

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg.
(Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no município
de Campinas, SP**

Marisa Gesteira Fonseca

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës 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 Mestre em Biologia Vegetal

Campinas

2001

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

Fonseca, Marisa Gesteira

F733a Aspectos demográficos *Aspidosperma polyneuron* Muell.Arg.
(Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no
município de Campinas, SP/Marisa Gesteira Fonseca. – Campinas,
SP.[s.n.], 2001
115f: ilus.

Orientador: Flavio Antonio Maes dos Santos
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Floresta semidecídua. 2. Demografia. 3. Ecologia vegetal. 4.
Espécies arbóreas. I. Santos, Flavio Antonio Maes dos. II. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

DATA DA DEFESA: 11/10/2001

Banca Examinadora

Prof. Dr. Flavio Antônio Maës dos Santos (Orientador) _____

Prof. Dr. Ivan Schiavini da Silva _____

Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade _____

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio _____

“O problema não é inventar,
é ser inventado hora após hora
e nunca ficar pronta
nossa edição convincente”

(Carlos Drummond de Andrade)

AGRADECIMENTOS

Foram muitas as pessoas e instituições que, de diferentes formas, contribuíram para a realização deste trabalho. Seguem assim, meus sinceros agradecimentos:

Ao Flavio, por tudo que me ensinou, desde a graduação, e pela enorme paciência e dedicação com que me orientou durante o mestrado. Espero poder, um dia, contribuir tanto para a formação profissional de um aluno quanto o Flavio contribuiu para a minha.

Aos membros da pré-banca, Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira, Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues, Prof. Dr. José Eugênio Côrtes Figueira e Prof. Dr. Ivan Schiavini, pelas valiosas críticas e sugestões ao trabalho.

À Adriana Martini, por ceder seus dados de campo, sem os quais esse trabalho não seria possível, e pela enorme disposição e alegria em ajudar sempre que precisei.

Aos Profs. George Shepherd, Jorge Tamashiro e Ricardo Rodrigues, por cederem seus dados de campo e, em especial, ao Tamashiro e ao Ricardo, por me apresentarem às Perobas e à parcela permanente na Santa Genebra.

À Capes, pela bolsa de mestrado.

À FAEP, pela bolsa complementar.

Ao MMA/PROBIO/CNPq, pelo financiamento ao trabalho de campo, através do Projeto “Estudos de conservação e recuperação de fragmentos florestais da APA do Camanducaia (SP/MG)”.

À Fundação Pedro Oliveira, administradora da Reserva de Santa Genebra, pela autorização para a realização desse trabalho na Reserva.

Aos funcionários da Reserva de Santa Genebra, pelo apoio logístico e pelas ótimas conversas após as longas horas que passei sozinha dentro da mata.

Ao Sr. Jorge Vicente Lopes, pela autorização para trabalhar na Mata do Ribeirão Cachoeira e pela sua grande disposição em fornecer todo o apoio logístico necessário.

À Karin e, especialmente, ao Roque, pela imensa ajuda na escolha da área no Ribeirão Cachoeira.

A todos os amigos que me ajudaram no trabalho de campo, Ângela Midori, Adal, Guilherme, Márcia, Bebel, Alexandre Fadigas, Flávio Ramos, Roque e Rodrigo. Em especial, à Shaúla e à Helena, auxiliares mais freqüentes nas matas semidecíduas, agradeço pela grande ajuda e ótima companhia.

Ao Márcio, pela indispensável ajuda no resumo em inglês.

Ao Alexandre Fadigas, pelas discussões acerca das análises com o modelo matricial.

À Lu Alves, pelas breves, mas extremamente proveitosas, discussões sobre ecologia vegetal.

Aos colegas do laboratório de Ecologia Vegetal, Dani Bertani, Cibele, Lú Alves, Karin, Alexandre, Roque, Flávio Ramos, Talita, Ritinha, Bete, Janete e Ana Lú, pela convivência divertida e ótimas conversas.

Aos amigos da república “Ruberlei”, Ângela Midori, Flávia, Jú, Alysson, Lú, Carlos, Tati e Ângela (química), pessoas com quem dividi grande parte da minha vida e que foram quase uma família para mim durante o período do mestrado.

À Bete, Ritinha e Estevão, por terem me acolhido com tanto carinho e receptividade em sua casa na estressante fase final de redação dessa tese.

Às amigas Ângela Midori, Flávia Fuchs, Jú, Márcia e Fê, por toda a força que sempre me deram, pela maravilhosa companhia e por tudo que me ensinaram nesses tempos.

Aos meus pais, à minha irmã e à minha avó, pelo apoio e carinho de sempre.

ÍNDICE

Resumo.....	viii
Abstract.....	x
Introdução Geral.....	1
Bibliografia.....	4
Capítulo 1. Variação espaço-temporal da estrutura de tamanho de <i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no sudeste do Brasil.....	6
Resumo.....	7
Introdução.....	7
Materiais e Métodos.....	10
Resultados.....	16
Discussão.....	22
Bibliografia.....	26
Capítulo 2. Variação espaço-temporal da estrutura espacial de <i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no sudeste do Brasil.....	31
Resumo.....	32
Introdução.....	32
Materiais e Métodos.....	36
Resultados.....	41
Discussão.....	47
Bibliografia.....	53
Capítulo 3. Dinâmica populacional de <i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg. (Apocynaceae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil.....	58
Resumo.....	59
Introdução.....	59
Materiais e Métodos.....	62

Resultados.....	72
Discussão.....	85
Bibliografia.....	96
Considerações finais.....	103

RESUMO

A dinâmica populacional e a variação espaço-temporal das estruturas de tamanho e espacial de uma espécie arbórea emergente, *Aspidosperma polyneuron*, foram estudadas em duas florestas semidecíduas, a Reserva Municipal de Santa Genebra (SG) e Mata do Ribeirão Cachoeira (RC), na região Sudeste do Brasil. As taxas anuais de mortalidade, recrutamento e crescimento dos indivíduos adultos ($DAP \geq 5$ cm) foram analisadas em uma área de 1 ha na SG, em dois períodos, o primeiro entre 1982/1985 (t_0) e 1994/1995 (t_1), e o segundo entre t_1 e 1999 (t_2). Em metade dessa área, os mesmos parâmetros foram calculados para os indivíduos jovens ($DAP < 5$ cm) entre t_1 e t_2 . Para esse último período, os dados foram ainda analisados através de um modelo matricial, tendo sido realizadas análises de sensibilidade e elasticidade. As estruturas de tamanho e espacial em t_1 e t_2 foram comparadas nesse mesmo local. Essas estruturas populacionais foram descritas em duas outras áreas de 0,5 ha com fisionomia semelhante, uma na própria SG e outra na RC. Tanto a estrutura de tamanho como espacial variaram entre as três áreas, sendo as diferenças maiores dentro de um mesmo fragmento do que entre fragmentos. Esses resultados sugerem que os mecanismos que governam a dinâmica de *A. polyneuron* variam entre locais próximos e semelhantes e ressaltam a necessidade de estudos posteriores sobre os fatores que ocasionam essas diferenças. Foi observada variação temporal da estrutura de tamanho dos indivíduos com $DAP < 5$ cm, mas não daqueles com $DAP \geq 5$ cm. A estrutura espacial se manteve temporalmente estável. O número de jovens, entre t_1 e t_2 , e o de adultos, entre t_0 e t_2 , diminuiu a uma taxa de 2,7% ao ano devido à baixa taxa de ingresso nessas classes (2,1% e 0,4%, respectivamente). O crescimento dos jovens em DAS foi lento (0,02 cm/ano), assim como o dos adultos em DAP (0,04 cm/ano). Uma proporção significativa dos indivíduos não apresentou crescimento em altura (8 a 37%, dependendo da classe de tamanho) ou apresentou decréscimo (21 a 30 %). O período estudado pode representar apenas uma fase de declínio em um ciclo natural de flutuações estocásticas do número de indivíduos, ou é possível que processos dependentes de densidade estejam regulando a alta densidade da espécie na área de estudo. Existe, contudo, a possibilidade de que a grande incidência de quebras, devido à alta infestação das copas por cipós, esteja impedindo que os indivíduos alcancem o estágio reprodutivo. Segundo a análise com o modelo matricial, seria necessário, para reverter o quadro de declínio, tanto o controle de cipós como o

