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman, M. D. e N. M. Nadkarni (Eds.). *Forest canopies*, pp. 73-106. Academic Press, New York.
- PEDRONI, F. 1996. Padrões espaciais e dispersão de sementes de espécies arbóreas de Mata Atlântica. Relatório Técnico - FAEP/UNICAMP.
- PERES, C. A. e C. BAIDER. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 13: 595-616.
- POORTER, L., F. BONGERS, R. S. A. R. VAN ROMPAEY e M. KLERK. 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *For. Ecol. Manage.* 84: 61-69.
- PUTZ, F. E. e N. V. L. BROKAW. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70: 508-512.

- _____, P. D. COLEY, K. LU, A. MONTALVO e A. AIELLO. 1983. Snapping and uprooting of trees: structural determinants and ecological consequences. *Can. J. For. Res.* 13: 1011-1020.
- RAO, P., S. K. BARIK, H. N. PANDEY e R. S. TRIPATHI. 1990. Community composition and tree population structure in a sub-tropical broad-leaved forest along a disturbance gradient. *Vegetatio* 88: 151-162.
- RESENDE, J. C., I. SCHIAVINI e C. A. KLINK. 1997. Ecological aspects of a *Copaifera langsdorffii* population in a gallery forest in Central Brazil. In: Imaña-Encinas, J. e C. Klein (Eds.). Proceedings of the international symposium on assessment and monitoring of forests in tropical dry regions with special reference to gallery forests, pp. 147-156. University of Brasília, Brasília.
- RIBICHICH, A. M. e J. PROTOMASTRO. 1998. Woody vegetation structure of xeric forest stands under different edaphic site conditions and distribution histories in the Biosphere Reserve "Parque Costero del Sur", Argentina. *Plant Ecology* 139: 189-201.
- RICHARDS, P. W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press, London.
- RIJKS, M. H., E. MALTA e R. J. ZAGT. 1998. Regeneration through sprout formation in *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae) in Guyana. *J. Trop. Ecol.* 14: 463-475.
- SANCHEZ, M. 1994. Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba - SP). Tese de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP. 75 pp.
- _____. 1998. Estrutura de uma comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Relatório Técnico. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, RJ.
- _____, F. PEDRONI, H. F. LEITÃO-FILHO e O. CESAR. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revta. brasil. Bot.* 22: 31-42.
- SARUKHÁN, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. In: Solbrig, O. T. (Ed.). *Demography and evolution in plant populations*, pp. 161-188. Botanical Monographs no. 15. University of California Press, Berkeley.

- SCHIAVINI, I. 1992. Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 450 pp.
- SCHULTZ, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Surinam. Verh. K. ned. Akad. Wet. (A. natkd.) 53: 1-267.
- STERCK, F. J., D. B. CLARK, D. A. CLARK e F. BONGERS. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. J. Trop. Ecol. 15: 83-95.
- SWAINE, M. D. e T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio 75: 81-86.
- SYSTAT. 1992. SYSTAT for Windows: Graphics, version 5 edition. Evanston, IL, SYSTAT, Inc.
- VANGROENENDAEL, J. M. V., S. H. BULLOCK e L. A. PÉREZ-JIMÉNEZ. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican tropical deciduous forest. J. Trop. Ecol. 12: 11-24.
- VEBLEN, T. T. 1992. Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin, D., R. K. Peet e T. T. Veblen (Eds.). Plant succession: theory and prediction, pp. 152-187. Chapman & Hall, London.
- WARD, D. e C. ROHNER. 1997. Anthropogenic causes of high mortality and low recruitment in three *Acacia* tree taxa in the Negev desert, Israel. Biodiv. Conserv. 6: 877-893.
- WEBB, E. L. 1999. Growth ecology of *Carapa nicaraguensis* Aublet. (Meliaceae): implications for natural forest management. Biotropica 31: 102-110.
- WHITMORE, T. C. 1975. Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- _____. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P. B. e M. H. Zimmerman (Eds.). Tropical trees as living systems, pp. 639-655. Cambridge University Press, Cambridge.
- _____. 1984. Gap size and species richness in tropical rain forests. Biotropica 16: 239.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. 3rd edition. Prentice-Hall International, Inc., New Jersey.

CAPÍTULO 2

Aspectos da dinâmica populacional de quatro espécies arbóreas tropicais em relação ao microambiente de luz

Aspectos da dinâmica populacional de quatro espécies arbóreas tropicais em relação ao microambiente de luz*

Luciana Ferreira Alves

Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, C. P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas SP, Brasil

&

Flavio Antonio Maës dos Santos

Departamento de Botânica, C. P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas SP, Brasil

* Formato e estilo: Plant Ecology

Palavras-chave: crescimento, mortalidade, recrutamento, altura máxima; luminosidade; tolerância à sombra; história de vida; floresta tropical, Brasil.

Resumo: Neste trabalho, examinou-se a hipótese de que diferenças em atributos da dinâmica populacional (crescimento, mortalidade e recrutamento) e no grau de tolerância à sombra ocorreriam entre espécies com diferentes alturas máximas, mediadas pelo gradiente de luz dinâmico nos diferentes estratos da floresta. Para testar essa hipótese, foi estimada e comparada a dinâmica populacional de quatro espécies arbóreas comuns da Floresta Pluvial Tropical Atlântica (SE Brasil) em relação à sua posição na estrutura vertical da floresta (altura máxima) e à ocupação de diferentes microambientes de luz. As espécies estudadas incluíram uma espécie de sub-dossel, duas espécies de dossel e uma espécie emergente. Os resultados obtidos contrariam a hipótese inicialmente proposta de um balanço, mediado pelo gradiente vertical de luz, entre altura máxima e atributos demográficos. Dadas as taxas de crescimento, sobrevivência e recrutamento obtidas, todas as espécies, independentemente da altura máxima atingida, podem ser consideradas como não-pioneiras, tolerantes à sombra, pois apresentam sobrevivência alta e relativamente constante em todas as classes de tamanho, e crescimento não fortemente correlacionado a aumentos na disponibilidade de luz, pelo menos em um curto período de tempo. Os resultados apresentados neste estudo sugerem que o padrão de crescimento em diâmetro e altura de espécies arbóreas tropicais nem sempre está diretamente relacionado à disponibilidade de luz, o que não seria suficiente para negar a existência de variações na história de vida de espécies tropicais, que podem diferir em outros atributos, que não os demográficos, em relação ao gradiente vertical de luz, como na alometria da copa, e características ecofisiológicas e reprodutivas.

Introdução

A estrutura tridimensional de uma floresta tropical resulta em um gradiente vertical ao longo do dossel (Richards 1983, Parker 1995, Lieberman et al. 1995), onde a disponibilidade potencial de luz aumenta com a altura. Adicionalmente, a disponibilidade de luz pode variar horizontalmente, devido à penetração lateral originada pela abertura de clareiras (Lieberman et al. 1989, Clark et al. 1996). Dessa forma, a luz representaria um fator crítico influenciando a regeneração das espécies arbóreas (Clark et al. 1996). A estratégia de história de vida de espécies arbóreas tropicais pode então ser entendida como uma adaptação às condições ambientais, principalmente à luz (Enright & Hartshorn 1981). Grupos de espécies definidos com base na sua posição na estrutura vertical da floresta e no grau de tolerância à sombra (Manokaran & Kochummen 1987, Lieberman et al. 1990, Korning & Balslev 1994, Finegan et al. 1999) podem indicar diferentes estratégias de história de vida que apareceriam em resposta a um gradiente de luz dinâmico nos diferentes estratos da floresta. Tais grupos podem diferir entre si de acordo com taxas de crescimento máximo, longevidade, recrutamento e sobrevivência, assim como também na sua arquitetura e capacidade fotossintética (Lang & Knight 1983, Manokaran & Kochummen 1987, Lieberman et al. 1985, 1990, Korning & Balslev 1994, Felfili 1995, Aiba & Kohyama 1996, 1997, Finegan et al. 1999, Thomas & Bazzaz 1999). Essas diferentes estratégias podem refletir diferentes maneiras de utilização da luz e permitir a coexistência de espécies (Aiba & Kohyama 1997).

Estudos de dinâmica populacional de espécies arbóreas tropicais que fornecem dados quantitativos sobre a sobrevivência e o crescimento em relação ao microambiente de luz envolvendo desde plantas jovens até adultas, são escassos (Clark & Clark 1992, Clark 1994). Entretanto, tais resultados são necessários para que se avalie corretamente o paradigma da história de vida de espécies arbóreas tropicais (Clark & Clark 1992).

Variações intra e interespecíficas nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento são fatores importantes que influenciam a estrutura e composição de florestas tropicais. Embora alguns estudos sobre a dinâmica de comunidades arbóreas não mostrem uma relação clara de dependência entre tamanho e taxas de mortalidade (Swaine et al. 1987, Gentry & Terborgh 1990, Lieberman et al. 1990, Carey et al. 1994, Clark 1994),

outros estudos relatam diferenças significativas entre grupos de espécies pertencentes a diferentes estratos da floresta. De maneira geral, há uma diminuição nas taxas de mortalidade com o aumento da altura máxima, principalmente para espécies de dossel e emergentes (Lang & Knight 1983, Manokaran & Kochummen 1987, Korning & Balslev 1994, Condit et al. 1995). Este padrão pode estar relacionado a diferenças em longevidade e no grau de tolerância à sombra entre esses grupos (Lang & Knight 1983, Manokaran & Kochummen 1987, Thomas 1996a).

O padrão de crescimento de espécies arbóreas tropicais pode ser altamente variável, tanto entre espécies como entre diferentes classes de tamanho da mesma espécie (Lang & Knight 1983). Diferenças intraespecíficas no padrão de crescimento são esperadas devido a mudanças na alocação de recursos para as funções reprodutivas e vegetativas (arquitetura da copa e do tronco, raízes) que ocorrem durante o desenvolvimento de uma árvore. Grande variabilidade interespecífica no crescimento, por sua vez, pode estar relacionada à altura máxima atingida pelos indivíduos adultos, devido a diferenças em longevidade e na tolerância à sombra. Espécies de dossel e emergentes apresentariam um maior investimento em crescimento (principalmente em altura) antes de atingir a maturidade (Thomas 1996b), e demandariam mais luz para conseguir elevar a copa até o dossel, em comparação com espécies que ocorrem nos estratos inferiores da floresta. Variáveis estimadas individualmente, como o grau de iluminação da copa e a forma da copa, têm sido associadas positivamente ao crescimento em diâmetro e altura de espécies de dossel e emergentes em alguns trabalhos mais recentes (Clark & Clark 1992, Finegan et al. 1999, Webb 1999). Alguns estudos mostram que espécies de sub-bosque e de sub-dossel possuem taxas de crescimento baixas, enquanto espécies de dossel e emergentes dominam os grupos de espécies de crescimento rápido (Lang & Knight 1983, Manokaran e Kochummen 1987, Lieberman et al. 1990, Korning e Balslev 1994, Thomas 1996a, Finegan et al. 1999), embora este último grupo também possa apresentar uma diversidade de estratégias, desde espécies com crescimento lento, até espécies com taxas de crescimento muito variáveis (Lieberman et al. 1990, Finegan et al. 1999).

Taxas de crescimento altas e de mortalidade baixas com o aumento da altura máxima atingida por uma espécie arbórea representariam um balanço determinado pela disponibilidade de luz e, conseqüentemente, pelo grau de tolerância à sombra. Esperam-se

taxas de crescimento maiores para as espécies de maior altura máxima e de vida longa, como consequência do aumento da iluminação interceptada pela copa, que estaria mais exposta à luz nos estratos mais altos da floresta, e uma diminuição na probabilidade de morte, ao evitar a competição por luz nos estratos inferiores e, consequentemente, a morte por supressão e mesmo por danos físicos.

Neste trabalho, examinou-se a hipótese de que diferenças em atributos da dinâmica populacional (crescimento, mortalidade e recrutamento) e no grau de tolerância à sombra ocorreriam entre espécies com diferentes alturas máximas, mediadas pelo gradiente de luz dinâmico nos diferentes estratos da floresta. Para testar essa hipótese, foi estimada e comparada a dinâmica populacional de quatro espécies arbóreas em relação à sua posição na estrutura vertical da floresta (altura máxima) e às necessidades de luz para regeneração com sucesso. As espécies estudadas incluíram uma espécie de sub-dossel (*Garcinia gardneriana*, Clusiaceae), duas espécies de dossel (*Chrysophyllum flexuosum*, Sapotaceae, e *Swartzia simplex* var. *grandiflora*, Fabaceae), e uma espécie emergente (*Sloanea guianensis*, Elaeocarpaceae). Dados sobre crescimento, mortalidade e recrutamento em um período de 1-2 anos foram coletados em áreas de parcelas permanentes localizadas ao longo das margens de um rio de encosta, em um trecho de Floresta Pluvial Tropical Atlântica no SE do Brasil.

Métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado em uma área de Floresta Pluvial Tropical Atlântica localizada no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, litoral norte de São Paulo (44°48'W, 23°22'S; 100 m altitude). Uma descrição mais detalhada da área de estudo e detalhes adicionais sobre a estrutura e composição florística podem ser encontrados na Introdução geral e em Sanchez (1994) e Sanchez et al. (1999).

Espécies estudadas

Para este estudo, foram selecionadas quatro espécies arbóreas entre as mais comuns > 6 cm dap amostradas por Sanchez (1994) na área de estudo. As espécies escolhidas são aparentemente tolerantes à sombra (não-pioneiras, *sensu* Swaine & Whitmore 1988), mas diferem em relação à posição alcançada pela copa de indivíduos adultos na estratificação vertical da floresta. *Garcinia gardneriana* (Planch. & Triana) D. Zappi (Clusiaceae) é uma espécie arbórea característica do sub-dossel da Floresta Atlântica em Picinguaba, ocorrendo na planície litorânea e por toda a encosta (100-1000 m de altitude) (Sanchez 1998). *Chrysophyllum flexuosum* Mart. (Sapotaceae) alcança o dossel da floresta (> 20 m de altura) e ocupa a quarta posição entre as espécies de maior IVI, no início da encosta (100 m) (Sanchez 1994), ocorrendo também até os 600 m de altitude na Floresta Atlântica em Picinguaba (Sanchez 1998). Assim como *Chrysophyllum flexuosum*, a outra espécie de dossel, *Swartzia simplex* var. *grandiflora* (Raddi) Cowan. (Fabaceae), está entre as 10 espécies de maior valor de importância no início da encosta (100 m) (Sanchez 1994), ocorrendo da planície litorânea até os 300 m de altitude (Sanchez 1998). Na Floresta Atlântica em Picinguaba, *Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth. (Elaeocarpaceae) ocorre desde a planície litorânea até os 600 m de altitude (Sanchez 1998), mas é no início da encosta (100 m de altitude) que alcança a primeira posição entre as espécies de maior IVI, principalmente pela sua elevada dominância relativa (Sanchez 1994). As maiores árvores (> 20 m de altura e > 60 cm de diâmetro) freqüentemente tornam-se emergentes e ocasionalmente podem desenvolver raízes tabulares. Daqui em diante, as quatro espécies

serão referidas somente através do nome genérico.

Coleta de dados

Para a realização deste estudo, foram demarcadas parcelas permanentes de 10 x 10 m localizadas em três áreas ao longo do Rio da Fazenda: área I (3.900 m²), área II (6.200 m²) e área III (600 m²), totalizando 10.700 m² (1,07 ha). O primeiro censo das parcelas foi realizado durante o período de julho a novembro de 1996. Todas as árvores das quatro espécies, com diâmetro à altura do peito (dap) $\geq$ 1 cm, foram marcadas com placas de alumínio ou de plástico numeradas, e tiveram seu diâmetro e altura medidos. As placas foram sempre fixadas a cerca de 30 cm acima do ponto de medição (dap). Indivíduos entre 1-5 cm de dap tiveram seu diâmetro diretamente medido com paquímetro (precisão 0,1 cm), enquanto que indivíduos $>$ 5 cm tiveram o seu perímetro do tronco a 1,30 m medido com fita métrica. Tais valores foram posteriormente convertidos para diâmetro (precisão de 0,2 cm). Para árvores que apresentaram dois ou mais caules, as medidas de perímetro foram feitas separadamente. O diâmetro (D) foi então calculado a partir da área basal total (ABT) dos caules através da fórmula: $D = \sqrt{ABT/2\pi}$ (Martins 1991). Árvores com raízes tabulares e troncos irregulares foram medidas contornando-se a fita métrica no tronco a 1,30 m de altura. A altura total de cada árvore foi medida com clinômetro (precisão de 0,50 m e 1,00 m para árvores $>$ 4-10 m e $>$ 10 m de altura, respectivamente), exceto para árvores $<$ 4 m de altura, que foram medidas diretamente com uma régua de madeira de 2 m de comprimento (precisão de 0,01 m para árvores $<$ 2 m de altura, e de 0,10 m para árvores 2-4 m de altura). Para avaliar a dinâmica de cada espécie em todas as classes de tamanho e de condições de microambiente, todas as plantas $<$ 1 cm de dap e $\geq$ 50 cm de altura também foram incluídas na amostragem durante o ano de 1997 (junho-agosto). Para cada indivíduo $<$ 1 cm de dap, foi medido o diâmetro ao nível do solo (das) com um paquímetro (precisão 0,01 cm), e a altura total com o auxílio de uma régua (precisão de 0,01 m). Um segundo censo das parcelas foi realizado em junho de 1998, onde se registrou o número de sobreviventes e de ingressantes, e foram coletados os mesmos dados de tamanho para todas as espécies.