plântio de mudas da espécie. Conjuntamente com outras evidências sobre a degradação da mata, os resultados do presente estudo podem indicar a necessidade de intervenção para que se possa garantir a estabilidade da população na área estudada.

ABSTRACT

The population dynamics and the spatial-temporal variation in the size and spatial structures of an emergent tree species, *Aspidosperma polyneuron*, were studied in two semideciduous forests, the Reserva Municipal de Santa Genebra (SG) and the Mata do Ribeirão Cachoeira (RC), in the Southeast of Brazil. The annual mortality, recruitment and growth rates of adult individuals (dbh \geq 5 cm) were analyzed in a 1-ha area in SG in two periods, the first between 1982/1985 (t_0) and 1994/1995 (t_1) and the second between t_1 and 1999 (t_2). In half of this area, the same parameters were calculated for saplings (dbh $<$ 5 cm) between t_1 and t_2 . For this last period, data were also analyzed with a matrix model, and analyses of sensitivity and elasticity were performed. Size structure and spatial distribution of individuals were compared among t_1 and t_2 in the same area. The population structure of two other 0.5-ha areas with similar physiognomy, one in the very SG and another in RC, was described. Both size and spatial structures varied among the three areas, and the differences were higher within each fragment than among fragments. The results suggest that the mechanisms governing the population dynamics of *A. polyneuron* vary among close and similar localities, and highlight the necessity of future studies on the factors which cause these differences. A temporal variation in the size frequency distribution of the individuals with dbh $<$ 5 cm was observed, but not of those with dbh \geq 5 cm. The spatial structure was temporally stable, suggesting that the processes determining it are also constant over time. The number of saplings decreased between t_1 and t_2 and that of adults between t_0 and t_2 at a rate of 2.7% per year due to the low rate of recruitment in these classes (2.1% and 0.4%, respectively). The diameter growth rate was slow in the young (0.02 cm/year), as well as that in adults (0.04 cm/year). A significant proportion of individuals did not show any increase in height (8 to 37%, depending on the size class) or showed decrease in it (21 to 30 %). The studied period may represent only a phase of decline in a natural cycle of stochastic fluctuations in the number of individuals. It is also possible that density-dependent processes are regulating the high density of the species in the study area. A third possibility is that the incidence of mechanical damage, owing to the high crown infestation of lianas, are preventing the saplings from reaching the reproductive stage. According to the analysis using the matrix model, the control of lianas as well as the planting of seedlings of the species would be necessary to reverse the process of decline.

Together with more evidence on the degradation of the forest, the results of the present study might represent an alert, which indicates the necessity of intervention in order to guarantee the stability of the population in the study area.

INTRODUÇÃO GERAL

As árvores de uma floresta determinam, em grande parte, a arquitetura e as condições climáticas da mata e podem influenciar a persistência de inúmeras outras espécies animais e vegetais, sendo assim um elemento chave na manutenção dessas comunidades (Primack *et al.* 1985; Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Laurence *et al.* 1998). Dessa forma, estudos sobre a demografia de populações arbóreas são considerados fundamentais para a compreensão dos mecanismos que mantêm a excepcional riqueza das florestas tropicais e conseqüentemente para subsidiar programas de manejo e conservação das mesmas (Clark 1994; Santos *et al.* 1998).

O estudo da demografia de uma espécie dominante pode fornecer indícios sobre a estabilidade da comunidade arbórea nessa floresta (Hartshorn 1980). Assim, ainda que seja difícil selecionar quais espécies estudar diante da grande riqueza de árvores tropicais, espécies abundantes localmente e comuns regionalmente devem ser priorizadas nessas pesquisas (Hartshorn 1990).

Um pressuposto comum em análises demográficas é de que as taxas vitais são espacial e temporalmente constantes (Moloney 1988). Apesar de não existirem dúvidas sobre a existência de heterogeneidade espacial, a inclusão dessa variável nos modelos sempre significou um desafio para os ecólogos (Hanski 1996). A complexidade do assunto aumenta quando se considera que a variação espacial dos parâmetros demográficos pode ser estudada em diferentes escalas. Em especial, no caso de organismos sésseis como as árvores, as condições bióticas e abióticas das áreas ocupadas por cada indivíduo podem diferir no tempo e no espaço, o que pode influenciar as probabilidades de sobrevivência,

crescimento e reprodução dos mesmos (Hutchings 1997). Em escalas espaciais progressivamente maiores, a paisagem na qual uma espécie ocorre é composta por manchas de habitats que variam com relação à sua adequação para manter estas populações (Pulliam e Dunning 1997). Em populações espacialmente estruturadas, podem ocorrer ainda variações entre sub-populações (*sensu* Hanski e Simberloff 1997) devido à estocasticidade demográfica, a qual tem sido crescentemente modelada e reconhecida em estudos de metapopulações (Foley 1997).

A possibilidade de ocorrência de variações espacial limita o poder de extrapolação dos parâmetros demográficos de uma espécie em um dado local para outras áreas. Assim, comparações da demografia de uma espécie em diferentes áreas são extremamente importantes por possibilitarem uma avaliação da escala espacial na qual determinadas respostas locais são observadas. Se, por exemplo, os locais apropriados para a regeneração forem heterogeneamente distribuídos no tempo e no espaço, a regeneração pode parecer insuficiente em escala local, enquanto em escala regional a espécie esteja conseguindo se manter estável (Poorter *et al.* 1996). Adicionalmente, a comparação dos processos demográficos em diferentes locais permite uma melhor compreensão das características da espécie e dos fatores que influenciam sua demografia (Swaine *et al.* 1987; Moloney 1988; Clark e Clark 1992). Dessa forma, a necessidade de se considerar a variação espaço-temporal dos processos populacionais em diferentes escalas tem sido enfatizada por diversos autores (e.g. Schemske *et al.* 1994; Horvitz e Schemske 1995; Santos *et al.* 1998).