Dinâmica

As taxas anuais de crescimento em altura e diâmetro, recrutamento e mortalidade das quatro espécies foram estimadas a partir de censos realizados em 1996 e 1998 para indivíduos $\geq 1-10$ e ≥ 10 cm dap, e em 1997 e 1998 para indivíduos < 1 cm de dap e ≥ 50 cm de altura. As taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento foram aqui apresentadas em relação a classes de tamanho (no caso, dap) porque atributos da dinâmica podem variar de acordo com o tamanho em populações de espécies arbóreas (Clark & Clark 1992).

As taxas anuais de crescimento em diâmetro e altura de cada indivíduo foram obtidas através do cálculo da diferença entre o valor medido no primeiro e no segundo censo, dividido pelo período de tempo levado para medir novamente o indivíduo (em anos). Para indivíduos $\geq 1-5$ cm e > 5 cm dap, taxas anuais de crescimento em diâmetro entre -0,04 e 0,04 cm.ano⁻¹, e entre -0,09 e 0,09 cm.ano⁻¹ foram considerados como zero (não houve crescimento), respectivamente. Incrementos em altura entre -0,04 e 0,04 m.ano⁻¹, -0,24 e 0,24 m.ano⁻¹, e -0,49 e 0,49 m.ano⁻¹, para indivíduos $> 2-4$ m, $> 4-10$, e > 10 m de altura, respectivamente, também foram considerados como zero. Esses valores foram estimados tomando-se como base a precisão nas medidas de diâmetro e altura dos indivíduos registradas no campo. Alguns indivíduos pequenos com pouco mais de 2 cm dap apareceram pela primeira vez na amostragem de 1997, mas foram excluídos das estimativas da dinâmica por não serem considerados ingressantes, e sim indivíduos que não foram marcados na primeira amostragem (1996).

A taxa anual de mortalidade (m) para cada espécie, em cada uma das três classes de tamanho, foi calculada através do modelo exponencial de Swaine & Lieberman (1987), modelo este estabelecido como um método padrão para o cálculo da mortalidade:

$$m = 100 (\ln N_0 - \ln N_1) / t \quad (\text{Eq. 1})$$

onde: N_0 = número de indivíduos obtido no primeiro censo, N_1 = número de indivíduos sobreviventes obtido no segundo censo, t = número médio de meses entre o primeiro e o segundo censo/12^a.

^a Como o intervalo de tempo (em meses) entre as medições dos indivíduos variou, calculou-se para cada espécie o número médio de meses levado para medir novamente a população. O valor médio obtido (em meses) foi então dividido por 12 para que as taxas fossem anualizadas.

A taxa anual de recrutamento (i) para cada espécie, nas diferentes classes de tamanho, foi calculada como o ingresso anual de indivíduos através da equação:

$$i = \{ \ln ((N_o + I)/N_o) / t \} * 100 \quad (\text{Eq. 2})$$

onde I = número de ingressantes na classe de tamanho.

Para cada espécie, em cada classe de tamanho, calculou-se também uma medida de mudança na abundância populacional, representada pela taxa de incremento anual (r):

$$r = \ln ((N_1 + I)/N_o) / t \quad (\text{Eq. 3})$$

onde $r = 0$, indica estabilidade populacional; $r > 0$ aumento da população e $r < 0$ declínio populacional.

Microambiente de luz

Em junho de 1997 e junho de 1998, o microambiente de luz de cada indivíduo foi avaliado através de três variáveis específicas locais:

1. *Índice de iluminação da copa*. Representa uma estimativa visual da proporção da copa de uma árvore que recebe luz vinda lateral e/ou verticalmente, variando de 1 (copa totalmente sombreada, nenhuma luz direta) a 5 (copa completamente exposta à luz) (ver Cap.1; Clark & Clark 1987a, b, 1992). 2. *Número de copas acima*. Foi estimado o número de copas de árvores vizinhas cuja projeção vertical cobria 50% ou mais da copa de cada árvore amostrada (Clark & Clark 1987a, b, 1992). 3. *Fase sucessional da floresta*. O dossel imediatamente acima da copa de cada indivíduo foi classificado de acordo com três categorias de estágio sucessional: *clareira* - abertura vertical, onde o dossel é < 5 m de altura (definição de clareira de Brokaw (1982), modificada); *fase de regeneração* - dossel > 5 m de altura, mas menor que a altura média do dossel da floresta (20 m)^a (Whitmore 1978, Clark & Clark 1987b, 1992); *floresta madura* - local onde a altura máxima do dossel está no mesmo nível ou acima do nível médio do dossel da floresta (20 m). Para cada categoria de fase sucessional da floresta foi designado um valor categórico: clareira = 1, regeneração = 2, e madura = 3.

^a a altura média do dossel foi estimada a partir de todas as árvores pertencentes ao dossel (> 15 - 25 m de altura) em 1,07 ha de floresta (L. F. Alves, dados inéditos).

Análise estatística

Como mesmo após a transformação dos dados, as taxas de crescimento não apresentaram distribuição normal e homogeneidade de variâncias, foi empregada a Análise de Variância (ANOVA) não-paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida pelo teste não-paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (Zar 1996), para comparar as taxas de crescimento entre espécies e entre classes de tamanho. Optou-se por excluir árvores que apresentaram taxas de crescimento negativas em diâmetro e altura muito discrepantes (acima dos valores reportados acima) na ANOVA e no teste de comparações múltiplas, pois tais valores podem ser devido a fortes perturbações sofridas pelas árvores, como danos ao caule e/ou perdas significativas de partes da copa, principalmente nas de maior tamanho, ou até mesmo eventuais erros grandes de medida em diâmetro ou altura. Como uma proporção significativa da população de *Chrysophyllum flexuosum* – cerca de 15% - apresentou caules múltiplos (ver Cap. 1), foram comparadas as taxas de crescimento em diâmetro e altura entre indivíduos ≥ 1 cm dap com caules múltiplos e com um único caule através do teste bi-caudal de Mann-Whitney (Zar 1996).

O índice de iluminação da copa e o número estimado de copas acima foram correlacionados com as taxas de crescimento (altura e diâmetro) em cada classe de tamanho através do coeficiente de correlação de Spearman (Zar 1996). Como poucos indivíduos encontram-se distribuídos em áreas de clareiras (ver Cap. 1), foram agrupados em uma única categoria os indivíduos encontrados em locais de clareira e regeneração. Dessa forma, diferenças intraespecíficas entre as taxas de crescimento em relação à fase sucessional da floresta ocupada por cada indivíduo - clareira/regeneração vs. madura - foram testadas através do teste bi-caudal de Mann-Whitney (Zar 1996). Nas correlações entre microambiente de luz e taxa de crescimento, foram utilizadas as medidas de microambiente de 1998 (e não as de 1997) porque não houve diferença significativa na distribuição dessas variáveis entre os anos (Teste de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$). Sendo assim, admitiu-se que o microambiente para um indivíduo ≥ 1 cm dap encontrado nesse período era o mesmo de 1996, quando o primeiro censo foi realizado.

Para avaliar a significância estatística das diferenças entre as taxas de mortalidade (m), foram calculados limites de confiança de 95% para a taxa de mortalidade de cada espécie em cada classe de tamanho (ver Condit et al. 1995), através de probabilidades

binomiais (Zar 1996). Os limites de confiança de 95% calculados foram então convertidos para taxas anuais de mortalidade através do modelo exponencial (Eq. 1). O mesmo procedimento foi utilizado para calcular os limites de confiança de 95% para a taxa de recrutamento (i), posteriormente convertida para taxas anuais através da Eq. 2.

Resultados

Crescimento em diâmetro

Houve uma tendência de aumento na frequência de indivíduos que apresentaram taxas de crescimento positivo em diâmetro com o aumento da classe de tamanho para todas as espécies (Figura 1). A maioria dos indivíduos ($> 70\%$) com $dap < 1$ cm das quatro espécies não apresentou acréscimos ou decréscimos na taxa anual de crescimento em diâmetro. Nas demais classes de tamanho, a frequência de indivíduos com taxa de crescimento zero diminuiu visivelmente em *Chrysophyllum* e *Sloanea* ($< 35\%$), enquanto que em *Garcinia* e *Swartzia* manteve-se relativamente alta ($> 40\%$). Embora mudanças no diâmetro das árvores entre medidas sucessivas devessem representar incrementos positivos, taxas de crescimento negativas também foram registradas. Decréscimos nas taxas anuais de crescimento em diâmetro foram observados com maior frequência na classe ≥ 10 cm dap , principalmente em *Chrysophyllum* (Figura 1).

As taxas anuais de crescimento em diâmetro variaram de acordo com a classe de tamanho em cada espécie, e foram relativamente baixas (Figura 2). Todas as espécies apresentaram incrementos maiores em diâmetro com o aumento da classe de tamanho. Diferenças intraespecíficas significativas entre as classes em relação à taxa de crescimento em diâmetro foram obtidas para todas as espécies, com exceção de *Swartzia* (Tabela 1). Não houve diferença significativa na taxa de crescimento em diâmetro entre as espécies em nenhuma das classes de tamanho (ANOVA de Kruskal-Wallis, $H = 0,0165$, $P > 0,05$). Entretanto, as quatro espécies estudadas atingiram seu potencial de crescimento máximo em diferentes classes de tamanho (Tabela 2). O maior incremento máximo em diâmetro ocorreu na maior classe de tamanho para *Garcinia* e *Sloanea*, e na classe $\geq 1-10$ cm para *Chrysophyllum* e *Swartzia* (Tabela 2). As taxas de crescimento máximo em diâmetro de árvores < 1 cm e $\geq 1-10$ cm dap foram semelhantes entre as espécies (ANOVA de Kruskal-Wallis, $H = 5,8076$ e $H = 2,3725$, e $P > 0,05$ para diferenças entre espécies em cada classe). Na maior classe de tamanho (≥ 10 cm), o maior incremento máximo em diâmetro foi obtido para a espécie emergente, *Sloanea*, que foi muito superior ao das demais espécies (ANOVA de Kruskal-Wallis, $H = 12,0878$ e teste de Dunn, $P < 0,05$).

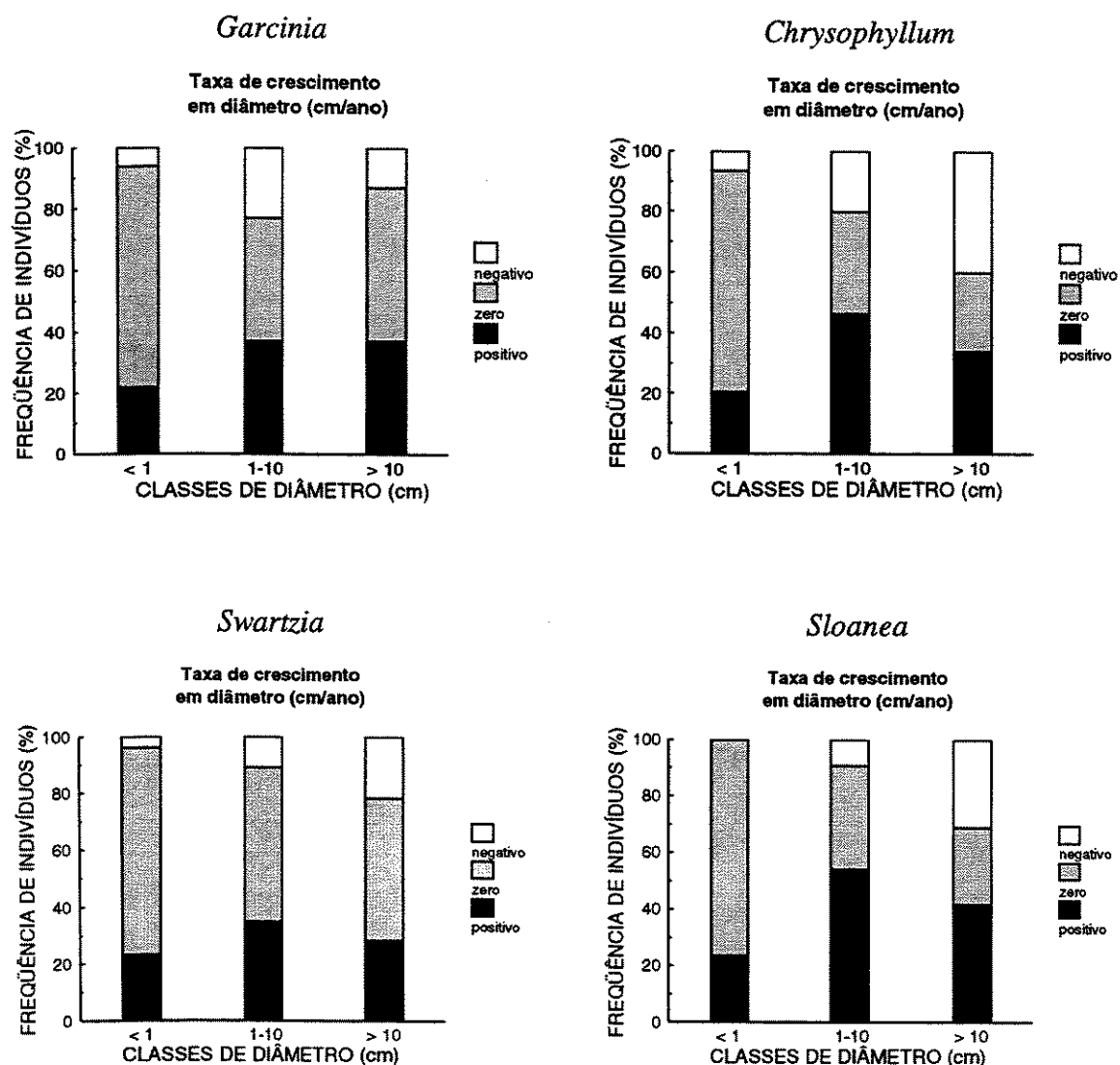
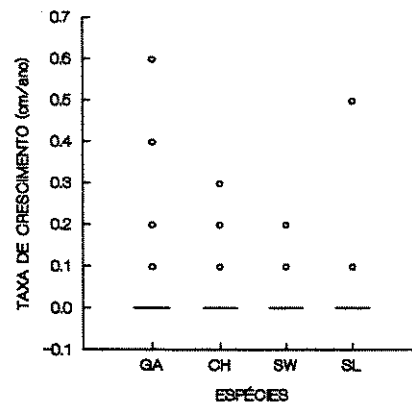


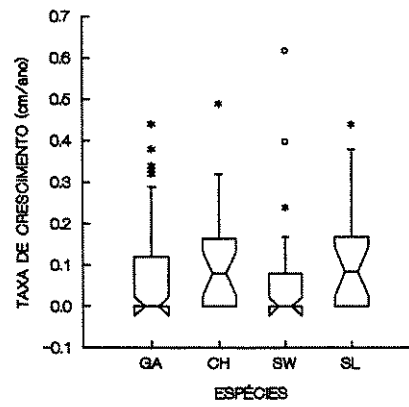
Figura 1. Frequência de indivíduos por classe de tamanho que apresentaram incremento anual em diâmetro ($\text{cm}\cdot\text{ano}^{-1}$) positivo, negativo, e zero, das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil.

Figura 2. Distribuição da variação anual nas taxas de crescimento em diâmetro (cm.ano^{-1}) em diferentes classes de tamanho das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil. Cada caixa ("box") representa 50% das observações, e as barras verticais inferiores e superiores representam a amplitude total da distribuição (25% e 75%), exceto os valores extremos (*) e os muito extremos (°) ("outliers"). A linha horizontal dentro da caixa representa a mediana, e os limites de confiança de 95% são representados pelas linhas indentadas ao redor da mediana.

< 1 cm dap



≥ 1-10 cm dap



≥ 10 cm dap

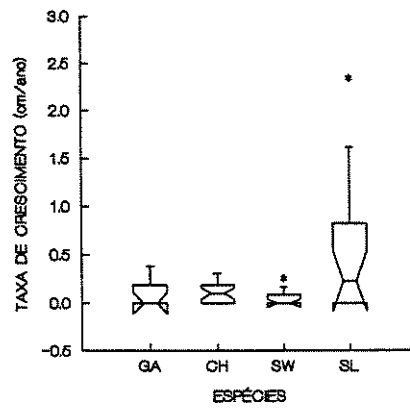


Tabela 1. Análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis e teste não-paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (Zar 1996) das taxas anuais de crescimento em diâmetro (cm.ano^{-1}) em diferentes classes de tamanho (dap, cm). No teste de comparações múltiplas, as classes de tamanho foram arranjadas em ordem decrescente de acordo com o valor da média dos "ranks". Linhas contínuas representam taxas de crescimento iguais entre as classes de tamanho.

Espécie	ANOVA não-paramétrica de Kruskal-Wallis (H); Probabilidade	Teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn
<i>Garcinia</i>	H = 12,98; P = 0,0015	$\geq 1-10$ ≥ 10 < 1
<i>Chrysophyllum</i>	H = 12,12; P = 0,0023	≥ 10 $\geq 1-10$ < 1
<i>Swartzia</i>	H = 3,24; P > 0,05	-
<i>Sloanea</i>	H = 10,99; P = 0,0041	≥ 10 $\geq 1-10$ < 1

Tabela 2. Taxas de crescimento máximo (max)* em diâmetro (cm.ano^{-1}) por classe de tamanho (dap, cm) das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil. N = número de indivíduos.