Os estudos demográficos podem ser subdivididos em estudos de dinâmica e de estrutura populacional. Os primeiros abordam as variações do número de indivíduos ao longo de um período de tempo, sendo para tanto necessário um acompanhamento da

população. Estudos da estrutura populacional descrevem a distribuição dos indivíduos segundo uma determinada variável em cada amostragem, podendo abordar a estrutura genética, espacial, etária ou de tamanho de uma população. Embora cada uma das diferentes estruturas de uma população possa ser um objeto de estudo *per se*, elas são, em grande parte, determinadas pelos mesmos processos que regulam a dinâmica populacional (Watkinson 1997). Nesse sentido, a descrição dos padrões observados nessas estruturas em diferentes locais e períodos pode fornecer indícios sobre a constância ou não no tempo e no espaço dos processos que as originam.

Considerações sobre os capítulos

O presente trabalho foi estruturado em três capítulos inter-relacionados. Nos capítulos 1 e 2 foi estudada a variação espaço-temporal das estruturas de tamanho e espacial de *Aspidosperma polyneuron*, uma espécie arbórea emergente, sendo a variação espacial dessas estruturas analisada dentro de um mesmo fragmento florestal e entre fragmentos semelhantes quanto ao tamanho, clima e formação vegetal. No capítulo 3, a dinâmica populacional e o crescimento da mesma espécie em um desses fragmentos foram descritos.

Bibliografia

- Alvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. E e Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:387-421.
- Clark, D.A. 1994. Plant demography. *In*: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A. e Hartshorn, G.S. (Eds.). *La Selva – ecology and natural history of a neotropical rain forest*, pp. 90-105. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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.
- Foley, P. 1997. Extinction models for local populations. *In*: Hanski, IA. E Gilpin, M.E. (Eds.). *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*, pp.215-242. Academic Press, San Diego.
- Hanski, I. 1996. Metapopulation ecology. *In*: Rhodes, O.E., Chesser, R.K. e Smith, M.H. (Eds.). *Population dynamics in ecological space and time*, pp.13-43. University of Chicago Press, Chicago.
- Hanski, I. e Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. *In*: Hanski, IA. E Gilpin, M.E. (Eds.). *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*, pp.215-242. Academic Press, San Diego.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suplemento 7): 23-30.
- Hartshorn, G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. *In*: Gentry, A.H. (ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 585-599. Yale University Press, New Haven and London.
- Horvitz, C.C. e Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. *In*: Crawley. M.J. (ed). *Plant Ecology*, pp 325-358. Blackwell Scientific, Oxford.
- Laurence, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de-Merona, J.M. e Laurence, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- Moloney, K.A. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology* 69: 1588-1598.

- Poorter, L., Bongers, F., van Rompaey, R.S.A.R. e Klerk, M. 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management* 84: 61-69.
- Primack, R.B., Ashton, P.S., Chai, P. e Lee, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* 66: 577-588.
- Pulliam, H.R. e Dunning, J.B. 1997. Demographic process: populations dynamics in heterogeneous landscapes. *In: Meffe, G.K. e Carroll, C.R. Principles of conservation biology.* Sunderland Sinauer Associates.
- Santos, F.A.M., Pedroni, F., Alves, L.F. e Sanchez, M. 1998. Structure and dynamics of tree species of the Atlantic Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciência* 70: 873-880.
- Schemske, D.W., Husband, B.C, Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M. e Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. e Putz, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- Watkinson, A.R. 1997. Plant population dynamics. *In: Crawley. M.J. (Ed). Plant Ecology,* pp 137-184. Blackwell Scientific, Oxford.

Capítulo 1

Variação espaço-temporal da estrutura de tamanho de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no sudeste do Brasil

Resumo - A variação espaço-temporal da estrutura de tamanho de uma espécie arbórea emergente, *Aspidosperma polyneuron*, foi estudada em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual, a Reserva Municipal de Santa Genebra (SG) e Mata do Ribeirão Cachoeira (RC), na região Sudeste do Brasil. A estrutura de tamanho foi comparada em duas amostragens com um intervalo de aproximadamente 4 anos em uma área de 1 ha na SG para os indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 5 cm e em metade dessa área para todos os indivíduos da espécie. A estrutura de tamanho populacional foi descrita ainda em duas outras áreas de 0,5 ha com fisionomia semelhante, uma na própria SG e outra na RC. Foi observada uma variação temporal da estrutura de tamanho dos indivíduos com DAP < 5 cm, mas não daqueles com DAP ≥ 5 cm. Esse resultado pode refletir a ocorrência de eventos de maior intensidade reprodutiva no passado que não chegaram ainda a afetar a estrutura de tamanho dos indivíduos com DAP ≥ 5 cm. Alternativamente, pode ser decorrência de uma baixa taxa de ingresso na classe de DAP ≥ 5 cm, o que faria com que alterações da demografia dos menores indivíduos tenham pouca influência sobre a estrutura de tamanho dos maiores. A estrutura de tamanho, principalmente dos indivíduos com DAP < 5 cm, variou também no espaço, sendo que as diferenças foram mais intensas dentro de um fragmento do que entre fragmentos. Os resultados obtidos sugerem que a demografia de *A. polyneuron* varia em pequenas escalas espaciais e temporais e ressaltam a necessidade de estudos posteriores sobre os mecanismos que ocasionam essas diferenças.

Introdução

Os estudos demográficos podem ser subdivididos em estudos de dinâmica populacional, os quais abordam as variações do número de indivíduos ao longo de um período de tempo, e estudos de estrutura populacional, que descrevem a distribuição dos indivíduos segundo uma determinada variável. Estes últimos podem abordar as estruturas de tamanho, genéticas, espaciais ou etárias de uma população. A distribuição de indivíduos em classes de tamanho reflete a ação de fatores bióticos e abióticos sobre as taxas de crescimento e mortalidade características de cada classe, assim como eventos passados de recrutamento (Hutchings 1997).

A estrutura de tamanho de populações vegetais tem sido utilizada como indicativo dos padrões de regeneração e para classificar espécies em grupos ecológicos (Gentry e Terborgh 1990; Clark 1994; Poorter *et al.* 1996). Em espécies arbóreas, é comum a

ocorrência de estruturas de tamanho do tipo “J-reverso”, a qual é frequentemente interpretada como sinal de estabilidade ou crescimento populacional e capacidade de regeneração freqüente no sub-bosque da floresta (Knight 1975; Oliveira *et al.* 1989; Henriques e Souza 1989; Oliveira-Filho *et al.* 1996; Grau 2000). Espécies emergentes, contudo, geralmente apresentam estruturas irregulares, com escassez de indivíduos nas menores classes de tamanho ou em classes intermediárias, o que seria decorrente de eventos de recrutamento infreqüentes devido à dependência de clareiras para regeneração ou do rápido crescimento nos estágios iniciais de desenvolvimento (Gentry e Terborgh 1990; Felfili 1997; Killen *et al.* 1998; Alves 2000).