Espécie	Classes de diâmetro (cm)					
	< 1		$\geq 1-10$		≥ 10	
	max	N	max	N	max	N
<i>Garcinia</i>	0,28	81	0,15	68	0,38	7
<i>Chrysophyllum</i>	0,22	45	0,30	24	0,26	23
<i>Swartzia</i>	0,12	123	0,32	33	0,12	11
<i>Sloanea</i>	0,18	21	0,30	20	1,43	18

* max = média dos cinco maiores incrementos em diâmetro dentro de cada classe (Gourlet-Fleury e Montpied 1995, Clark & Clark 1999).

A taxa de crescimento em diâmetro correlacionou-se positivamente com o índice de iluminação da copa nas maiores classes de tamanho ($\geq 1-10$ e ≥ 10 cm) apenas para a espécie de sub-dossel, *Garcinia* (Tabela 3). Para as duas espécies de dossel, *Chrysophyllum* e *Swartzia*, o crescimento em diâmetro não esteve correlacionado com a quantidade relativa de luz que chega à copa de seus indivíduos em nenhuma fase da ontogenia (Tabela 3). A taxa de crescimento em diâmetro correlacionou-se positivamente com o aumento no índice de iluminação da copa apenas para sub-adultos de *Sloanea* ($\geq 1-10$ cm de dap). O crescimento em diâmetro praticamente não esteve correlacionado com o número de copas acima de cada indivíduo em nenhuma das espécies ou classe de tamanho. Correlações negativas e significativas foram obtidas apenas nas classes $\geq 1-10$ cm dap de *Garcinia*, e < 1 cm dap de *Swartzia* (Tabela 3).

A taxa de crescimento em diâmetro não diferiu significativamente (Teste de Mann-Whitney, $P > 0,05$ em todas as comparações) entre indivíduos que ocupavam locais de floresta madura e indivíduos que ocupavam locais de floresta em fase de clareira/regeneração para nenhuma das espécies em nenhuma classe de tamanho, com exceção de *Swartzia*: a diferença significativa detectada indica que indivíduos $\geq 1-10$ cm dap em locais de floresta em fase de clareira/regeneração apresentam taxas de crescimento em diâmetro maiores do que indivíduos em floresta madura (Teste de Mann-Whitney, $P < 0,05$). Para indivíduos ≥ 10 cm dap de *Garcinia*, a comparação não foi feita devido à pequena amostra ($n < 5$ para a categoria clareira/regeneração). Como indivíduos ≥ 10 cm dap de *Swartzia* só ocorrem na floresta madura e apenas um indivíduo de *Sloanea* desta mesma classe ocorre na fase clareira/regeneração, não foi possível fazer a comparação.

Crescimento em altura

A distribuição das taxas de crescimento em altura mostrou padrões distintos entre as espécies, em diferentes classes de tamanho (Figura 3). A frequência de indivíduos com taxas de crescimento positivo em altura foi praticamente constante entre as diferentes classes de tamanho de *Garcinia* (55-60%). Para *Swartzia* e *Sloanea*, a tendência de aumento na proporção de indivíduos com incrementos anuais positivos em altura com o aumento do tamanho se manteve. Por outro lado, poucos indivíduos $\geq 1-10$ cm de *Chrysophyllum* apresentaram incrementos positivos em altura em relação às outras classes

Tabela 3. Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) entre a taxa de crescimento em diâmetro, o índice de iluminação da copa, e o número de copas acima em cada uma das três classes de tamanho (dap, cm) das quatro espécies estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil. * P: < 0,05; ** P: < 0,01; ns: P > 0,05.

Espécie	No de copas x crescimento em diâmetro	Índice de iluminação x crescimento em diâmetro	N
< 1 cm			
<i>Garcinia</i>	-0,16 ns	0,01 ns	81
<i>Chrysophyllum</i>	0,07 ns	-0,04 ns	45
<i>Swartzia</i>	-0,15 *	0,10 ns	123
<i>Sloanea</i>	-0,12 ns	-0,02 ns	21
≥ 1-10 cm			
<i>Garcinia</i>	-0,23 *	0,22 *	68
<i>Chrysophyllum</i>	-0,15 ns	0,02 ns	24
<i>Swartzia</i>	-0,25 ns	0,28 ns	33
<i>Sloanea</i>	-0,33 ns	0,50 *	20
≥ 10 cm			
<i>Garcinia</i>	-0,69 ns	0,72 *	7
<i>Chrysophyllum</i>	0,25 ns	-0,31 ns	23
<i>Swartzia</i>	-0,22 ns	0,04 ns	11
<i>Sloanea</i>	-0,39 ns	0,34 ns	18

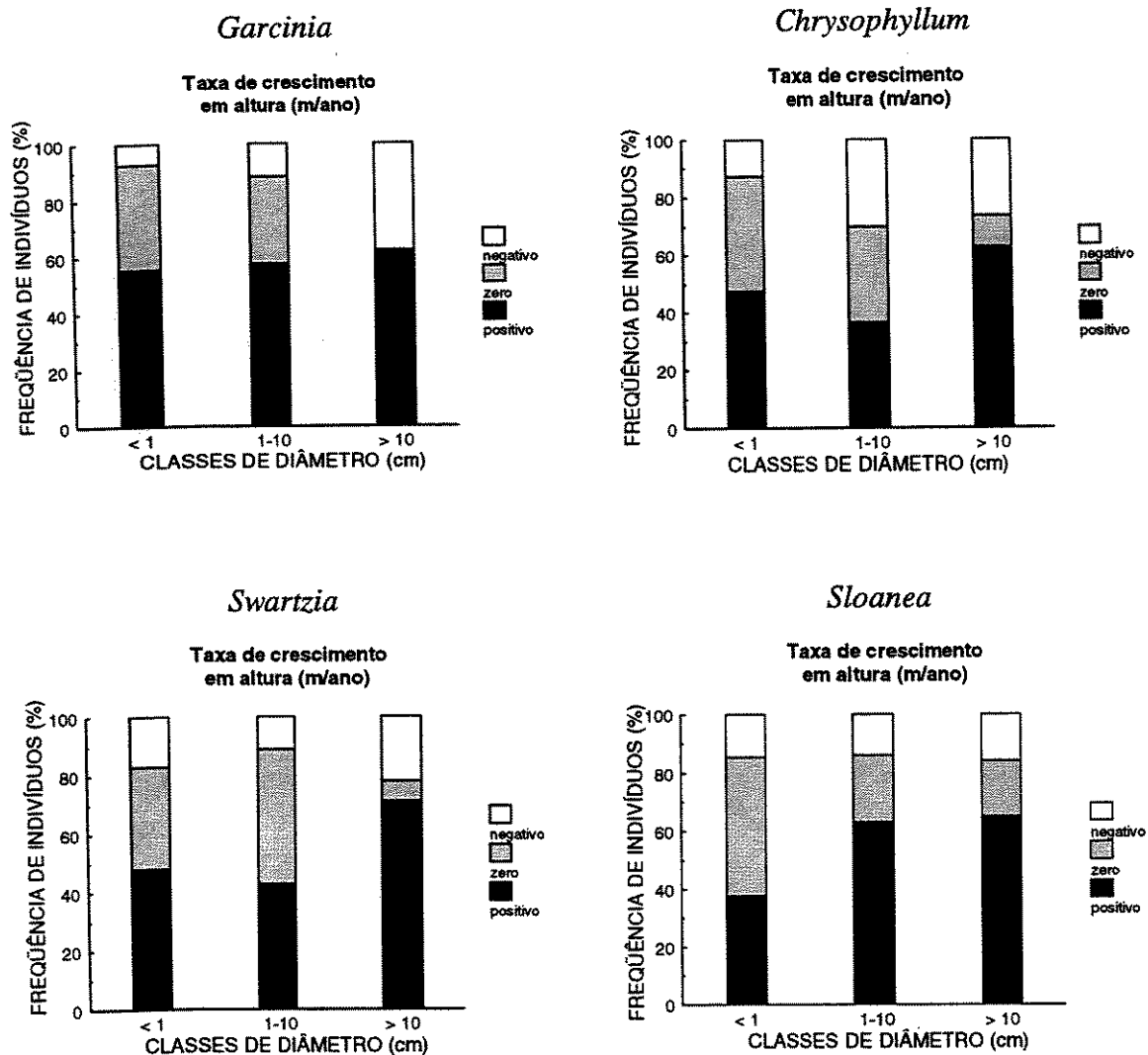


Figura 3. Frequência de indivíduos por classe de tamanho que apresentaram incremento anual em altura ($m \cdot ano^{-1}$) positivo, negativo, e zero, das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil.

Figura 4. Distribuição da variação anual nas taxas de crescimento em altura (m.ano^{-1}) das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil. Cada caixa ("box") representa 50% das observações, e as barras verticais inferiores e superiores representam a amplitude total da distribuição (25% e 75%), exceto os valores extremos (*) e os muito extremos (°) ("outliers"). A linha horizontal dentro da caixa representa a mediana, e os limites de confiança de 95% são representados pelas linhas indentadas ao redor da mediana.

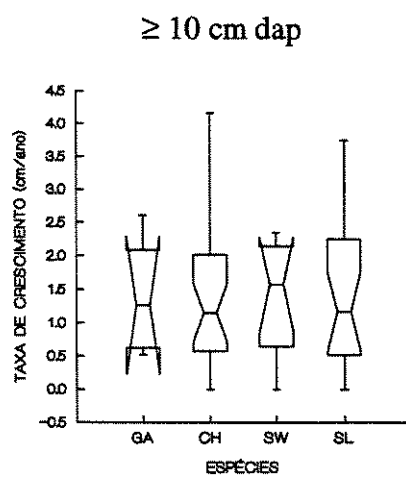
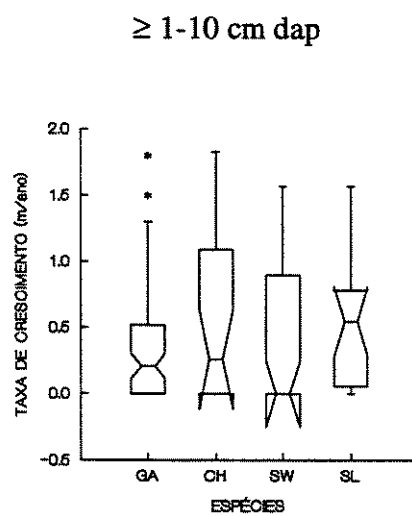
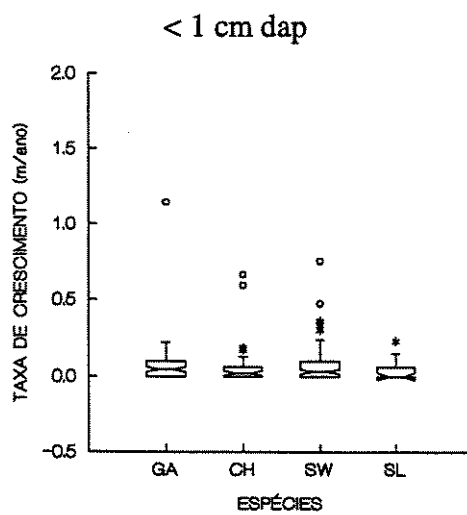


Tabela 4. Análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis e teste não-paramétrico de comparações múltiplas de Dunn (Zar 1996) das taxas anuais de crescimento em altura (m.ano^{-1}) em diferentes classes de tamanho (dap, cm). No teste de comparações múltiplas, as classes de tamanho foram arranjadas em ordem decrescente de acordo com o valor da média dos "ranks". Linhas contínuas representam taxas de crescimento iguais entre as classes de tamanho.

Espécie	ANOVA não-paramétrica de Kruskal-Wallis (H); Probabilidade	Teste não paramétrico de comparações múltiplas de Dunn		
<i>Garcinia</i>	H = 28,53; P = 0,0000	≥ 10	$\geq 1-10$	< 1
<i>Chrysophyllum</i>	H = 29,95; P = 0,0000	≥ 10	$\geq 1-10$	< 1
<i>Swartzia</i>	H = 23,50; P = 0,0000	≥ 10	$\geq 1-10$	< 1
<i>Sloanea</i>	H = 18,44; P = 0,0001	≥ 10	$\geq 1-10$	< 1

Tabela 5. Taxas de crescimento máximo (max)* em altura (m.ano^{-1}) por classe de tamanho (dap, cm) das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil. N = número de indivíduos.

Espécie	Classes de diâmetro (cm)					
	< 1		$\geq 1-10$		≥ 10	
	max	N	max	N	max	N
<i>Garcinia</i>	0,39	80	1,32	78	1,42	5
<i>Chrysophyllum</i>	0,36	42	1,42	21	3,23	28
<i>Swartzia</i>	0,46	107	1,32	33	2,15	11
<i>Sloanea</i>	0,13	18	1,20	19	2,94	22

*max = média dos cinco maiores incrementos em altura dentro de cada classe (Gourlet-Fleury e Montpied 1995, Clark & Clark 1999).

Tabela 6. Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) entre a taxa de crescimento em altura, o índice de iluminação da copa, e o número de copas acima em cada uma das três classes de tamanho (dap, cm) das quatro espécies estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba, SE do Brasil. * P: < 0,05; ** P: < 0,01; ns: P > 0,05.

Espécie	No de copas X crescimento em altura	Índice de iluminação x crescimento em altura	N
< 1 cm			
<i>Garcinia</i>	-0,15 ns	0,31 **	80
<i>Chrysophyllum</i>	0,19 ns	0,43 **	42
<i>Swartzia</i>	-0,01 ns	0,22 *	107
<i>Sloanea</i>	0,09 ns	-0 18 ns	18
≥ 1-10 cm			
<i>Garcinia</i>	-0,21 *	0,33 **	78
<i>Chrysophyllum</i>	-0,37 ns	0,46 *	21
<i>Swartzia</i>	-0,19 ns	0,40 *	33
<i>Sloanea</i>	-0,13 ns	0,33 ns	19
≥ 10 cm			
<i>Garcinia</i>	-0,21 ns	0,33 ns	5
<i>Chrysophyllum</i>	0,11 ns	-0,20 ns	28
<i>Swartzia</i>	-0,01 ns	0,17 ns	11
<i>Sloanea</i>	0,19 ns	-0,01 ns	22

A taxa anual de crescimento em altura não diferiu significativamente (Teste de Mann-Whitney, $P > 0,05$) entre indivíduos que ocupam locais de floresta madura e indivíduos que ocupam locais de floresta em fase de clareira/regeneração para *Garcinia* e *Sloanea* em nenhuma classe de tamanho. Indivíduos $\geq 1-10$ cm dap de *Chrysophyllum* e *Swartzia* apresentaram taxas anuais de crescimento em altura significativamente maiores em locais de floresta em fase de clareira/regeneração do que em locais de floresta madura (Teste de Mann-Whitney, $P < 0,05$). Para indivíduos ≥ 10 cm dap de *Garcinia*, a comparação não foi feita devido à amostra pequena ($n < 5$). Apenas um indivíduo de *Swartzia* ocorre na fase clareira/regeneração, não sendo possível fazer a comparação.

Caules múltiplos e crescimento

As taxas de crescimento em diâmetro e altura não foram significativamente diferentes entre indivíduos ≥ 1 cm dap de *Chrysophyllum* com caules múltiplos e com um único caule (Teste de Mann-Whitney, $P > 0,05$).

Mortalidade e recrutamento

Não houve nenhuma morte ou ingresso de indivíduos ≥ 10 cm dap no período entre os censos. Três das quatro espécies estudadas apresentaram taxas anuais de mortalidade altas ($> 3,5\%.\text{ano}^{-1}$) na menor classe de tamanho (Tabela 7). As maiores taxas de mortalidade ($\cong 4,5\%.\text{ano}^{-1}$) foram registradas para indivíduos jovens < 1 cm dap das duas espécies de dossel, *Swartzia* e *Chrysophyllum*. Nenhum indivíduo jovem < 1 cm dap de *Sloanea*, a espécie emergente, morreu no período entre os censos. A mortalidade concentrou-se na menor classe de tamanho - a maioria dos indivíduos mortos tinha < 1 cm de dap (73% do total) e tinha até 2 m de altura (67%). As mortes ocorreram por causas desconhecidas (desaparecimento), ressecamento e crescimento de lianas, e tombamento (73,3, 13,3 e 13,3% do total de mortos, respectivamente). Para todas as espécies, houve uma tendência de diminuição na taxa de mortalidade da classe < 1 para a classe $\geq 1-10$ cm dap, com exceção de *Sloanea*. Apesar das diferenças entre as espécies, houve sobreposição nos limites de confiança de 95% calculados para as taxas de mortalidade, e as mesmas não podem ser consideradas significativamente diferentes (Tabela 7). As taxas de recrutamento de jovens < 1 cm dap também foram altas ($> 10\%.\text{ano}^{-1}$) para as duas espécies que

apresentaram as taxas anuais de mortalidade mais altas (Tabela 7), mas não excederam a taxa de recrutamento da espécie emergente, *Sloanea* ($> 25\%.\text{ano}^{-1}$). *Swartzia* e *Sloanea* também apresentaram taxas de recrutamento relativamente altas ($> 7\%.\text{ano}^{-1}$) na classe ≥ 1 -10 cm dap. Entretanto, as diferenças intra- e interespecíficas observadas não podem ser consideradas estatisticamente significativas, devido à sobreposição dos intervalos de confiança (ver Tabela 7). O recrutamento, assim como a mortalidade, também foi maior na menor classe de tamanho ($> 75\%$ do total de ingressantes) (Tabela 7).

Não foi possível testar as diferenças nas taxas de mortalidade e recrutamento de acordo com o microambiente nas diferentes classes de tamanho e entre as espécies, devido ao pequeno número mortos e ingressantes (ver Tabela 7).

Incremento populacional - mudanças na abundância

Árvores jovens < 1 cm dap foram mais dinâmicas em relação a mudanças na abundância; as duas espécies de dossel e a espécie emergente apresentaram taxas anuais de incremento populacional altas (9 - $27\%.\text{ano}^{-1}$) (Tabela 7). A única exceção foi *Garcinia*, a espécie de sub-dossel, com decréscimo de 1% na abundância de indivíduos nesta classe (Tabela 7). Na classe de tamanho ≥ 1 -10 cm dap, o recrutamento superou a mortalidade em três das quatro espécies arbóreas estudadas; apenas *Chrysophyllum* mostrou decréscimo na abundância (Tabela 7). Para as quatro espécies, a taxa de incremento populacional de árvores ≥ 10 cm dap não apresentou mudança, pois não houve morte ou ingresso de indivíduos nesta classe (Tabela 7).

Tabela 7. Taxas de mortalidade (*m*), recrutamento (*i*) e incremento populacional (*r*) das quatro espécies arbóreas estudadas na Floresta Pluvial Tropical Atlântica em Picinguaba (SE do Brasil). N₀ = número inicial de indivíduos, M = número de mortos, I = número de ingressantes. As taxas de mortalidade e recrutamento são apresentadas como porcentagens anualizadas juntamente com seus limites de confiança (95%) inferiores e superiores.

Espécie	Classes de diâmetro (cm)	N ₀	M	I	m (%)	Limites de confiança de m (%)	i (%)	Limites de confiança de i (%)	r
<i>Garcinia</i>	< 1	89	3	2	3,81	0,78 11,15	2,47	0,003 8,29	-0,01
	≥ 1-10	59	1	4	0,95	0,02 6,89	3,64	0,03 8,05	0,03
	≥ 10	7	0	0	0,00	0,00 31,02	0,00	0,00 20,20	0,00
<i>Chrysophyllum</i>	< 1	50	2	7	4,54	0,54 16,43	14,56	0,09 23,62	0,11
	≥ 1-10	19	1	0	3,00	0,07 16,81	0,00	0,00 9,09	-0,03
	≥ 10	37	0	0	0,00	0,00 5,55	0,00	0,00 5,55	0,00
<i>Swartzia</i>	< 1	135	6	19	4,55	1,68 9,96	13,17	0,05 17,20	0,09
	≥ 1-10	21	1	3	2,71	0,07 15,13	7,42	0,11 15,64	0,05
	≥ 10	14	0	0	0,00	0,00 14,64	0,00	0,00 11,57	0,00
<i>Sloanea</i>	< 1	22	0	0	0,00	0,00 18,60	26,80	0,29 38,40	0,27
	≥ 1-10	14	1	6	4,36	0,11 24,33	11,42	0,22 21,23	0,07
	≥ 10	24	0	3	0,00	0,00 8,58	0,00	0,00 7,43	0,00

Discussão

Distribuição das taxas de crescimento

A distribuição das taxas de crescimento em altura e diâmetro foi variável entre indivíduos de uma mesma espécie, sugerindo a existência de diferenças na alocação de recursos para o crescimento em diâmetro e altura durante a ontogenia. Essas diferenças podem ser devidas à variação na disponibilidade de luz com o tamanho, ou mesmo uma resposta a injúrias mecânicas, o que seria uma estratégia para evitar a mortalidade. De maneira geral, para todas as espécies estudadas houve um aumento na frequência de indivíduos que apresentaram variação anual positiva no crescimento com o tamanho, sendo o incremento positivo em altura sempre maior que em diâmetro em quase todas as classes de tamanho. Isso pode indicar um maior potencial de crescimento em altura que em diâmetro, ou uma maior supressão no crescimento em diâmetro, principalmente para árvores jovens. Os resultados mostram que a maioria das árvores jovens < 1 cm dap das quatro espécies foram capazes de sobreviver no mínimo um ano, sob condições de baixa luminosidade (ver Cap. 1), sem apresentar incrementos significativos em diâmetro. Uma alta proporção de indivíduos com crescimento zero é característica de espécies de crescimento lento, tolerantes à sombra (Lieberman e Lieberman 1987, Lieberman et al. 1990). Como plântulas e jovens de muitas espécies arbóreas em uma floresta tropical encontram-se sob condições de baixa luminosidade, muitas espécies, não só as tolerantes à sombra, provavelmente possuem uma grande habilidade em sobreviver nesses ambientes, apresentando taxas de crescimento baixas (Amo-Rodríguez e Pascual 1981, Uhl et al. 1988). Essa fase de supressão no crescimento tem sido observada principalmente nos estádios mais jovens de espécies arbóreas (Amo-Rodríguez e Pascual 1981, Clark & Clark 1992).

Para *Garcinia*, *Swartzia* e *Sloanea*, a maior proporção de indivíduos crescendo em altura que em diâmetro nas duas maiores classes de tamanho ($\geq 1-10$ e ≥ 10 cm dap) parece ocorrer devido a uma redução na supressão do crescimento em altura e à menor incidência de incrementos negativos em altura em relação ao diâmetro (Figuras 1 e 3). A única diferença detectada nessa tendência ocorreu para *Chrysophyllum*, que apresentou uma maior proporção de indivíduos $\geq 1-10$ cm dap crescendo em diâmetro que em altura. Essa diferença deve-se principalmente a uma maior frequência de incrementos negativos em

altura nesta classe, o que poderia estar levando a alterações nas relações alométricas entre diâmetro e altura nesta espécie (ver Cap. 3). A alta frequência de danos à copa e ao caule, ou mesmo tombamentos, podem afetar o crescimento em altura de árvores tropicais (Clark 1994) e resultar em reduções de mais de $1,0 \text{ m.ano}^{-1}$ na altura total de árvores $> 5 \text{ cm dap}$ (Clark & Clark 1992, Martini 1996, Araújo 1998). Mesmo sob as condições climáticas relativamente uniformes encontradas nos trópicos úmidos, decréscimos nas taxas anuais de crescimento em diâmetro, como observado neste estudo, são comuns, devido à variação inter-individual em curto prazo do conteúdo de água no tronco (Ashton 1981, Whitmore 1989, Worbes 1999) e a outros fatores, como danos ocorridos anteriormente à copa e/ou tronco devido a perturbações locais (Hubbell e Foster 1990). Pequenos erros de medida também devem ser levados em conta.

Caules múltiplos e crescimento

Os danos frequentes à copa (quebra de ramos e perda de parte da copa) e mesmo ao caule de *Chrysophyllum* podem estar quebrando a dormência e estimulando a atividade de gemas vegetativas no caule, formando caules múltiplos ou rebrotas, o que poderia ser uma estratégia para manter a sobrevivência, mesmo após danos (ver Cap. 1). A contribuição relativa da rebrota para a regeneração de uma espécie depende da frequência de indivíduos capazes de produzir rebrotas, do número de rebrotas produzidas, sua sobrevivência e taxa de crescimento em relação às árvores vizinhas (Rijks et al. 1998). Caules com rebrotas podem apresentar taxas de crescimento em altura e diâmetro significativamente maiores do que indivíduos com um único caule (Tardif & Bergeron 1999). Martini (1996) observou que os indivíduos $> 5 \text{ cm dap}$ de *Piptadenia* que apresentaram as maiores taxas de crescimento em diâmetro ($4,3$ e $9,1 \text{ cm.ano}^{-1}$) possuíam de 6 a 8 caules e que essas altas taxas podem estar relacionadas ao número de ramificações. Entretanto, em *Chrysophyllum* as taxas de crescimento em diâmetro e altura de árvores com dois ou mais caules não foram significativamente diferentes das de árvores que apresentavam um único caule. Embora taxas de crescimento altas em árvores com rebrotas possam representar uma vantagem sobre árvores sem rebrota, o aumento no número de rebrotas/árvores com o aumento do tamanho poderia levar à competição entre as rebrotas e a decréscimo nas taxas de crescimento, restringindo a vantagem inicialmente conseguida (Cao & Peters 1998).

Crescimento

A avaliação baseada nas taxas de crescimento anuais em diâmetro e altura indicou que as quatro espécies têm basicamente o mesmo padrão de crescimento, ou seja, todas mostram uma variação positiva no crescimento durante a ontogenia. O aumento na taxa de crescimento com o tamanho suporta a hipótese de que árvores maiores crescem mais rapidamente, dentro de uma mesma espécie. Esta variação intraespecífica nas taxas de crescimento pode indicar o potencial de uma espécie para reagir a mudanças nas condições ambientais, principalmente em relação à disponibilidade de luz (Korning e Balslev 1994).

Por outro lado, a ausência de diferenças interespecíficas sugere que, para as espécies estudadas, a taxa de crescimento não estaria diretamente relacionada à posição na estrutura vertical da floresta e ao grau de tolerância à sombra. De acordo com a hipótese inicialmente formulada, o esperado seria que as taxas de crescimento aumentassem significativamente com a altura máxima, isto é, espécies de dossel e emergentes (menos tolerantes à sombra) apresentariam taxas de crescimento maiores que as espécies de sub-dossel e sub-bosque (mais tolerantes à sombra), devido a diferentes demandas de luz nestes grupos.

Diferenças entre as espécies ficaram evidentes somente ao analisar o potencial máximo de crescimento. A espécie emergente, *Sloanea*, não cresceu mais rapidamente que as espécies de dossel e de sub-dossel, mas na maior classe de tamanho (≥ 10 cm dap) apresentou o maior potencial de crescimento máximo em diâmetro e altura em relação às demais (Tabelas 1 e 4). Essa diferença provavelmente reflete diferentes demandas de crescimento estabelecidas pela altura máxima alcançada por espécies emergentes, que experimentam uma grande amplitude de condições ambientais durante sua ontogenia (Bazzaz 1984), principalmente variações amplas de luz e umidade.

Se todas as espécies crescem mais rapidamente (Tabelas 2 e 5) e suas copas recebem mais luz e estão menos sombreadas por copas de árvores vizinhas durante a ontogenia (ver Cap. 1), esperava-se que a correlação entre o crescimento e as variáveis de microambiente (índice de iluminação da copa e número de copas) fosse cada vez mais forte com o aumento da classe de tamanho. Entretanto, nem todas as espécies apresentaram taxas de crescimento fortemente correlacionadas com o índice de iluminação da copa, ou com o número de copas em classes de tamanho maiores. Esse resultado pode ter sido causado, em

parte, pela heterogeneidade incluída na estimativa do ambiente de luz utilizada, ou por restrições fisiológicas inerentes às espécies em aumentar suas taxas de crescimento em resposta a mudanças na disponibilidade de luz. As aberturas de dossel registradas (consideradas como clareiras) e os índices de iluminação estimados podem estar abaixo do ponto de resposta das plantas em relação ao ganho de carbono total. A pequena resposta das espécies em termos de taxas de crescimento em diâmetro e altura à variação no grau de perturbação do dossel pode estar relacionada à distribuição das espécies predominantemente em locais de floresta madura (ver Cap. 1). Além do mais, o número de copas parece funcionar como um índice de competição em relação às árvores vizinhas, mas não representaria o microambiente de luz com precisão (Clark & Clark 1992), pois tanto o crescimento em diâmetro como em altura praticamente não estiveram correlacionados com o número de copas vizinhas acima de cada indivíduo. Apenas as classes $\geq 1-10$ cm de *Garcinia* e < 1 cm dap de *Sloanea* apresentaram correlação negativa e significativa entre o crescimento em altura e diâmetro e o número de copas acima, mas a correlação foi muito fraca (r_s aproximadamente 0,20).

Diferentemente dos resultados obtidos por Clark & Clark (1992) com espécies arbóreas de dossel e emergentes, o crescimento em altura esteve mais fortemente correlacionado com o nível de iluminação da copa que o crescimento em diâmetro (maior número de correlações significativas e valores de r_s maiores), sugerindo uma resposta mais rápida do incremento em altura com o aumento da intensidade luminosa. Uma outra possibilidade sobre as fracas correlações obtidas seria a curta escala de tempo utilizada (1-2 anos), pois mesmo os padrões de incremento em diâmetro em relação às características do microambiente de luz podem variar muito, dependendo do ano de estudo (Clark & Clark 1994, Clark et al. 1993). Alternativamente, mudanças causadas em resposta a um aumento da disponibilidade de luz podem ocorrer não apenas no crescimento em altura e diâmetro, mas também nas dimensões da copa de uma árvore (Canham 1988, ver Cap. 3).

Mortalidade, recrutamento e mudanças na abundância

As taxas de mortalidade não diferiram entre espécies pertencentes a diferentes estratos da floresta, com a mortalidade diminuindo em direção ao dossel e estrato emergente da floresta, como o esperado. Apesar das maiores taxas de mortalidade concentrarem-se na

menor classe de tamanho (< 1 cm dap), as taxas de sobrevivência superiores a 90%. ano⁻¹ são relativamente altas, sugerindo o status de espécies não-pioneiras, ou tolerantes à sombra (Turner 1990, Welden et al. 1991, Alvarez-Buylla e Martínez-Ramos 1992, De Steven 1994, Condit et al. 1995, Resende et al. 1997). O recrutamento, assim como a mortalidade, também não foi diferente entre as espécies, mas superou a mortalidade na menor classe de tamanho (< 1 cm dap) das espécies de dossel e emergente, e na classe de tamanho intermediária de todas as espécies, com exceção de *Chrysophyllum*. Dessa forma, a manutenção da estabilidade populacional para essas espécies parece ocorrer através de uma maior sobrevivência e recrutamento durante a ontogenia.

A variação observada na estrutura de tamanho e no padrão de ocupação de microambientes de luz entre as espécies (ver Cap. 1) parece não estar diretamente relacionada à sua dinâmica populacional. Diferentemente do esperado de suas estruturas de tamanho (espécies com algum grau de intolerância à sombra), *Sloanea* e *Chrysophyllum* apresentaram as mesmas características demográficas de *Garcinia* e *Swartzia*, consideradas tolerantes à sombra. O padrão de mortalidade e recrutamento de *Sloanea* não está de acordo com as características demográficas esperadas a partir da estrutura de tamanho observada, ou seja, crescimento mais rápido, recrutamento em pulsos, e dependência evidente de clareiras para que estes eventos ocorram (ver Cap. 1). Embora restrições na taxa de recrutamento de *Chrysophyllum* entre as classes de tamanho < 1 e $\geq 1-10$ cm dap possam estar ocorrendo, como sugerido por um decréscimo na abundância populacional na classe $\geq 1-10$ cm dap, essa espécie apresentou uma variação muito pequena no crescimento em relação à luz, o contrário do que seria esperado a partir de sua distribuição populacional em microambientes de luz (ver Cap. 1).

Os resultados contrariam a hipótese inicialmente proposta de um balanço, mediado pelo gradiente vertical de luz, entre altura máxima atingida e atributos demográficos: como um grupo ecológico, as espécies de dossel e emergente teriam taxas de crescimento maiores e menor taxa de mortalidade do que as espécies de sub-dossel e sub-bosque. Dadas as taxas de crescimento, sobrevivência e recrutamento obtidas, todas as espécies, independentemente da altura máxima atingida, podem ser consideradas como não-pioneiras, tolerantes à sombra, pois apresentam sobrevivência alta e relativamente constante

em todas as classes de tamanho e crescimento não fortemente relacionado a aumentos na disponibilidade de luz.

Os resultados apresentados neste estudo sugerem que o padrão de crescimento em diâmetro e altura de espécies arbóreas tropicais nem sempre está diretamente relacionado à disponibilidade de luz, o que não seria suficiente para negar a existência de variações na história de vida de espécies tropicais, que podem diferir em outros atributos, que não os demográficos, em relação ao gradiente vertical de luz, como na alometria da copa (Aiba & Kohyama 1996, Thomas 1996a, Sterck & Bongers 1998), e características ecofisiológicas e reprodutivas (Bazzaz & Pickett 1980, Huston & Smith 1987, Thomas & Bazzaz 1999).

Agradecimentos

A CAPES, pela bolsa de Doutorado, e à FAEP-UNICAMP (Processo No 0377/96) e Academia Brasileira de Ciências (Projeto Integrado de Pesquisa “Estrutura e aspectos da dinâmica de espécies arbóreas da Mata Atlântica”) pelo financiamento à pesquisa. Ao Instituto Florestal de São Paulo pela permissão para desenvolver este trabalho no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, e aos funcionários do Núcleo Picinguaba pelo apoio logístico e facilidades durante o trabalho de campo. Aos inúmeros colegas que auxiliaram na coleta de dados. Aos membros da pré-banca, I. Schiavini, F. R. Martins, F. Scarano e M. Tabarelli, pelas críticas e sugestões muito valiosas.

Referências

- Aiba, S. & Kohyama, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *J. Ecol.* 84: 207-218.
- Aiba, S. & Kohyama, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *J. Ecol.* 85: 611-624.
- Alvarez-Buylla, E. R. & Martínez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *J. Ecol.* 80: 275-290.
- Amo-Rodríguez, S & Pascual, J. N. 1981. Applications of models and mathematical equations to evaluate growth rates and age determination of tropical trees. pp. 128-133. In: Bormann, F. H. & Berlyn, G. (eds), Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Yale University Sch. For. Environ. Stud. Bull. No 94, New Haven.
- Araújo, E. L. 1998. Aspectos da dinâmica populacional de duas espécies em floresta tropical seca (Caatinga), nordeste do Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Ashton, P. S. 1981. The need for information regarding tree age and growth in tropical forests. pp. 3-6. In: Bormann, F. H. & Berlyn, G. (eds), Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Yale University Sch. For. Environ. Stud. Bull. No 94, New Haven.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. Pp. 233-243. In: Medina, E., Mooney, H. A. & Vázquez-Yanes, C. (eds.), Physiological ecology of plants of the wet tropics, Dr. W. Junk Publishers.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160
- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.