A caracterização de aspectos da ecologia de uma espécie a partir da estrutura de tamanho, no entanto, precisa levar em consideração as possíveis variações espaciais e temporais dessa estrutura. A variação espaço-temporal dos parâmetros demográficos e do crescimento dos indivíduos de espécies vegetais foi documentada em diversos trabalhos na literatura, em diferentes escalas a partir de dezenas de metros (e.g. Primack *et al.* 1985; Lieberman e Lieberman 1987; Manokaran e Kochumen 1987; Moloney 1988; Lieberman *et al.* 1990; Milton *et al.* 1994; Horvitz e Schemske 1995; Oostermeijer *et al.* 1996; Damman e Cain 1998; Castellani *et al.* 2001). Tendo em vista que a estrutura de tamanho é decorrente dos parâmetros demográficos e do crescimento dos indivíduos, espera-se que a variação espaço-temporal desses últimos se reflita em variações da estrutura no tempo e no espaço.

Embora seja amplamente assumido que a amostragem de grandes áreas e durante longos períodos possibilitem a obtenção das características demográficas da vegetação (Sheil e May 1996), a comparação da demografia em diferentes locais permite uma melhor compreensão das características da espécie e dos fatores que influenciam sua estrutura e

dinâmica populacional (Swaine *et al.* 1987; Moloney 1988; Clark e Clark 1992). Estudos que abordem a distribuição de tamanho dos indivíduos de espécies arbóreas em diferentes locais e/ou períodos, no entanto, são raros (e.g. Rao *et al.* 1990; Martini 1996; Poorter *et al.* 1996; Wiegand *et al.* 2000).

O presente estudo teve como objetivos: 1) avaliar a variação temporal da estrutura de tamanho de *Aspidosperma polyneuron*, uma espécie arbórea emergente, em um fragmento de floresta semidecídua; 2) avaliar a variação espacial da estrutura de tamanho da mesma espécie em diferentes escalas, comparando amostras entre áreas com fisionomia semelhantes dentro de um mesmo fragmento florestal e entre fragmentos florestais semelhantes quanto ao tamanho, clima e formação vegetal.

Martini (1996) descreveu a estrutura de tamanho dos indivíduos de *A. polyneuron* na Reserva Municipal de Santa Genebra, um fragmento de floresta semidecídua situado no município de Campinas, SP, e encontrou uma grande proporção (> 60 % da população) de indivíduos com menos de 1 cm de diâmetro medido a altura do solo. A dinâmica populacional dos indivíduos com diâmetro a altura do peito igual ou maior que 5 cm também foi abordada no mesmo estudo e demonstrou um declínio do número dos mesmos a uma taxa de 2,5% ao ano. Uma vez que a abundância de indivíduos nas menores classes de tamanho não está de acordo com o padrão encontrado na literatura para espécies emergentes, seria esperado que a estrutura de tamanho da espécie fosse temporalmente variável no local. Por outro lado, como a área amostrada foi relativamente pequena (0,5 ha), é possível que a regeneração de *A. polyneuron* seja heterogeneamente distribuída no espaço, e, em uma escala maior, a estrutura de tamanho seja diferente. Havendo variação espacial da estrutura, seria esperado que essa fosse maior entre fragmentos florestais do que

dentro de um mesmo fragmento, desde que a comparação se restrinja a áreas com fisionomias semelhantes.

Materiais e Métodos

1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado em dois fragmentos florestais: a Reserva Municipal de Santa Genebra e a Mata Ribeirão Cachoeira. A Reserva Municipal de Santa Genebra possui uma área de 251,8 ha e localiza-se a 22° 49' S e 47° 06' W, no município de Campinas, SP, na região sudeste do Brasil, a uma altitude ao redor de 670m (Morellato e Leitão-Filho 1995). O clima da região é do tipo Cwa de Köppen, mesotérmico, úmido, com uma estação chuvosa e quente, de outubro a março, e uma estação seca pronunciada nos meses de abril a setembro, quando ocorrem também as temperaturas mais baixas (Martini 1996). Geadas ocorrem nos meses mais frios em um intervalo médio de 8,3 anos (Martini 1996). A temperatura média na região é de 20,6° C e a precipitação média anual é de aproximadamente 1383 mm (Martini 1996). O tipo de vegetação predominante na Reserva de Santa Genebra é a Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1992), onde se situa a área amostrada no presente estudo. A Reserva apresenta ainda locais de fisionomia distinta, como florestas higrófilas nas baixadas, áreas de borda e uma área que foi queimada em 1981 (Castellani e Stubblebine 1993).

Antes de ser doada para a prefeitura, a mata de Santa Genebra foi utilizada como viveiro de café e sofreu extração seletiva de madeiras nobres e corte raso para aproveitamento de lenha (Morellato e Leitão-Filho 1995). Atualmente, apesar de abrigar o maior fragmento florestal do município de Campinas (Santin 1999) e de ser relativamente

grande se comparada com os remanescentes de floresta no interior do Estado de São Paulo, a Reserva de Santa Genebra constitui uma floresta isolada de outras matas pela agricultura e por loteamentos urbanos (Rodrigues 1995).

A Mata Ribeirão Cachoeira possui área total de 233,7 ha e localiza-se a 22° 50' S e 46° 55'W, no município de Campinas (Miranda 1995 *apud* Santos 1998), a aproximadamente 14 Km da Reserva de Santa Genebra. Trata-se do fragmento florestal melhor conservado do município de Campinas, o que se deve à sua localização e histórico (Santos 1998). A mata se situa dentro do condomínio rural Colinas do Atibaia, onde poucos lotes têm área construída, em sua maioria chácaras de fim de semana. Nas proximidades do condomínio, o desenvolvimento urbano e industrial é baixo, sendo a maior parte da região ocupada por pastos, reflorestamentos e fragmentos florestais com diferentes graus de perturbação (Santos 1998). A vegetação predominante e o clima são os mesmos que os mencionados anteriormente para a Reserva Municipal de Santa Genebra. As temperaturas médias anuais oscilam em torno de 20,3 °C e a precipitação média anual é de 1.409 mm. O relevo na Mata Ribeirão Cachoeira é composto de morros e morrotes e a altitude no fragmento varia entre 630 e 763 m (Miranda 1995 *apud* Santos 1998). Neste local, o relevo é visivelmente mais acidentado do que aquele da Reserva de Santa Genebra. Além disso, a Mata do Ribeirão Cachoeira é atravessada por um pequeno rio que lhe dá nome. Apesar destas diferenças, as semelhanças com relação ao clima, tipo de vegetação predominante e tamanho dos fragmentos permitem a melhor avaliação possível da variabilidade das características demográficas da espécie dentro de um mesmo conjunto de condições ambientais, uma vez que não existem outros fragmentos com tais características na região.