- Cao, K. & Peters, R. 1998. Structure and stem growth of multi-stemmed trees of *Fagus engleriana* in China. *Plant Ecology* 139: 211-220.
- Carey, E. V., Brown, S., Gillespie, A. J. R. & Lugo, A. E. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26: 255-265.
- Clark, D. A. 1994. Plant demography. pp. 90-105. In: McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenehede, H. A. & Hartshorn, G. S. (eds), *La Selva - Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clark, D. A. & D. B. Clark. 1987a. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.* 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. *Ecol. Monogr.* 62: 315-344.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *J. Ecol.* 82: 865-872.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecol. Appl.* 9: 981-997.
- 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. B., Clark, D. A. & Rich, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.
- Clark, D. B., Clark, D. A., Rich, P. M., Weiss, S. & Oberbauer, S. F. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.
- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol. Monogr.* 65: 419-439.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *J. Trop. Ecol.* 10: 369-383.

- Enright, N. J. & Hartshorn, G. S. 1981. The demography of tree species in undisturbed tropical rainforest. pp. 107-120. In: Bormann, F. H. & Berlyn, G. (eds), Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Yale University Sch. For. Environ. Stud. Bull. No 94, New Haven.
- Felfili, J. M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in Central Brazil over a six-year period (1985-1991). *J. Trop. Ecol.* 11: 67-83.
- Finegan, B.; Camacho, M. & Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *For. Ecol. Manage.* 121: 159-176.
- Gentry, A. H. & Terborgh, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. pp. 542-564. In: Gentry, A. H. (ed), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New York.
- Gourlet-Fleury, S. & Montpied, P. 1995. Dynamique des peuplements dense forestiers en zone tropicale humide: ébauche d'un modèle d'arbre a Paracou (Guyane Française). *Revue de Écologie (Terre et Vie)* 50:283-302.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. pp. 522-541. In: Gentry, A. H. (ed), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New York.
- Huston, M. & Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* 130: 168-198.
- Korning, J. & Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 10: 151-166.
- Lang, G. E. & Knight, D. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *J. Trop. Ecol.* 3: 347-358.
- Lieberman, D., Hartshorn, G., Lieberman, M. & Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, Costa Rica, 1969-1985. pp. 509-521. In: Gentry, A. H. (ed), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New York.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G. & Peralta, R. 1985. Growth rate and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 1: 97-109.
- 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.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R. & Hartshorn, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 11: 161-178.
- Manokaran, N. & Kochummen, K. M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *J. Trop. Ecol* 3: 315-330.
- Martini, A. M. Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Martins, F. R. 1991. Estrutura de uma floresta mesófila. Editora da Unicamp, Campinas, SP.
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. pp. 73-106. In: Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds), *Forest Canopies*. Academic Press, New York
- Resende, J. C., Schiavini, I. & Klink, C. A. 1997. Ecological aspects of a *Copaifera langsdorffii* population in a gallery forest of Central Brazil. pp. 147-156. In: Imaña-Encinas, J. & Kleinn, C. (ed), *Proceedings of the international symposium on assessment and monitoring of forests in tropical dry regions with special reference to gallery forests*. University of Brasília, DF.
- Richards, P. W. 1983. The three-dimensional structure of tropical rain forest. Pp. 3-10. In: Sutton, S. L., Whitmore, T. C. & Chadwick, A. C. (eds), *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Rijks, M. H., Malta, E. & Zagt, R. J. 1998. Regeneration through sprout formation in *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae) in Guyana. *J. Trop. Ecol.* 14: 463-475.
- Sanchez, M. 1994. Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba - SP). Tese de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Sanchez, M. 1998. Estrutura de uma comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Relatório Técnico. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, RJ.

- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H. F. & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revta. brasil. Bot.* 22: 31-42.
- Sterck, F. J. & Bongers, F. 1998: Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *Am. J. Bot.* 85: 266-272.
- Swaine, M. D. & Lieberman, D. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *J. Trop. Ecol.* 3: ii-iii.
- Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Swaine, M. D., Lieberman, D. & Putz, F. E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forests: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- Tardif, J. & Bergeron, Y. 1999. Population dynamics of *Fraxinus nigra* in response to flood-level variations, in northwestern Quebec. *Ecol. Monog.* 69: 107-125.
- Thomas, S. C. 1996a: Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *Am. J. Bot.* 85: 556-566.
- Thomas, S. C. 1996b. Relative size at onset of maturity in rain forest trees: a comparative analysis of 37 Malaysian species. *Oikos* 76: 145-154.
- Thomas, S.C. & Bazzaz, F. A. 1999. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80: 1607-1622.
- Turner, I. M. 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 469-478.
- Uhl, C., Clark, K. & Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. *Ecology* 69: 751-763.
- Webb, E. L. 1999. Growth ecology of *Carapa nicaraguensis* Aublet. (Meliaceae): implications for natural forest management. *Biotropica* 31: 102-110.
- Welden, C. W.; Hewett, S. W.; Hubbell, S. P. & Foster, R. b. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72: 35-50.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. pp. 639-655. In: Tomlinson, P. B. & Zimmerman, M. H. (eds), *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Whitmore, T. C. 1989. Guidelines to avoid remeasurement problems in permanent sample plots in tropical rain forests. *Biotropica* 21: 282-283.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *J. Ecol.* 87: 391-403.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd edition. Prentice-Hall International, Inc., New Jersey.

CAPÍTULO 3

**Tree allometry and crown shape of four Atlantic rain forest tree species
in SE Brazil.**

Alometria e forma da copa de quatro espécies arbóreas da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil

RESUMO: Diferenças nas relações alométricas entre o diâmetro e altura, e entre a forma da copa e altura foram analisadas para quatro espécies arbóreas em uma área de 1,07 ha de Floresta Pluvial Tropical Atlântica (SE Brasil). As relações alométricas de uma espécie de sub-dossel (*Garcinia gardneriana*) foram comparadas com as de duas espécies de dossel (*Chrysophyllum flexuosum* e *Swartzia simplex* var. *grandiflora*) e uma emergente (*Sloanea guianensis*). Para cada árvore com diâmetro ao nível do peito (dap) ≥ 1 cm, foi registrado o dap e a altura total, e medidas relacionadas à forma da copa (altura da primeira ramificação, área, largura, e profundidade da copa). As regressões entre o diâmetro e a altura foram significativas para todas as espécies. Todas as espécies ajustaram-se ao modelo de similaridade elástica, exceto a espécie emergente, que se ajustou ao modelo de estresse constante. Essas diferenças sugerem um maior incremento em diâmetro com a altura na espécie emergente em relação às demais. As relações entre as variáveis que determinam a forma da copa e a altura não apresentaram diferenças marcantes entre as espécies. Entretanto, ao avaliar essas mesmas relações alométricas entre indivíduos de diferentes tamanhos dentro de cada espécie, diferentes estratégias de alocação de recursos para o diâmetro e a copa, entre as espécies, ficaram evidentes. As relações alométricas indicaram uma variação interespecífica no diâmetro e nas variáveis relacionadas à forma da copa com a altura. Essa variação pode estar relacionada à demografia, altura máxima e/ou diferentes respostas à disponibilidade de luz ao longo do gradiente sub-bosque-dossel.

**Tree allometry and crown shape of four Atlantic rain forest tree species
in SE Brazil***

RUNNING TITLE: *Allometry of rain forest tree species*

KEY WORDS: tree allometry; mechanical stability; tropical tree species; tropical lowland rain forest; Brazil.

LUCIANA FERREIRA ALVES* and FLAVIO ANTONIO MAËS DOS SANTOS†

**Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, C. P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas SP, Brasil*

†Departamento de Botânica, C. P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas SP, Brasil

* Formato e estilo: Journal of Tropical Ecology

ABSTRACT: Allometric differences in crown shape and trunk diameter with tree height were analysed for 4 tree species in an Atlantic rain forest in SE Brazil (44°48'W, 23°22'S). The dimensional relationships of a subcanopy species (*Garcinia gardneriana*) were contrasted with those of two canopy (*Chrysophyllum flexuosum* and *Swartzia simplex*) and one emergent species (*Sloanea guianensis*). For each tree with dbh ≥ 1 cm in a 1.07 ha sample area, we recorded dbh, total height, branching height, crown area, crown width and crown length. Trunk diameter-height regressions were significant for all species. The species conformed to the elastic similarity model, except the emergent one that showed thicker trunks and a scaling exponent conforming to the constant stress model. All measured variables related to crown shape increased significantly with height for all species, but crown shape was not entirely uniform between different sized trees in each species. The allometric relationships for the studied species indicated interespecific variation in trunk diameter and crown shape with height. This variation may be related to demographic features, adult stature and/or different responses to light availability.

INTRODUCTION

The ecological success of trees depends on their ability to capture and utilise light (Horn 1971). Light interception is one of the major factors controlling total carbon assimilation and growth of plants (Hilbert & Messier 1996). In forest trees, light interception is related to crown size and shape, and its position along the canopy. The crown shape and the consequential spatial display of leaves directly affect light capture, water transport, mechanical support, reproduction, wind resistance, and ultimately, the competitive advantage of trees (Givnish 1986, Horn 1971, King 1986, Küppers 1989, Kuuluvainen 1992).

Tropical forests characteristically display strong vertical light gradients (Lieberman *et al.* 1995). Differences in light availability along the canopy may originate several strategies in space occupation and resource allocation to photosynthetic area (crown shape) by trees. Since trees are the dominant component of forest ecosystems, the heterogeneity of tree architectures has obvious links with the amount and geometry of different microhabitats in the canopy layer, and species adapted to them (Kuuluvainen 1992). Thus, differences in patterns of growth and resource allocation to trunks and crowns among species may contribute to species coexistence in the community. Enlightening the existence of patterns of growth and allocation and how these patterns dictate and respond to competition for light are important to understand forest dynamics and competitive interactions (O'Brien *et al.* 1995).

Trees show great variation and flexibility in their shapes. In a forest, crown shape should be much less predictable than in open sites. Tree height, trunk diameter, and crown shape may vary between layers within stands and between forest types (Brunig 1983). The shapes and mechanical properties of trees are influenced by many factors, like competition with neighbouring tree crowns (Holbrook & Putz 1989, Sorrensen-Cothorn *et al.* 1993), shade tolerance/successional status (Horn 1971, King 1996), wood density (Putz *et al.* 1983, Lawton 1984), wind pressures (Lawton 1982), and maximum size attained (adult stature) (Sterck & Bongers 1998, Thomas 1996).

Data on trunk allometry are used to analyse which crown shape (vertical and horizontal dimensions) would minimise the cost of supporting a given crown size (weight,

mass, area) at a given height. Some studies show that the advantage conferred by a given biomechanical adaptation depends on a plant's competitive context, as well as physical constraints (Givnish 1986). Allometric patterns observed in tropical tree species have been related to different light conditions found in the forest, resulting in contrasting growth strategies and allocation patterns to crown and trunk dimensions (Kohyama & Hotta 1990). It has been suggested that within a given stand of natural forest there is a dichotomy between species which invest in height growth to exploit better-lit conditions in the future and those which expand the crown to survive under shaded conditions (Kohyama 1987, Kohyama & Hotta, 1990). However, the variety of growth and allocation strategies found in tropical trees might be an indicative that allometric patterns cannot be explained only by differences in light levels/shade tolerance (Aiba & Kohyama 1997, Kohyama & Hotta 1990). Within- and between-species allometry may vary with demographic traits and shade tolerance levels (Aiba & Kohyama 1996, 1997, Claussen & Maycock 1995, King 1996), as well as allometric variation is likely to exist between groups of species according to its adult stature/canopy position (Sterck & Bongers 1998, Thomas 1996).

In general, the allometry of trunk diameter and height in larger-statured species (canopy and emergent trees) conforms to elastic similarity or constant stress model (King 1990, 1996, Kohyama & Hotta 1990, O'Brien *et al.* 1995, Sterck & Bongers 1998, Thomas 1996). Upper canopy and emergent species are predicted to get higher safety margins and high wood density at larger sizes to support their larger crowns, since stability and survival should not be compromised by rapid height growth (King 1996). Despite some understory species have lower stability factors than those reported for canopy trees (King 1987), some studies found that smaller-statured species support relatively thicker trunks and wider and larger crowns than saplings of larger-statured species, probably to enhance persistence and ultimately survival due to physical damage caused by fallen branches and trees in the lower strata of the forest (King 1990, 1996, Kohyama & Hotta 1990, Thomas 1996).

Tree species variation in shade tolerance levels may be a puzzling factor to discern interspecific variations in tree allometry if one assumes a direct and positive correlation between adult stature/canopy position, mechanical stability and shade intolerance. While some canopy species, ranked as shade-tolerant, perform a parabolic stability safety factor pattern with increasing tree height (Claussen & Maycock 1995, King 1981, 1986), other

canopy species (King 1996, Sterck & Bongers 1998), considered as shade-intolerant, have a different pattern to that observed for shade-intolerant tree species, i.e., a decreasing in the safety factor with size (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992, King 1981, Rich *et al.* 1986, Sposito & Santos unpublished data). Therefore, species at the same canopy position may display different allometric relationships due to variation in rates of mortality, growth, recruitment, and longevity (Aiba & Kohyama 1997, King, 1996), shade tolerance levels through ontogeny (King 1996), wood density and inter-crown competition, or else an interaction of these traits.

In the light of above discussion, the allometries of crown shape and trunk diameter with tree height were analysed for tree species of a tropical rain forest in SE Brazil. In this paper, the dimensional relationship of a subcanopy species was contrasted with those of two canopy and one emergent species. The aim of this study is to show how data on trunk allometry can contribute towards an understanding of the diversity of life history strategies of tropical tree species. The main questions are: 1) Are there differences among and within species in relation to crown shape and trunk allometry? 2) If so, how is the investment in assimilative and support structures? 3) Is there a correlation between allometric traits of crown and trunk diameter and canopy position?

METHODS

Study site

This study was carried out in the State Park of Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, SE Brazil (44°48'W, 23°22'S), which area covers about 47,500 ha of diverse and representative tropical ecosystems, like mangroves, restinga, lowland (coastal plain) and upland (slope) rain forests, and montane forests up to 1200 m a.s.l. (SMA 1998). The predominant vegetation type is dense ombrophilous forest, generally named Atlantic forest (Veloso *et al.* 1991). The climate of the area is classified as Af type of Köppen (1948), i.e., rainy tropical climate with high temperatures and rainfall indexes. Mean annual rainfall is ca. 2600 mm, and monthly average temperature ranges from 17.6° C to 24.7° C (Sanchez 1994). The annual rainfall is mostly concentrated during September-April, with monthly average precipitation > 150 mm. Notwithstanding is not remarkably a typical dry season during the year, the May-August period presents lower temperatures in addition with monthly average precipitation around 100 mm.

In 1996, 107 contiguous 10 x 10 m plots arranged in three blocks were established in a forest tract alongside the Fazenda River for studies of structure and dynamics of four tree species. Most of the forest is old-growth (*sensu* Clark 1996), but there are small areas recently disturbed by illicit palm heart extraction. The plots were located on a gentle ridge with moderate slopes (< 20°) at 100 m above sea level. The physiographic position of the river promotes a quick drainage after heavy rains and no signs of flooding for long periods were observed (Sanchez *et al.* 1999). The floristic composition of the forest has been documented by Sanchez (1994) and Sanchez *et al.* (1999), who observed typical families of the SE Atlantic rain forest, as Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae and Lauraceae. The forest is characterised by emergent trees over 25 m height, below which extends an upper (15-25 m) and lower (10-15 m) discontinuous canopy, and a dense understory (up to 10 m) (Sanchez 1994).

Study species

The four selected tree species are all common, non-pioneer trees (*sensu* Swaine & Whitmore 1988) of old-growth forest, but they differ in their adult stature (Table 1) and

their population distribution in relation to light environment (Cap. 1). The comparison of allometric relationships involved one subcanopy species (*Garcinia gardneriana* (Planch. & Triana) D. Zappi, Clusiaceae), two canopy species (*Chrysophyllum flexuosum* Mart., Sapotaceae and *Swartzia simplex* var. *grandiflora* (Raddi) Cowan, Fabaceae), and one emergent species (*Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth., Elaeocarpaceae) (Table 1). These species are among the 25 most common tree species > 6 cm dbh sampled by Sanchez (1994) on this same study area. *Sloanea guianensis* is among the tallest species found at the study site (Sanchez 1994); adults over 15 m in height commonly become emergent and occasionally develop buttresses. This species is widely distributed along the Atlantic rain forest from sea level to 700 m a. s. l., regardless of soil conditions and topography (Smith Jr. & Smith 1970). *Chrysophyllum flexuosum* is distributed in lowland rain forests along the Brazilian coast and in gallery forests inland in drier areas, from sea level to 750 m a. s. l. (Pennington 1990). Although this species is frequently mentioned as a small understory tree (Mantovani 1993, Pennington 1990), adult trees may reach the canopy layer (15-25 m) at the study site (Sanchez 1994). *Swartzia simplex* var. *grandiflora* is considered a frequent to common component of lowland rain forests from sea level to 250 m altitude in south-east Brazil, mainly in Rio de Janeiro state (Cowan 1967). It is found in ravines, on hillsides, and at the margin of rocky rivers and beaches (Cowan 1967). At the forest alongside the Fazenda River, *Swartzia* is a common species of the canopy layer. The subcanopy species *Garcinia gardneriana* is widely distributed, from north-east to southern Atlantic rain forest (Lorenzi 1992). It is frequently found in shaded sites of lowland and midland rain forests along river margins (Lorenzi 1992). Except for *Garcinia gardneriana*, there are no precise data on wood properties for the study species. The estimated wood density for *Rheedia* (= *Garcinia*) *gardneriana* and *Rheedia* spp is 0.87 g.cm^{-3} (Mainieri & Chimelo 1989, Lorenzi 1992). Data from Mainieri & Chimelo (1989) are also available for *Sloanea* spp (0.88 g.cm^{-3}) and *Chrysophyllum viride* (0.70 g.cm^{-3}). Lorenzi (1992) reported wood density values of 0.70 and 0.88 g.cm^{-3} for *Chrysophyllum gonocarpum* and *Sloanea monosperma*, respectively. Thereafter, species will be referred only by its generic names.