2. Espécie estudada

Aspidosperma polyneuron Muell. Arg. (Apocynaceae) é uma espécie arbórea, com indivíduos adultos atingindo 20 a 30 metros de altura. Segundo Lorenzi (1992), a espécie é esciófita, perenifólia, que ocorre exclusivamente no interior da floresta primária densa. Floresce durante os meses de outubro a novembro. A maturação dos frutos ocorre nos meses de agosto a setembro. Não floresce anualmente, produzindo grande quantidade de sementes apenas a intervalos de 2 a 4 anos. Suas sementes são aladas, facilitando a dispersão anemocórica., não possuem dormência e perdem a viabilidade em seis meses quando armazenadas em laboratório (Carvalho 1994). É árvore longeva, podendo ultrapassar 1200 anos de idade (Carvalho 1994). Tem madeira moderadamente pesada (0.79 g/cm^3), dura, mas fácil de rachar (Lorenzi 1992, Carvalho 1994). No Brasil ocorre da Bahia até o Paraná, na região centro-oeste e em Rondônia. Foi classificada como secundária tardia (Bernacci e Leitão-Filho 1996), ou seja, espécie que se desenvolve no sub-bosque em condições de sombra densa ou leve, podendo aí permanecer toda vida, ou então crescer até o dossel ou a condição emergente.

A. polyneuron é a segunda espécie arbórea mais abundante na área onde foi realizado o acompanhamento da estrutura de tamanho ao longo do tempo (Santos *et al.*, não publicado) e é frequentemente encontrada em levantamentos florísticos e fitossociológicos realizados em matas semidecíduas no Estado de São Paulo, apresentando geralmente um alto valor de IVI, devido tanto ao grande número de árvores amostradas quanto ao elevado DAP dos indivíduos (Maltez 1997). A espécie tem alto valor econômico, o que levou à intensa exploração seletiva da mesma em algumas áreas, sem qualquer preocupação com seu manejo e conservação (Maltez 1997).

3. Coleta de dados

3.1 Variação temporal

Em dois levantamentos na Reserva Municipal de Santa Genebra, um realizado entre 1982 e 1985 (daqui em diante referido como t_0) e outro entre 1994 e 1995 (daqui em diante referido como t_1), uma área de 1 hectare, subdividida em parcelas de 10 x 10 m, foi estudada (Santos et al. não publicado). Nela foram mapeados, plaquetados, identificados, medidos (perímetro a altura do peito - PAP) e acompanhados todos os indivíduos de espécies arbóreas maiores que 5 cm de diâmetro a altura do peito (DAP).

Martini (1996), através de amostragem realizada em t_1 , descreveu a estrutura de tamanho de *A. polyneuron* em metade dessa área (200 parcelas de 5 x 5 m², totalizando 0,5 ha, daqui em diante referida como área SG1a). Para tanto nesse local foi medido, além do DAP dos indivíduos com $DAP \geq 5$ cm, o diâmetro à altura do solo (DAS) dos indivíduos com menos de 5 cm de DAP. A outra metade do hectare, onde somente os adultos foram amostrados em t_1 , será referida daqui em diante como SG1b.

No período de agosto a dezembro de 1999 (daqui em diante referido como t_2) todos os indivíduos vivos de *A. polyneuron* com $DAP < 5$ cm amostrados na área SG1a por Martini (1996) foram reamostrados através da medição do DAS de cada um. Os indivíduos ingressantes na mesma área também foram medidos e marcados. No caso dos indivíduos de *A. polyneuron* com $DAP \geq 5$ cm nas áreas SG1a e SG1b, foi medido o PAP. Os indivíduos que atingiram mais de 5 cm de DAP durante o período foram medidos, mapeados e numerados.

3.2 Variação espacial

Com o intuito de avaliar a ocorrência de variações espaciais da estrutura de tamanho da espécie, duas outras áreas de 0,5 ha, subdivididas em 200 parcelas de 5 x 5 m², foram demarcadas, sendo uma na própria Mata de Santa Genebra (distante aproximadamente 200 m da área SG1a e daqui em diante referida como área SG2) e outra no Ribeirão Cachoeira (daqui em diante referida como área RC), ambas com altura de dossel e densidade de árvores o mais semelhante possível das áreas SG1a e SG1b. Na Mata do Ribeirão Cachoeira foi escolhido um local que fosse o mais distante do rio e com o relevo o menos acidentado possível para o estabelecimento das parcelas. Nas áreas SG2 e RC, nos meses de janeiro a março de 2000 e de maio a julho do mesmo ano (também referidos como t₂), respectivamente, foram feitas as mesmas medidas mencionadas para a área SG1a. Um resumo das amostragens realizadas nas quatro áreas estudadas pode ser encontrado na Tabela 1.

Tabela 1: Indivíduos de *A. polyneuron* amostrados em t₀, t₁ e t₂ nas quatro parcelas (0,5 ha cada) de estudo. (SG1a e SG1b = áreas contíguas demarcadas em t₀ na Reserva Municipal de Santa Genebra; SG2 = área demarcada em t₂ na Santa Genebra; RC = área demarcada em t₂ na Mata do Ribeirão Cachoeira).

	t ₀ (1982/1985)	t ₁ (1994/1995)	t ₂ (1999/2000)
SG1a	DAP ≥ 5 cm	todos	todos
SG1b	DAP ≥ 5 cm	DAP ≥ 5 cm	DAP ≥ 5 cm
SG2	-	-	todos
RC	-	-	todos

4. Análise dos dados

Os indivíduos foram divididos nas seguintes classes de tamanho: i) jovem I: indivíduos sem cotilédones ou marcas cotiledonares e menores que 1 cm de DAS; ii) jovem II: indivíduos com mais de 1cm de DAS e com menos de 5 cm de DAP; iii) adultos: indivíduos maiores que 5 cm de DAP. Plântulas (indivíduos com folhas ou cicatrizes cotiledonares) não foram incluídas nesse estudo. É importante ressaltar que essas classes representam apenas divisões de tamanho e não estádios ontogenéticos das plantas. Na classe de adultos, por exemplo, estão incluídos tanto indivíduos reprodutivos como não reprodutivos. Contudo, como essas foram as classes adotadas por Martini (1996), optou-se por mantê-las no presente estudo para facilitar as comparações.

A comparação da proporção de indivíduos nas classes jovem I, jovem II e adultos entre áreas e entre t_1 e t_2 na área SG1a foi realizada através de testes de χ^2 para independência de amostras. As classes de jovens e adultos foram subdivididas em subclasses de DAS e DAP, respectivamente, sendo essas distribuições comparadas através de testes de Kolmogorov - Smirnov (Zar 1984). O nível de significância de 5% foi corrigido em cada caso através de testes de Bonferroni seqüenciais (Rice 1989), de forma a reduzir a probabilidade de rejeitar H_0 quando ela é verdadeira. Foi calculado ainda o ajuste dessas distribuições ao modelo exponencial negativo, tendo sido utilizados como valores de tamanho o ponto médio de cada classe, sendo que para os indivíduos com mais de 40 cm de DAP, foi utilizado o valor de 50 cm.

Resultados

Varição temporal

Na área SG1a, foram amostrados 1247 indivíduos de *A. polyneuron* em t_1 e 1124 indivíduos em t_2 . A proporção de jovens I, jovens II e adultos diferiu significativamente no tempo ($\chi^2 = 15,54$; $p < 0,001$; Figura 1). Essa diferença na estrutura de tamanhos deveu-se principalmente a uma maior proporção em t_2 de jovens II em relação a jovens I. Da mesma forma, a distribuição de indivíduos com $DAP < 5$ cm em subclasses de 0,5 cm de DAS diferiu significativamente no tempo ($D_{\text{máx}} = 0,078$; $p = 0,001$; Figura 2). A estrutura de tamanho dos indivíduos com $DAP \geq 5$ cm, contudo, não se alterou no período na SG1a ($D_{\text{máx}} = 0,037$; $p = 0,892$; Figura 3), nem na SG1b ($D_{\text{máx}} = 0,027$; $p = 0,951$; Figura 4).

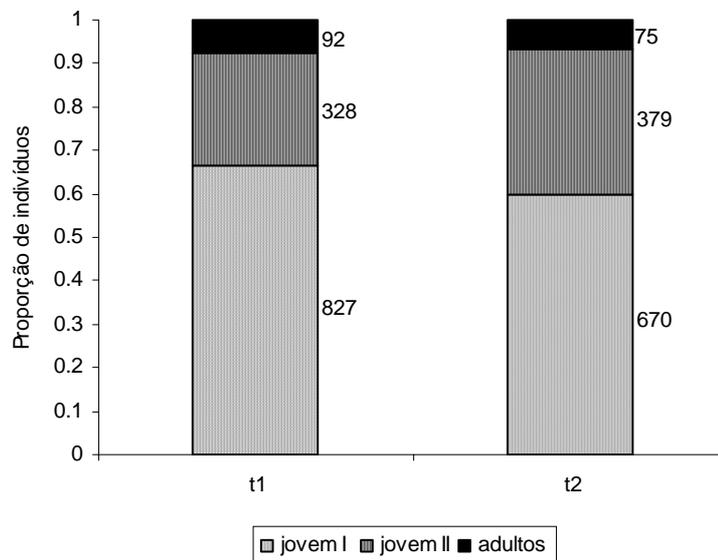


Figura 1: Proporção de indivíduos em diferentes classes de tamanho em t_1 e t_2 na área SG1a.

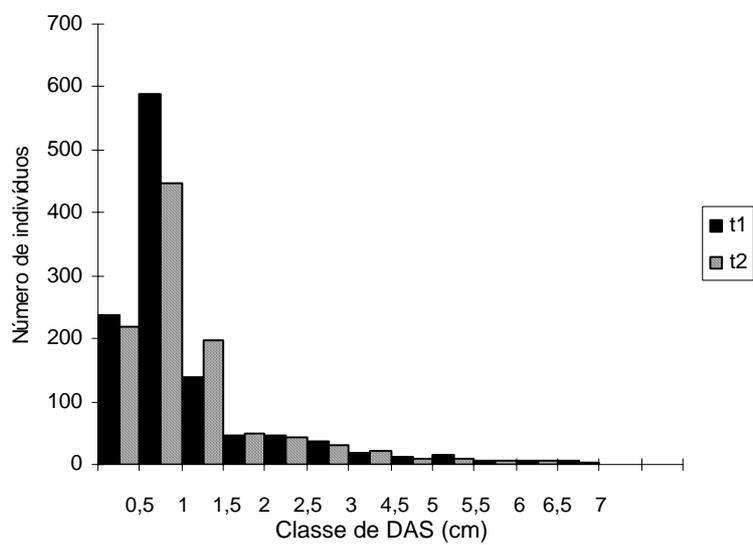


Figura 2: Distribuição de indivíduos com menos que 5 cm de DAP em classes de diâmetro a altura do solo de 0,5 cm em t₁ e t₂ na área SG1a.

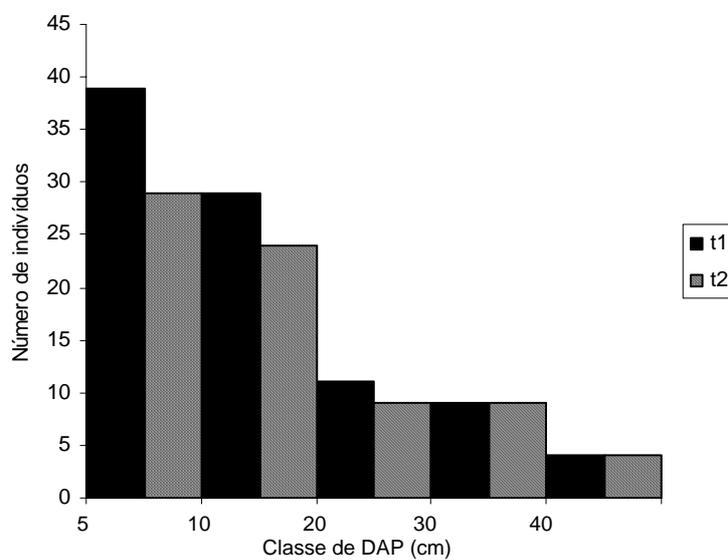


Figura 3: Distribuição de indivíduos com DAP ≥ 5 cm em classes de DAP em t₁ e t₂ na área SG1a.

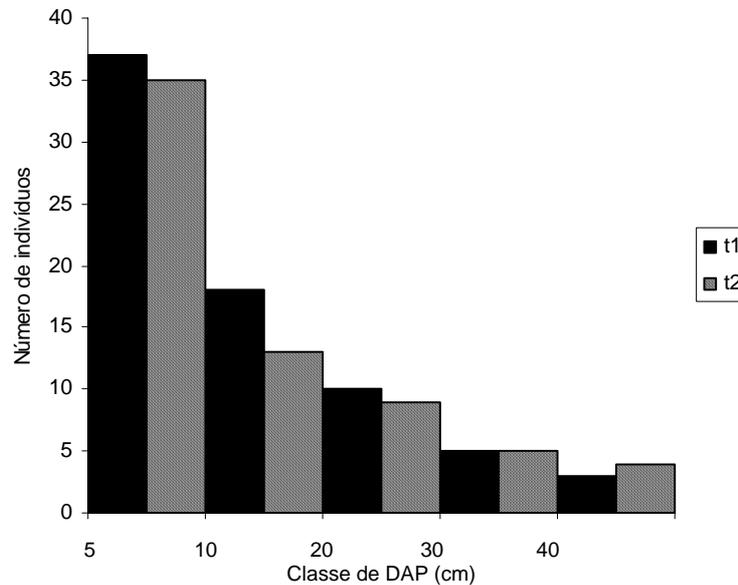


Figura 4: Distribuição de indivíduos com DAP ≥ 5 cm em classes de DAP em t₁ e t₂ na área SG1b.

Variação espacial

A densidade total de indivíduos variou entre as áreas SG1a (1124 indivíduos), RC (922 indivíduos) e SG2 (296 indivíduos), assim como a distribuição dos mesmos nas classes de tamanho (Figuras 1 e 5). A área SG2 apresentou uma densidade cerca de 3 a 4 vezes menor de indivíduos e uma alta proporção de jovens II (86%) com relação aos outros locais, diferindo significativamente tanto da área SG1a ($\chi^2 = 277,03$; $p < 0,001$) quanto da RC ($\chi^2 = 384,05$; $p < 0,001$) com relação à distribuição de indivíduos nessas três classes de tamanho. A proporção de indivíduos jovens I, jovens II e adultos também diferiu significativamente entre SG1a e RC ($\chi^2 = 24,06$; $p < 0,001$), tendo sido observada uma maior proporção de jovens I na área RC e uma proporção mais alta de jovens II e adultos na área SG1a.