Data collection and statistical analysis

For each tree ≥ 1 cm dbh (diameter at breast height), the following data were recorded in 1.07 ha: dbh, height to the highest expanded leaf (H), branching height (B_h), crown width (C_w) and crown length (C_L). The data were obtained from each plant in June-December/97. Individuals with any evident crown and/or trunk damage or fallen down trunks were discarded from the analysis. Total height and branching height of each tree was calculated from clinometer's measurements made at a known distance from the base of the trunk, except for trees less than 4 m tall, which were measured directly with measuring rods. Crown length (or depth) was defined as the difference between tree height (H) and height of the lowest living branch (for branched trees) or that between tree height and height of the lowest petiole base for non-branched trees. Crown width, and additionally, crown area (C_a), was estimated by measuring the horizontal distance from the trunk to the vertical projection on the edge of the crown in eight compass directions 45° apart. Crown area was calculated from the summed areas of eight triangles formed by the crown projection. Crown width of a tree was estimated by the arithmetic mean of two perpendicular directions of the crown, including the widest projection.

Dimensional relationships for the study species were determined by least square regressions of crown shape (C_a , C_w , C_L and B_h) and dbh against height. Both untransformed and logarithmically ($\log_{10}$) transformed regressions were performed as the latter substantially improved the fit for certain relationships, such as dbh vs. height and crown area vs. height. The method with the highest correlation for the majority of species was reported in the results. For each allometric relationship, significant differences between regression coefficients were tested by ANCOVA method (Huitema 1980, Snedecor & Cochran 1967). To test for any significant differences ($P \leq 0.05$), each slope (b) of log (trunk diameter) vs. log (tree height) regression was then compared with proposed coefficients for elastic similarity ($b = 1.5$, McMahon 1973), geometric similarity ($b = 1.0$, Norberg 1988), and stress similarity ($b = 2.0$, Dean & Long 1986), by a t-test (Zar 1984).

Through the ratio of the actual trunk diameter (dbh) to the minimum trunk diameter (d_{min}) required to prevent buckling, we calculated the stability safety factor (SSF) (King, 1981), which is a measure of the degree of safety against buckling based on trunk dimensions and McMahon's buckling equation, $0.109 h^{3/2}$ (McMahon 1973). This factor is

an approach estimate, since dry density of wood, one of the predictors of stem mechanical properties, is not available for all study species. The SSF for dbh was plotted against height and fitted with regression.

Additionally, we plotted the tree height/trunk diameter ratio (H/D) against tree height for each species. This ratio constitutes a combined measure of the mechanical stability and support capacity of a tree (Brunig 1983). The regression line of H/D over size (trunk diameter or height) is generally curvilinear, the value of the ratio generally decreasing in larger trees (Brunig 1983).

Statistical analyses were carried out on the software package SYSTAT (SYSTAT 1992) and ANCOVA3.2 (F. A. M. Santos, unpublished).

RESULTS

There was a notable contrast in crown shape and dimension among species (Table 1). The species differed in all variables measured (ANOVA, $P < 0.001$ in all comparisons). Among species, the two canopy one, *Swartzia* and *Chrysophyllum*, were similar in all crown traits and size (diameter and height), while the subcanopy species and the emergent one differed in these same characteristics, as predicted by the maximum height attained by each species in this forest.

Observed trunk diameter-height relationships indicated a remarkable shift in the slopes around 6 m height for all species (Figure 1). Similar patterns were found for most of crown shape-tree height relationships (not shown). Thus, for evaluate possible dimensional changes in form through ontogeny, we calculated separate regressions of crown shape and trunk diameter against tree height in two height ranges: < 6 m and > 6 m.

Trunk allometry

All linear regressions were significant for log (trunk diameter) vs. log (tree height) ($P < 0.001$; Table 2). However, trunk diameter variation was better explained by tree height ($r^2 = 0.906$) in *Sloanea* than other species. Upon comparison of these slope regressions, no significant differences (Table 2) were found between the two canopy species, *Chrysophyllum* and *Swartzia*. However, there were significant differences between the two canopy species and the emergent one, *Sloanea*. The slope of the regression was higher for *Sloanea* than for the two canopy species (Table 2). Additionally, fitted log (trunk diameter) vs. log (tree height) regression lines for *Swartzia* and *Chrysophyllum* were lower than the fitted line for *Sloanea* (Figure 2). This indicates thicker trunks with increasing height for the emergent tree species. The comparison of the regression coefficient (b) showed that trunk diameter-height relationships for *Garcinia*, *Chrysophyllum* and *Swartzia* conformed to the expected scaling exponent predicted by the elastic similarity model (t-test, $P > 0.05$). Comparing the 95% confidence intervals for the slope estimates obtained from these regressions, pointed out that, allometric relationships for these three species were close to McMahon's (1973) theoretical elastic similarity model for dicotyledonous trees (Table 2). The slope estimate (and the 95% confidence intervals) from trunk diameter-height

Table 1. The four tree species studied since 1996 in Atlantic rain forest, SE Brazil. P: probability value of ANOVA for mean interspecific differences in crown shape (branching height, crown length, crown width, and crown area) and size (diameter and height). Significant differences among species are indicated by different letters (Tukey Test, $P < 0.05$). N = sample size.

Species	Adult stature	Height (m)	Diameter (cm)	Branching height (m)	Crown length (m)	Crown width (m)	Crown area (m ²)	N
<i>Garcinia gardneriana</i> *	subcanopy	4.8 ^a	3.8 ^a	2.7 ^a	2.2 ^a	2.0 ^a	3.5 ^a	93
<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	canopy	9.5 ^b	11.8 ^b	5.5 ^b	4.1 ^{bc}	3.3 ^b	10.1 ^b	59
<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	canopy	7.8 ^b	7.0 ^{ab}	4.4 ^b	3.4 ^{ab}	2.6 ^{ab}	7.6 ^{ab}	43
<i>Sloanea guianensis</i>	emergent	12.6 ^c	29.7 ^c	7.3 ^c	5.3 ^c	4.6 ^c	25.1 ^c	41
P		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	

* *Garcinia gardneriana* = *Rheedia gardneriana* in Sanchez (1994).

Table 2. Linear regression coefficients and the 95% confidence intervals for slope of log (trunk diameter, cm) vs. log (height, m) for Atlantic rain forest tree species (SE, Brazil). N = sample size, r^2 = coefficient of determination. Values within a column for slope regression not sharing a common letter differ significantly (ANCOVA and Scheffé test, $P < 0.05$). In all equations, r^2 was significantly different from zero ($P < 0.001$).

Species	Intercept	Slope	95% confidence intervals for slope		r^2	N
			Lower	Upper		
<i>Garcinia</i>	-0.584	1.569 ^{a,b}	1.430	1.708	0.845	93
<i>Chrysophyllum</i>	-0.211	1.259 ^a	1.001	1.517	0.625	59
<i>Swartzia</i>	-0.567	1.496 ^a	1.282	1.710	0.829	43
<i>Sloanea</i>	-0.809	1.883 ^b	1.687	2.079	0.906	41

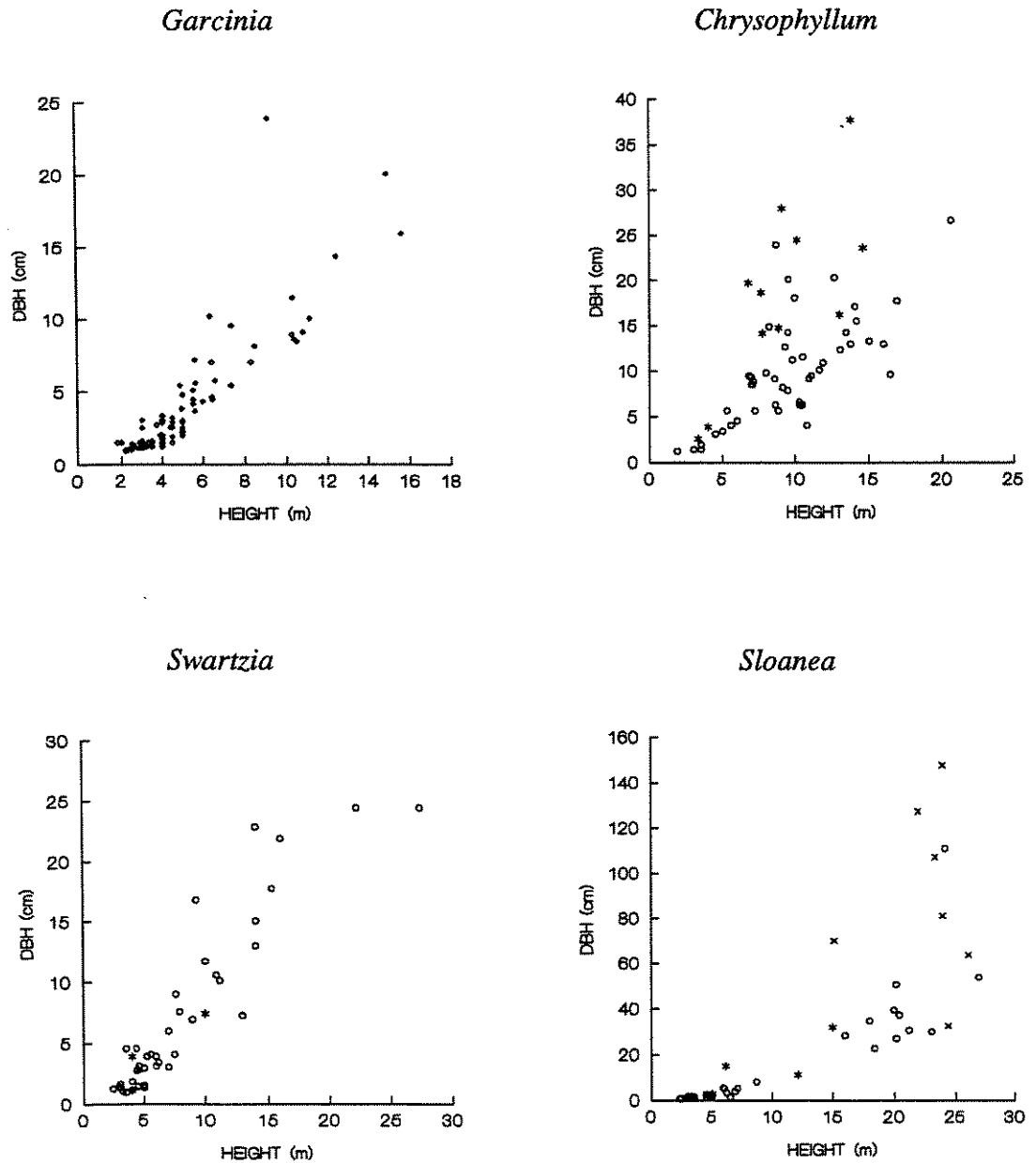


Figure 1. Trunk diameter (dbh, cm) vs. tree height (m) relationships for the studied species in Atlantic rain forest, SE Brazil. *: trees with two or more trunks. x: buttressed trees.

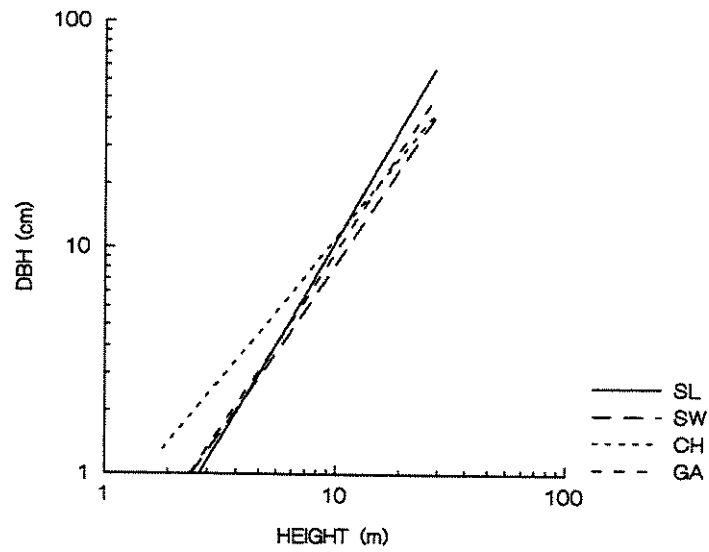


Figure 2. Fitted regression lines for trunk diameter (dbh, cm) and tree height (m) relationships plotted on a log-log scale for the studied species in Atlantic rain forest, SE Brazil. Species abbreviation are SL= *Sloanea*; SW= *Swartzia*; CH= *Chrysophyllum*; GA= *Garcinia*. Linear regression coefficients are given in Table 2.

relationship for *Sloanea* (Table 2) conformed to the constant stress model ($b = 2.0$; t-test, $P > 0.05$). The stability safety factor for dbh (SSF_{dbh}) against buckling was not significantly correlated to height for the three smaller-statured species ($P > 0.05$; Figure 3), but the SSF_{dbh} for the emergent tree species showed an increasing trend with height ($r = 0.489$, $P < 0.001$; Figure 3). The mechanical design of *Sloanea* changed with height; smaller trees had lower margin of safety against buckling, and were close to their theoretical buckling height than larger ones. For larger trees, safety factors increased with height, and some taller trees displayed extremely high values for SSF_{dbh} (Figure 3). Many small- and medium-sized trees (< 10 m tall) of the three smaller-statured species showed great variability in safety factors of dbh against buckling, the SSF_{dbh} ranging from 1 to 6 for *Garcinia* and *Swartzia*, and 1 to 12 for *Chrysophyllum*, approximately (Figure 3).

In this study, all species, except *Chrysophyllum*, displayed high H/D ratios when trees are small, and decreasing values with increasing tree height, suggesting rapid growth to tall tree size in smaller trees and a shift to greater diameter increment as trees approach its maximum size in height (Figure 4). This decline of H/D ratio from smaller to larger trees might be an important adjustment to the stress to which a tree is exposed in the main canopy (Brunig 1983). Tree species that reach the upper canopy and had lower H/D ratios indicate that they are less slender and thicker than trees in the lower strata. However, the subcanopy species *Garcinia* also showed an explicit decline of H/D ratio that was not expected due to its maximum stature. On the other hand, the canopy species *Chrysophyllum* did not showed a clear decrease in H/D ratio with increasing height (Figure 4). Thus, it seems that there is no strong change in resource allocation between height and trunk diameter with height growth for this canopy species.

The variation in log (trunk diameter) was acceptably described by log (height) within each species at two height ranges ($r^2 > 0.50$, $P < 0.05$), except in two cases (Table 3). The allometric relationship for *Chrysophyllum* trees > 6 m was significant, but at very low coefficient of determination ($r^2 < 0.15$). The same was observed for *Swartzia* trees < 6 m ($r^2 < 0.30$). A significant difference between intercept estimates for log (trunk diameter) vs. log (height) was obtained particularly by the subcanopy species, *Garcinia*; trees > 6 m had thicker trunks than smaller ones (Table 3).

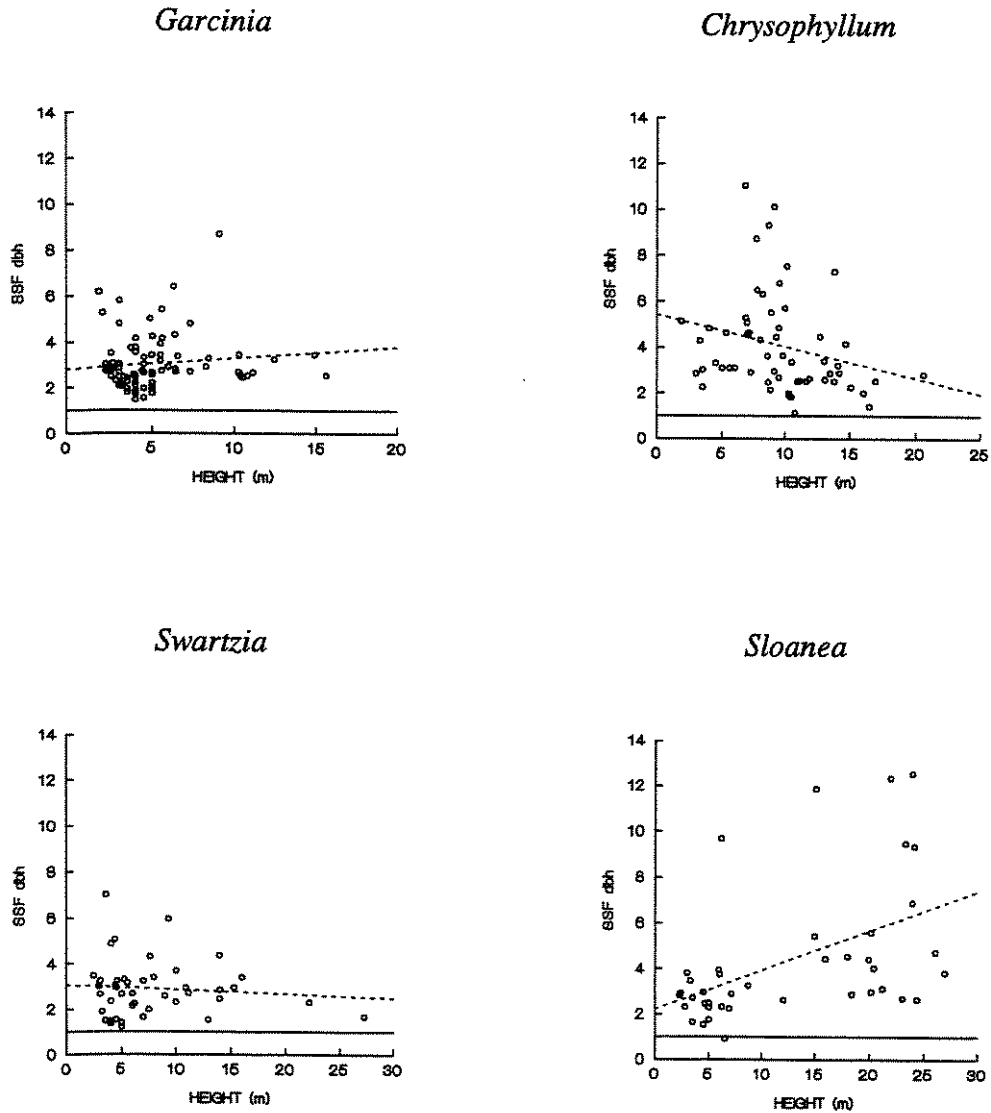
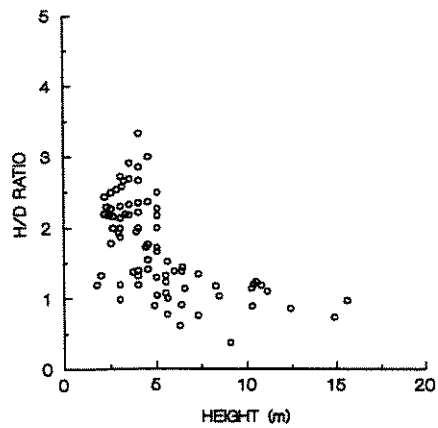
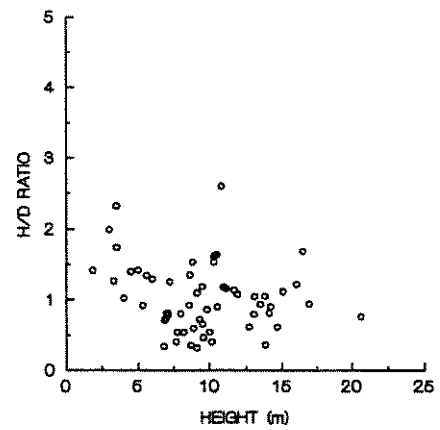


Figure 3. Stability safety factor (SSF) of trunk diameter (dbh, cm) against tree height (m) for the studied species in Atlantic rain forest, SE Brazil. SSF is calculated as dbh/d_{min} . The lower straight line represents McMahon's theoretical buckling limit. The upper dashed line represents regression fitted for each species' relationship.

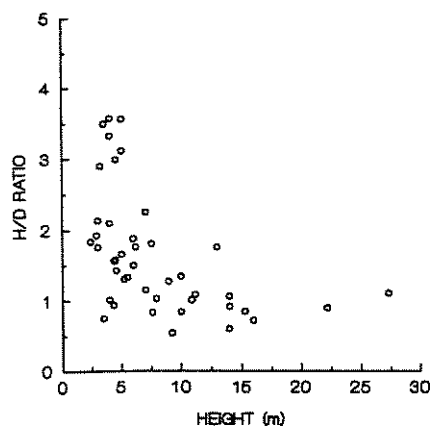
Garcinia



Chrysophyllum



Swartzia



Sloanea

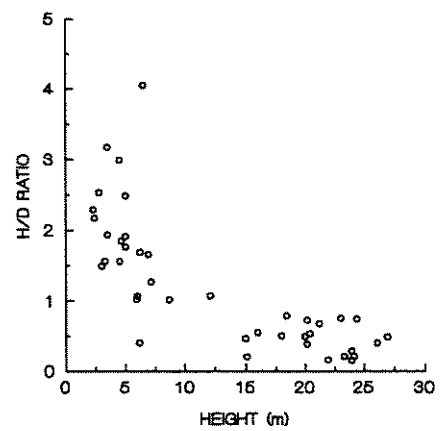


Figure 4. The relationship of height:dbh ratio (H/D) and tree height for the studied species in Atlantic rain forest, SE Brazil.

Table 3. Linear regression coefficients of log (trunk diameter, cm) vs. log (height, m) for trees of two height ranges. N = sample size, r^2 = coefficient of determination. Values within a row for intercept regression not sharing a common letter differ significantly (ANCOVA and Scheffé test, $P < 0.05$) and for slope regression, all values did not differ significantly (ANCOVA and Scheffé test, $P > 0.05$). In all equations, r^2 was significantly different from zero ($P < 0.05$).

Species	Log dbh vs log h regression coefficients for tree height of							
	≤ 6.0 m				> 6.0 m			
	Intercept	Slope	r^2	N	Intercept	Slope	r^2	N
<i>Garcinia</i>	-0.488 ^a	1.374	0.635	74	-0.120 ^b	1.131	0.505	19
<i>Chrysophyllum</i>	-0.331 ^a	1.295	0.763	11	0.500 ^b	0.581	0.113	48
<i>Swartzia</i>	-0.384 ^a	1.172	0.294	23	-0.405 ^a	1.358	0.717	20
<i>Sloanea</i>	-0.558 ^a	1.470	0.707	15	-0.973 ^a	2.017	0.760	26

Crown allometry

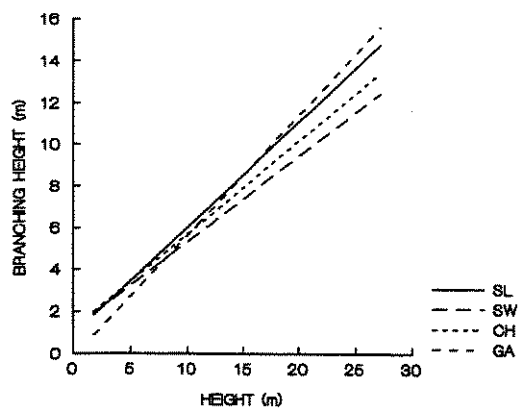
All measured variables related to crown shape (C_w , C_L , C_a and B_h) increased with tree height for all species (Table 4, Figure 5). However, C_w - and C_a -height regressions for *Chrysophyllum* were significant but at lower coefficients of determination ($r^2 < 0.50$) than for other species (Table 4). Significant interspecific differences were observed for the slope estimates of crown shape vs. tree height (Table 4, Figure 5). The subcanopy species (*Garcinia*) showed greater increase in B_h with height than *Swartzia*, a canopy species (Table 4, Figure 5a). An inverse relationship was obtained when comparing the slope estimates of C_L vs. tree height of these same species; *Swartzia* had deeper crowns with height than *Garcinia* (Table 4, Figure 5b). The allometric relationship of C_w vs. tree height resulted in significant slope regression differences between *Chrysophyllum* and *Sloanea* (Table 4, Figure 5c). The emergent tree species (*Sloanea*) had wider crowns with height than the canopy one. The same trend was observed for the C_a -tree height relationship (Table 4, Figure 5d).

Within each species, the crown shape was not entirely uniform (Table 5). At two height ranges, all measured variables related to crown shape in *Garcinia* increased with tree height. However, significant differences were obtained between intercept estimates for B_h , C_w and C_L (Table 5). Trees < 6 m had lower branching height and crown width, but deeper crowns than trees > 6 m. There was no significant difference in C_a -height relationship for different sized trees in *Garcinia*. The other study species had distinct crown allometries. *Chrysophyllum* showed similar C_L and B_h variation over all height ranges (Table 5). Therefore, C_w and C_a variation was roughly explained by tree height for > 6 m trees ($r^2 < 0.20$), while trees < 6 m increased C_w and C_a substantially with tree height. C_w -height regression in *Swartzia* trees < 6 m was not significant, but trees > 6 m showed significant increases in crown width with height (Table 5). Trees < 6 m have relatively deeper crowns and lower branching height than trees > 6 m. Crown areas were allometrically similar over the ranges of tree height in *Swartzia*, but this relationship showed a $r^2 < 0.30$ for smaller trees. All variables related to crown shape in the emergent species increased in a similar way with tree height over all height ranges (Table 5). Although no significant differences were obtained in crown shape relations for different sized trees, the lower coefficients of

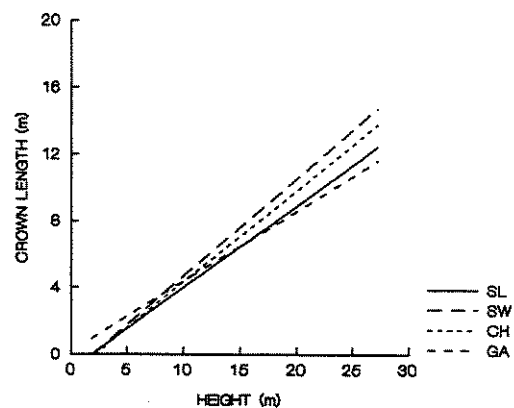
Table 4. Linear regression coefficients and the 95% confidence intervals for slope of crown shape vs. height (m) for Atlantic rain forest tree species (SE, Brazil). N = sample size, r^2 = coefficient of determination. Values within a column for slope regression not sharing a common letter differ significantly (ANCOVA and Scheffé test, $P < 0.05$). In all equations, r^2 was significantly different from zero ($P < 0.001$).

Species	Intercept	Slope	95% confidence intervals for slope		r^2	N
			Lower	Upper		
Crown width (m) vs. height (m)						
<i>Garcinia</i>	0.087	0.399 ^{a,b}	0.359	0.439	0.813	93
<i>Chrysophyllum</i>	0.735	0.269 ^a	0.161	0.377	0.306	59
<i>Swartzia</i>	-0.135	0.346 ^{a,b}	0.296	0.397	0.822	43
<i>Sloanea</i>	0.870	0.436 ^b	0.375	0.497	0.841	41
Crown length (m) vs. height (m)						
<i>Garcinia</i>	0.162	0.421 ^a	0.369	0.473	0.749	93
<i>Chrysophyllum</i>	-1.171	0.549 ^{a,b}	0.477	0.621	0.800	59
<i>Swartzia</i>	-1.173	0.585 ^b	0.518	0.652	0.886	43
<i>Sloanea</i>	-0.914	0.491 ^{a,b}	0.436	0.546	0.895	41
Log crown area (m ²) vs. Log height (m)						
<i>Garcinia</i>	-1.148	2.177 ^{a,b}	1.935	2.419	0.778	93
<i>Chrysophyllum</i>	-0.725	1.594 ^a	1.151	2.037	0.478	59
<i>Swartzia</i>	-1.369	2.204 ^{a,b}	1.794	2.614	0.742	43
<i>Sloanea</i>	-1.820	2.596 ^b	2.299	2.893	0.889	41
Branching height (m) vs. height (m)						
<i>Garcinia</i>	-0.162	0.579 ^b	0.527	0.631	0.850	93
<i>Chrysophyllum</i>	1.171	0.451 ^{a,b}	0.379	0.523	0.730	59
<i>Swartzia</i>	1.173	0.415 ^a	0.348	0.482	0.795	43
<i>Sloanea</i>	0.914	0.509 ^{a,b}	0.454	0.564	0.902	41

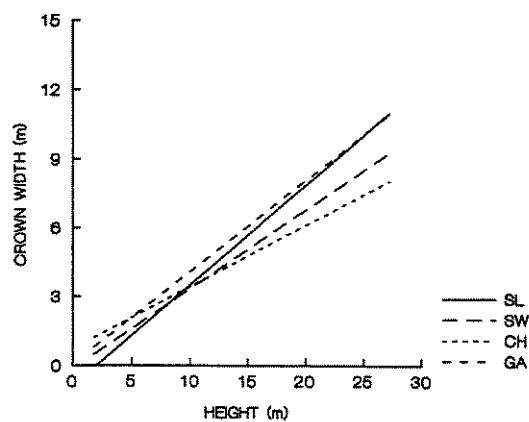
a)



b)



c)



d)

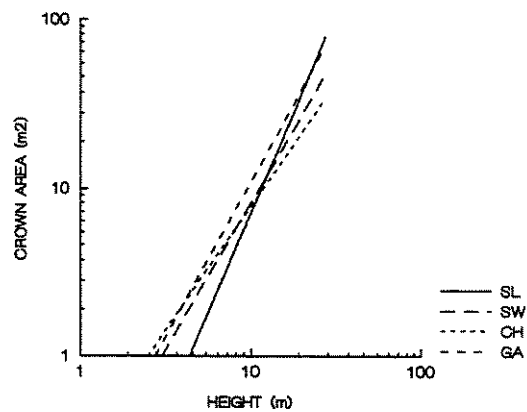


Figure 5. Fitted regression lines for crown shape and tree height relationships for the studied species in Atlantic rain forest, SE Brazil. a) branching height, b) crown length, c) crown width and. d) crown area. Crown area-height regression is plotted on a log-log scale. Linear regression coefficients are given in Table 4.

determination obtained ($r^2 < 0.50$) in C_a -, C_w - and C_L -height regressions for *Sloanea* trees < 6 m may evidence some constraints in crown shape over this size range.

Table 5. Linear regression coefficients of crown shape vs height (m) for trees of two height ranges. N = sample size, r^2 = coefficient of determination. Values within a row for intercept regression not sharing a common letter differ significantly (ANCOVA and Scheffé test, $P < 0.05$) and for slope regression, all values did not differ significantly (ANCOVA and Scheffé test, $P > 0.05$). In all equations, except one, r^2 was significantly different from zero ($P < 0.05$).

Species	Crown shape vs h regression coefficients for tree height of							
	Intercept	≤ 6.0 m			Intercept	> 6.0 m		
		Slope	r^2	N		Slope	r^2	N
Crown width (m) vs. height (m)								
<i>Garcinia</i>	0.142 ^a	0.373	0.444	74	1.259 ^b	0.291	0.557	19
<i>Chrysophyllum</i>	0.011 ^a	0.377	0.540	11	1.303 ^a	0.222	0.141	48
<i>Swartzia</i>	0.321	0.261	0.141 ^{bs}	23	-0.656	0.380	0.790	20
<i>Sloanea</i>	0.086 ^a	0.266	0.380	15	-1.855 ^a	0.484	0.740	26
Crown length (m) vs. height (m)								
<i>Garcinia</i>	-0.053 ^a	0.491	0.540	74	-0.888 ^b	0.514	0.618	19
<i>Chrysophyllum</i>	-0.732 ^a	0.452	0.644	11	-1.273 ^a	0.558	0.693	48
<i>Swartzia</i>	-0.179 ^a	0.438	0.428	23	-3.097 ^b	0.711	0.896	20
<i>Sloanea</i>	0.140 ^a	0.305	0.300	15	-2.030 ^a	0.544	0.829	26
Log crown area (m ²) vs. Log height (m)								
<i>Garcinia</i>	-1.073 ^a	2.016	0.510	74	-0.319 ^a	1.366	0.533	19
<i>Chrysophyllum</i>	-0.866 ^a	1.780	0.657	11	-0.445 ^a	1.325	0.156	48
<i>Swartzia</i>	-1.212 ^a	1.966	0.238	23	-1.672 ^a	2.484	0.692	20
<i>Sloanea</i>	-1.427 ^a	2.041	0.434	15	-2.599 ^a	3.215	0.853	26
Branching height (m) vs. height (m)								
<i>Garcinia</i>	0.053 ^a	0.509	0.588	74	0.888 ^b	0.486	0.591	19
<i>Chrysophyllum</i>	0.732 ^a	0.548	0.728	11	1.273 ^a	0.442	0.587	48
<i>Swartzia</i>	0.179 ^a	0.562	0.553	23	3.097 ^b	0.289	0.588	20
<i>Sloanea</i>	-0.140 ^a	0.695	0.689	15	-2.030 ^a	0.544	0.829	26

DISCUSSION

The allometric relationships observed for the study species indicated interspecific variation in trunk diameter and crown shape with height. Some species changed their allometric properties relative to other species with size. The variation in trunk diameter detected between one emergent and two canopy species could be explained by interspecific variation in crown dimensions (C_w and C_a) and wood density. On the other hand, the generalised allometric function used to describe the overall relationship (all sizes combined) did not specify exceptional variation in crown shape between species of contrasting adult stature (emergent vs. subcanopy species). When we consider all sizes, *Garcinia* showed increases in trunk diameter, H/D ratio, and changes in crown shape in a similar way to the emergent species, *Sloanea*.

Interspecific variation in allometry seemed to be less pronounced than intraespecific variation for the studied species. When we considered allometric relationships through ontogeny, different strategies of growth, maintenance and expansion of crown became evident, even for species of the same adult stature/canopy position.