A distribuição de jovens em classes de 0,5 cm de DAS (Figuras 2 e 6) diferiu entre as áreas SG1a e SG2 ($D_{\text{máx}} = 0,56$; $p < 0,001$), SG1a e RC ($D_{\text{máx}} = 0,21$; $p < 0,001$) e SG2 e RC ($D_{\text{máx}} = 0,66$; $p < 0,001$). A distribuição de tamanho (DAP) dos adultos (Figuras 3, 4 e 7), por outro lado, diferiu significativamente apenas entre as áreas SG1a e SG2 ($D_{\text{máx}} = 0,41$; $p = 0,004$), sendo semelhante entre SG1a e RC ($D_{\text{máx}} = 0,21$; $p = 0,053$), SG2 e RC ($D_{\text{máx}} = 0,19$; $p = 0,327$), SG1b e SG1a ($D_{\text{máx}} = 0,14$; $p = 0,235$), SG1b e SG2 ($D_{\text{máx}} = 0,27$; $p = 0,107$) e SG1b e RC ($D_{\text{máx}} = 0,12$; $p = 0,418$).

A estrutura de tamanho de jovens apresentou um bom ajuste à exponencial negativa nas áreas RC e SG1a (Tabela 2). Na área SG2, contudo, foi observada uma distribuição bimodal desses indivíduos. A distribuição dos adultos só se ajustou à exponencial negativa nas áreas SG1a e SG1b (Tabela 2). Nas áreas SG2 e RC, é possível que a menor densidade desses indivíduos tenha contribuído para a ausência de ajuste ao modelo exponencial negativo.

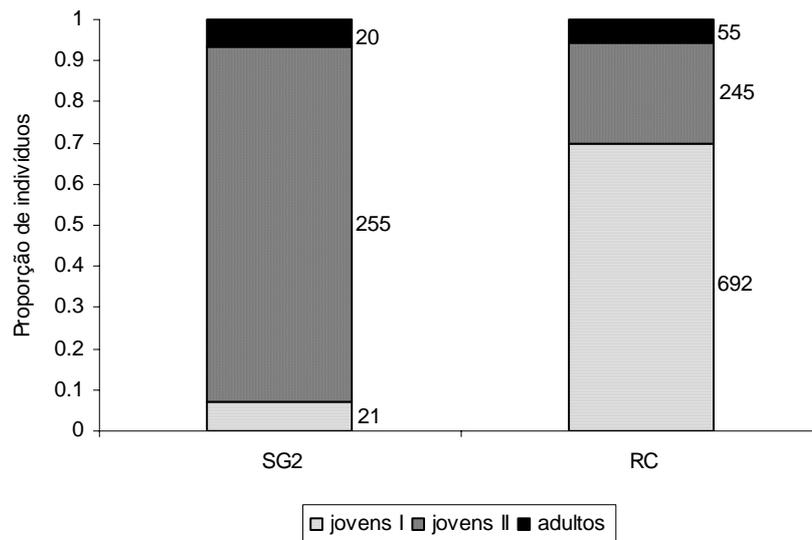
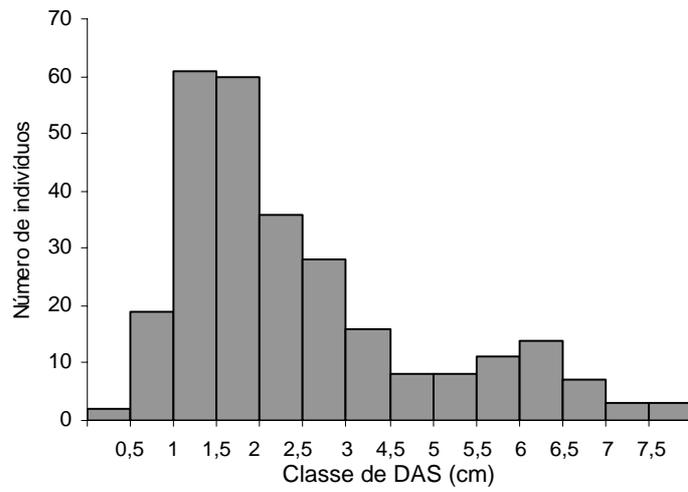
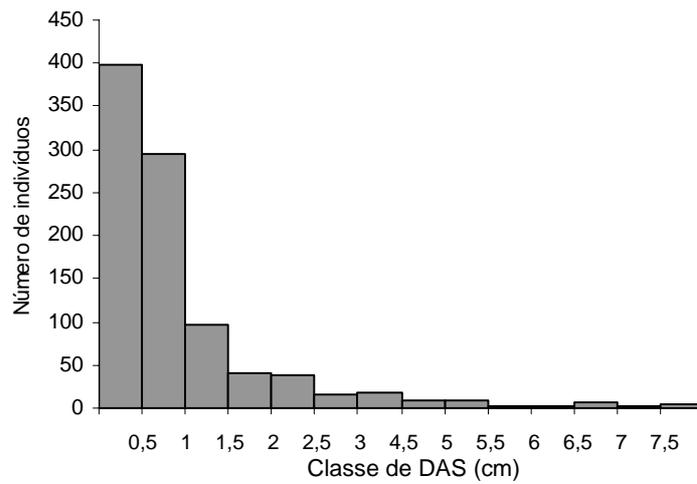


Figura 5: Proporção de indivíduos jovens I, jovens II e adultos nas áreas SG2 e RC.

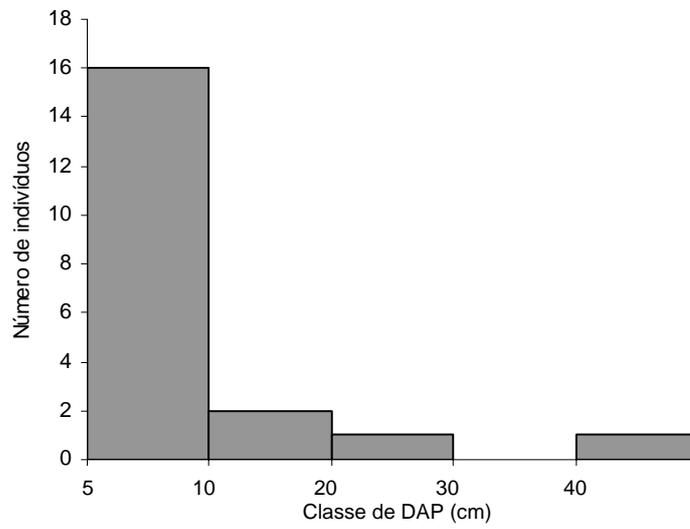


(a)