All measured variables related to crown shape and trunk diameter increased significantly with height for *Garcinia* over all height ranges. However, larger trees have thicker trunks, and support wider and less deep crowns with higher branching height than smaller ones. The thicker trunks would allow larger *Garcinia* trees to resist buckling due to falling branches and additional loads imposed by its crown shape in lower strata. As the crown shape represents a compromise between the benefits to extend and the cost to support the foliage display (Horn 1971), a flat and wider crown would be less expensive to support and adequate to avoid some leaf self-shading when suppressed. The rapid rise in branching height observed for trees > 6 m height was probably a consequence of some level of shade intolerance by the lower branches. *Garcinia* trees showed signs of branch lost in the lower parts of the crown, which suggest that increase in branching height would be attained at costs of shedding lower branches. On the other hand, the typical branch arrangement of this species (non-overlapping pairs of plagiotropic branches) contributes to avoid self-shading of lower branches. Plagiotropic axes with distichous phyllotaxis should be favoured in shady environments because a low degree of self-shading has a large impact

on net photosynthesis near the compensation point (Givnish 1984). The results indicate that this species could be able to forage for optimum light conditions in the lower canopy where most individuals spend their lives.

Chrysophyllum trees < 6 m experienced significant increases in trunk diameter and changes in crown shape with height. Over 6 m height, crown area and width did not show a strong correlation with height. Some individuals of *Chrysophyllum* (18.6 %) have multiple trunks (Figure 1), probably derived in response to some kind of crown and/or trunk damage originated by competition for space with neighbour crowns in the understory. Thus, larger trees could not be able to maintain compatible increases in crown area and width owing to intense competition to attain the canopy layer. Crown area expansion through increased branch production and horizontal extension would be constrained by competition with neighbour trees and low light levels. Otherwise, crown length and branching height increased in a similar way to smaller trees; this investment in vertical crown dimensions seems to be associated with some degree of shade intolerance in larger trees. As noted in a previous study (see Cap.1), sub-adults and adults of *Chrysophyllum* experienced some increase in crown illumination when contrasted with saplings.

Swartzia trees < 6 m height did not show a strong relationship of increase in trunk diameter, crown area and crown width with height. Crown length and branching height increased significantly with height, but all r^2 values were < 0.56. Slender trunks in the shaded understory support indeterminate crown shapes in smaller *Swartzia* trees. This plasticity of crown shape in smaller trees could be advantageous in situations of unpredictable canopy disturbance: a less expensive crown form would allow suppressed trees to survive until adequate light conditions become available. Over 6 m height, we observed a fast increase in trunk diameter, crown area, crown length and branching height. This change in crown shape and trunk thickness in larger trees would indicate a similar, but more efficient strategy to establish in the canopy layer than *Chrysophyllum*. Significant increases in trunk diameter with height growth would decrease greater risks of crown and/or trunk damage and allow a more effective space occupation by the crown.

For smaller trees of the emergent species, trunk diameter and branching height increased consistently with height. For crown area, crown length and crown width there were significant increases, but at lower coefficients of determination ($r^2 < 0.43$). Trees >

6m showed a rapid increase in trunk diameter and crown dimensions with height, though comparisons between regression parameters of these variables for different sized trees did not attest significant differences. Individuals of emergent tree species experience greater variation in light availability as they increase in height than smaller-statured species (Bazzaz 1984). This variation would create contrasting design requirements for tree growth pattern (i.e., trunk extension vs. crown expansion), probably related to changes in demographic traits and shade tolerance levels through ontogeny. Saplings of emergent species should favour height growth rather than crown expansion (Kohyama & Hotta 1990, Yamada & Suzuki 1996). Low allocation to crown expansion and high allocation to branching height in smaller *Sloanea* trees could result in great height growth per unit of crown biomass (King 1996), allowing sub-adults to grow rapidly when new openings occur in the canopy above. Scarcity of *Sloanea* trees 10-15 m tall (see Figure 1) could indicate lower survival or recruitment rates at this size range related to canopy openness requirements. Conversely, high allocation in crown expansion in larger trees may allow them to exploit efficiently the canopy layer. Greater safety margin (Figure 3) and thicker than expected trunk diameter in larger *Sloanea* trees, may indicate a high wood density for this tree species. Overhead 15 m, there seems to occur changes in trunk shape (Figure 1), leading to development of buttresses in some individuals. This trunk expansion near the ground may provide particularly structural support when trunk-bending forces become higher. Thus, *Sloanea* may be more resistant to buckling, and support a larger crown when it reaches the canopy.

As a principle, the elastic similarity model predicts that trees maintain constant safety factors against buckling under their own weight, regardless of size (McMahon 1973). Although the exponents for *Garcinia*, *Chrysophyllum* and *Swartzia* were not statistically different from 1.5, stability safety factors showed great variability over a range of tree height for these same species. These results indicate that other factors would bias the allometric relationship between height and trunk diameter for species conformed to the elastic similarity model. Potential shifts in wood properties with size and the influence of crown mass are not incorporated in the model, but are expected to influence the safety margins (King 1981, 1996, O'Brien *et al.* 1995, Sterck & Bongers 1998, Wiemann & Williamson 1988, 1989a, b). As we have only limited data on wood properties for each

species, any conclusions about differences in mechanical properties are only speculative. More complete data on wood properties must be available to make inferences about this topic

Crown shapes were much more variable in canopy and emergent species than in the subcanopy one. This variability indicates that these species may be more flexible in the relative allocation of energy to height, diameter, and crown growth. The morphological plasticity of crowns in canopy tree species would be an important trait for survival under closed canopy and to surpass competitors. As pointed out by Sorrensen-Cothorn *et al.* (1993), trees may adjust their crowns to allow sufficient light capture, and consequently to enable persistence, when faced with competition for light. Canopy species seem to be more plastic in crown shape due to competition for space to display their crowns in upper light environments. The ability for occupying available space by branching expansion coupled with maintenance of a crown above the presently occupied space through mechanical stability could be of decisive in situations of inter-crown competition. As the two canopy species appeared to be similar in relation to wood density and mechanical stability, observed differences in crown shape between the two canopy species might be related to different space utilisation in the canopy and different shade tolerance levels through ontogeny. Tree species with different shade tolerance levels through ontogeny may display different crown shapes adjusted to tolerance levels in each stage. Therefore, the ability to change form is very important to allow survival and coexistence of species (Farnsworth & Niklas 1995).

The present paper showed that species of the same adult stature/canopy position - *Chrysophyllum* and *Swartzia* - might display different ways of crown expansion through ontogeny. On the other hand, species of different strata - *Garcinia* and *Sloanea* - display similar (but not identical) ways to expand and maintain the crown along the canopy. The results indicated that it is not possible adequately characterise allometric relationships only by adult stature/canopy position. Because size-dependent changes in relative demographic traits and shade tolerance levels may take place in tropical trees (Clark & Clark 1992), the allometry of trunk diameter and crown geometry may change as tree grows in height, which would confer selective advantages in terms of mechanical stability (Farnsworth & Niklas 1995) in species submitted to diverse ecological conditions. Notwithstanding, it is

necessary to make further comparisons of allometric relationships among a large number of tree species, and also among forest sites to understand the patterns of aboveground form of trees (Kohyama & Hotta 1990).

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by CAPES (Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior) graduate fellowship to the first author, FAEP-UNICAMP (Proc. No 0377/96) and Brazilian Academy of Sciences research grants. We thank Instituto Florestal de São Paulo for permission to work at State Park of Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, and Núcleo Picinguaba staff for logistic support and facilities during the field work. We are in debt with many friends for helpful field assistance. Comments of I. Schiavini, F. R. Martins, F. Scarano, M. Tabarelli, and E. M. Vieira considerably improved this manuscript.

LITERATURE CITED

- 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.
- AIBA, S. & KOHYAMA, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* 85:611-624.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. & 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.
- BAZZAZ, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. Pp. 233-243 in Medina, E., Mooney, H. A. & Vasquez-Yáñez, C. (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. Junk, The Hague, Neetherlands.
- BRUNIG, E. F. 1983. Vegetation structure and growth. Pp. 49-75 in Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems - structure and function*. Ecosystems of the world, No 14A. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- CLARK, D. B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12:735-739.
- CLAUSSEN, J. W. & MAYCOCK, C. R. 1995. Stem allometry in a north queensland tropical rainforest. *Biotropica* 27:421-426.
- COWAN, R. S. 1967. *Swartzia*. Monograph 01. Flora Neotropica. Hafner Publishing Company, New York.
- 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.
- FARNSWORTH, K. D & NIKLAS, K. J. 1995 Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants. *Functional Ecology* 9:355-363
- GIVNISH, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. Pp. 51-84 in Medina, E., Mooney, H. A. & Vasquez-Yáñez, C. (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. Junk, The Hague, Neetherlands.

- GIVNISH, T. J. 1986. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge. 717 pp.
- HILBERT, D. W. & MESSIER, C. 1996. Physical simulation of trees to study the effects of forest light environment, branch type and branch spacing on light interception and transmission. *Functional Ecology* 10:777-783.
- HOLBROOK, N. M. & PUTZ, F. E. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (Sweet gum). *American Journal of Botany* 76:1740-1749.
- HORN, H. S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HUTTEMA, B. E. 1980. *The analysis of covariance and alternatives*. John Wiley, New York.
- 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.
- KING, D. A. 1987. Load bearing capacity of understory treelets of a tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114:419-428.
- KING, D. A. 1990. Allometry of saplings and understory trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4:27-32.
- KING, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44.
- KOBYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1:399-404.
- KOBYAMA, T. & Hotta, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4:515-521.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. México: Fondo de Cultura Económica.
- KÜPPERS, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in wood plants: a question of cost-benefit relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 4:375-379.
- KUULUVAINEN, T. 1992. Tree architectures adapted to efficient light utilization: is there

a basis for latitudinal gradients? *Oikos* 65:275-284.

- LAWTON, R. O. 1982. Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: an adaptive explanation. *American Journal of Botany* 69:1224-1230.
- LAWTON, R. O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany* 71:261-267.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R. & HARTSHORN, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11:161-178.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores brasileiras*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- MAINIERI, C. & CHIMELO, J. P. 1989. *Fichas de características das madeiras brasileiras*. IPT – Instituto de Pesquisas Tecnológicas, SP.
- MANTOVANI, W. 1993. *Estrutura e dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape - SP*. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- McMAHON, T. A. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179:1201-1204.
- NORBERG, R. Å. 1988. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant 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.
- PENNINGTON, T. D. 1990. *Sapotaceae*. Monograph 52. Flora Neotropica. The New York Botanical Garden, New York.
- PUTZ, F. E., COLEY, P. D., LU, K., MONTALVO, A. & AIELLO, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13:1011-1020.
- 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.
- SANCHEZ, M. 1994. *Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do*

- Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba – Ubatuba, SP)*. Master Thesis. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO-FILHO, H. F. & CESAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31-42.
- SMA - Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo (Gabinete do Secretário, Instituto Florestal e Fundação Florestal). 1998. *Plano de gestão ambiental, fase 1, do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar*. Oliveira, L. R. N. (coord.) et al. São Paulo, SMA.
- SMITH JR., C. E. & SMITH, L. B. 1970. *Eleocarpaceas*. Flora Ilustrada Catarinense. Reitz, P. R. (ed.). Itajaí, Santa Catarina, Brasil.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1967. *Statistical methods*. Iowa State University Press, Ames.
- SORRENSEN-COTHERN, K. A., FORD, E. D. & SPRUGEL, D. G. 1993. A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecological Monographs* 63:277-304.
- 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.
- SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- SYSTAT. 1992. *SYSTAT for Windows: Graphics*, version 5 edition. Evanston, IL, SYSTAT, Inc.
- THOMAS, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83:556-566.
- VELOSO, P. H., RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- WIEMANN, M. C. & WILLIAMSON, G. B. 1988. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood and Fiber Science* 20: 44-349.
- WIEMANN, M. C. & WILLIAMSON, G. B. 1989a. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany* 76:924-928.
- WIEMANN, M. C. & WILLIAMSON, G. B. 1989b. Radial gradients in the specific

- gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science* 35:197-210.
- YAMADA, T. & SUZUKI, E. 1996. Ontogenetic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Journal of Plant Research* 109:211-217.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

CONCLUSÃO GERAL

De modo geral, as espécies incluídas neste estudo mostraram alguma diferenciação na sua estrutura de tamanho e na ocupação de microambientes de luz relacionadas à altura máxima atingida. Ao analisar o padrão de ocupação de microambientes tanto de indivíduos jovens como de adultos, foi possível inferir uma tendência de diminuição da tolerância à sombra e variação nas estruturas de tamanho para as espécies de dossel superior e emergente.

Todas as espécies, independentemente da altura máxima atingida, apresentaram sobrevivência alta e relativamente constante em todas as classes de tamanho, e crescimento não fortemente correlacionado a aumentos na disponibilidade de luz, pelo menos em um curto período de tempo. Diferenças entre as espécies ficaram evidentes somente ao analisar o potencial máximo de crescimento em diferentes classes de tamanho. A espécie emergente apresentou taxas de crescimento máximo em altura e diâmetro maiores do que as espécies de menor altura máxima (sub-dossel e dossel) na maior classe de tamanho (> 10 cm dap).

Diferenças nas relações alométricas entre o diâmetro e altura foram observadas entre a espécie emergente e as espécies de sub-dossel e dossel, sugerindo um maior incremento em diâmetro com a altura na espécie emergente. As relações entre as variáveis que determinam a forma da copa e a altura não apresentaram diferenças marcantes entre as espécies. Entretanto, ao avaliar essas mesmas relações alométricas durante a ontogenia, diferentes estratégias de alocação de recursos para a sustentação (diâmetro do tronco) e captação de luz (forma da copa) ficaram evidentes.

As diferenças entre as espécies na estrutura de tamanho, padrão de ocupação de microambientes, aspectos da dinâmica e alometria em relação à altura máxima ficaram mais evidentes ao incorporar diferentes classes de tamanho (indivíduos jovens e adultos) nas análises. Os resultados obtidos com este trabalho enfatizam que a compreensão do processo de regeneração de espécies arbóreas tropicais requer que as diferenças na história de vida entre as espécies sejam analisadas levando-se em consideração tanto indivíduos jovens como adultos.

A classificação de espécies arbóreas tropicais em grupos ecológicos de regeneração é baseada apenas em conceitos gerais de dependência de clareiras e tolerância à sombra

(um atributo de história de vida) e assume que as diferenças ocorreriam principalmente durante a germinação e estabelecimento de plântulas e jovens. Essa classificação tem se mostrado pouco consistente, pois não é capaz de incorporar todas as exceções que atualmente estão sendo observadas em estudos que incluem diferentes estádios ontogenéticos (plântulas, jovens e adultos) das espécies. Estes estudos mostram que determinados atributos de história de vida considerados inversamente correlacionados (como tolerância à sombra e taxas de crescimento e longevidade) podem não ser suficientes para descrever os padrões de regeneração propostos pela definição clássica de grupos ecológicos, pois tais atributos parecem variar de uma maneira complexa e não previsível para jovens e adultos (Clark e Clark 1987a, b, Clark e Clark 1992, Clark et al. 1993, Herwitz et al. 1998, Clark e Clark 1999, Gavin e Peart 1999). Por exemplo, uma mesma espécie pode apresentar atributos diferentes, não correlacionados, durante a sua vida, como intolerância à sombra nos estádios iniciais do ciclo de vida e longevidade alta e crescimento lento ao atingir o dossel (Herwitz et al. 1998), ou mesmo um padrão oposto, como observado por Clark e Clark (1999) para *Simarouba amara* em um estudo de longa duração em uma floresta tropical da Costa Rica.

O enfoque de grupos ecológicos definidos principalmente a partir de tolerância à sombra e dependência de clareiras deve ser modificado. Adicionalmente, existem outros atributos de história de vida relacionados à reprodução e sobrevivência que são igualmente importantes e que conferem habilidade competitiva durante a regeneração e a sucessão florestal (Huston e Smith 1987), como a biologia reprodutiva e os mecanismos de dispersão de sementes, tamanho máximo atingido, a alometria e arquitetura, e as características ecofisiológicas das espécies. Tais atributos podem ser igualmente ou até mais importantes na distinção desses grupos ecológicos. Sendo assim, seria necessário incorporar esses atributos à definição de grupos ecológicos e analisá-los em diferentes estádios ontogenéticos, a fim de elaborar uma classificação não-subjetiva de espécies arbóreas tropicais.

Considerando a complexidade de fatores que pode afetar os padrões de regeneração, acredita-se que exista um contínuo de diferentes histórias de vida para espécies arbóreas de florestas tropicais úmidas, que não se encaixam no conceito tradicional de grupos ecológicos, como seria esperado (espécies pioneiras, secundárias iniciais e tardias, ou

apenas espécies tolerantes e não-tolerantes à sombra) (Clark e Clark 1992, Lieberman et al. 1989, 1995, Martínez-Ramos et al. 1989, Clark e Clark 1999). A distinção dessas diferentes histórias de vida e a classificação em grupos ecológicos de regeneração pode ser muito difícil, sem que se caracterize o desempenho demográfico e reprodutivo de um grande número de espécies, em todas as classes de tamanho e numa ampla escala de variação de disponibilidade de luz, e não apenas em locais de clareira e de sub-bosque.

Referências bibliográficas

- Clark, D. A e 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. A. e Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Clark, D. B. e 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. e Clark, D. B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9: 981-997.
- Clark, D. B., Clark, D. A. e Rich, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.
- Gavin, D. G. e Peart, D. R. 1999. Vegetative life history of a dominant rain forest canopy tree. *Biotropica* 31: 288-294.
- Herwitz, S. R., Slye, R. E. e Turton, S. M. 1998. Redefining the ecological niche of a tropical rain forest canopy tree species using airborne imagery: long-term crown dynamics of *Toona ciliata*. *Journal of Tropical Ecology* 14: 683-703.
- Huston, M. e Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- Lieberman, M., Lieberman, D. e Peralta, R. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.

- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R. e Hartshorn, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11: 161-178.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. e Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.