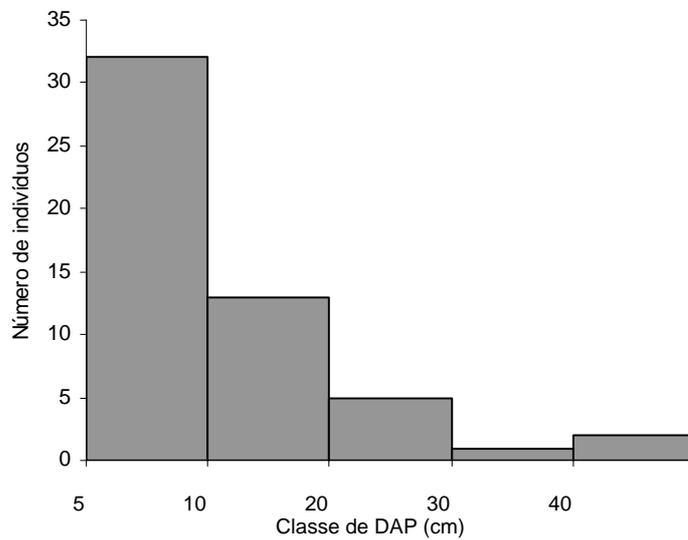


(b)

Figura 6: Distribuição de indivíduos com DAP < 5 c em classes de 0,5 cm de diâmetro a altura do solo (DAS) nas áreas: a) SG2; b) RC.



(a)



(b)

Figura 7: Distribuição de indivíduos com $DAP \geq 5$ cm em classes de diâmetro a altura do peito (DAP) nas áreas: a) SG2; b) RC.

Tabela 2: Valores de R^2 obtidos para o ajuste da distribuição de tamanho dos indivíduos à exponencial negativa nas quatro áreas de estudo (§ = ausência de dados para essa classe de tamanho nesse local).

Área	DAP < 5 cm	DAP ≥ 5 cm
SG1a	0,951**	0,931*
SG1b	§	0,882*
SG2	0,220	0,651
RC	0,874**	0,763

* $p < 0,05$; ** $p < 0,001$

Discussão

A grande proporção de indivíduos jovem I e II de *A. polyneuron* nas áreas SG1a e RC não está de acordo com a escassez de indivíduos pequenos de espécies emergentes documentada em outras florestas tropicais (Gentry e Terborgh 1990; Felfili 1997; Killen *et al.* 1998). É interessante notar, contudo, que em uma floresta no Peru, a única exceção de árvore emergente anemocórica com ausência de indivíduos pequenos foi uma espécie congênica, *A. megaphyllum* (Gentry e Terborgh 1990). No caso de *A. polyneuron*, o baixo ritmo de crescimento de jovens e a freqüente ocorrência de quebras (capítulo 3), certamente contribuem para o acúmulo de indivíduos nas menores classes de tamanho. Por outro lado, a escassez de indivíduos jovens I na área SG2 sugere que, em escalas maiores, a estrutura de tamanho da espécie pode ser diferente, o que seria decorrente principalmente de uma heterogeneidade espaço-temporal das condições bióticas e abióticas apropriadas para regeneração.

A estrutura de tamanho tipo J-invertido é em geral interpretada como sinal de estabilidade ou crescimento populacional e capacidade de regeneração freqüente no sub-bosque da floresta (Knight 1975; Oliveira *et al.* 1989; Oliveira-Filho *et al.* 1996). Essa interpretação, contudo, não está de acordo com o declínio populacional da espécie na área

SG1a no período de estudo, local que apresentou os melhores ajustes à exponencial negativa. Assim, os resultados demonstram que inferências sobre a dinâmica populacional baseadas em estruturas de tamanho devem ser encaradas com muita cautela. Embora os perigos de se fazer tais inferências já tenham sido demonstrados anteriormente por outros autores (Jonhson *et al.* 1994; Martini 1996; Condit *et al.* 1998), esse tipo de interpretação da estrutura de tamanho ainda é freqüentemente encontrada na literatura (e.g. Poorter *et al.* 1996; Felfili 1997; Grau 2000).

Na área SG1a, a classe jovem II teve um aumento do número de indivíduos, tanto em termos absolutos como relativos, enquanto o número de adultos e jovens I diminuiu com relação a t_1 . Adicionalmente, a alteração da estrutura de tamanho dos jovens entre t_1 e t_2 sugere uma instabilidade temporal dos parâmetros demográficos desses indivíduos, a qual, contudo, não ocasionou alterações na estrutura de tamanho dos adultos entre t_1 e t_2 . Duas hipóteses, distintas mas não excludentes, podem ser formuladas para tentar explicar esses resultados.

É possível que tenha ocorrido no passado, um período de maior intensidade reprodutiva, e indivíduos que germinaram nesse período podem estar momentaneamente acumulados na classe jovem II. Nesse caso, seria esperada, no futuro, uma reversão na tendência de declínio da classe de adultos e, caso ocorram novos períodos de maior intensidade reprodutiva, da população como um todo.

Outra explicação seria a permanência prolongada de indivíduos na classe jovens II, ocasionada por quebras ou por supressão do crescimento em condições de sombreamento nessa fase do ciclo de vida. Assim, a dificuldade de transição de jovens II para adultos faria com que alterações da demografia dos jovens tivesse pouco ou nenhum efeito sobre a estrutura populacional dos adultos. A proporção relativamente baixa de indivíduos jovens II

com ausência de crescimento em comprimento e a alta proporção desses indivíduos com decréscimo de tamanho no período (capítulo 3) fortalecem a hipótese das quebras, embora elas não sejam excludentes.

Na Reserva de Santa Genebra, existe uma alta densidade e riqueza de lianas (136 espécies) no interior da mata, que é decorrente em parte da maior iluminação do sub-bosque, por se tratar de uma floresta semidecídua, mas que foi provavelmente exacerbada pela criação de clareiras devido à retirada de madeira no passado (Leitão Filho 1995). A ocupação das copas de árvores por algumas destas espécies e subsequente quebra de indivíduos arbóreos é assim, extremamente comum na área (Leitão Filho 1995), e pode estar impedindo que indivíduos jovens II de *A. polyneuron* alcancem o estágio reprodutivo, provocando o declínio populacional observado. Nesse caso, o controle de espécies invasoras de lianas no interior da mata seria necessário para reverter a tendência de decréscimo de *A. polyneuron*. Martini (1996) observou que a estrutura de tamanho dos adultos permaneceu estável entre t_0 e t_1 . A estabilidade da estrutura populacional dos adultos entre t_0 e t_2 parece, de fato, indicar que o declínio do número desses indivíduos observado nesse período (capítulo 3) é uma tendência da população, e não apenas uma fase em um ciclo de flutuações.

Uma diminuição da capacidade de regeneração em locais sujeitos a perturbação antrópica (fogo, corte seletivo de madeira e pastagem de gado) foi observada por Barchuk e Díaz (1999) para uma espécie congênica, *Aspidosperma quebracho-blanco*. Em áreas de chaco na Argentina, a espécie apresentou menor proporção de indivíduos com $DAS < 5$ cm e menor densidade de indivíduos com $DAS > 5$ cm em locais perturbados em comparação com uma área não perturbada (Barchuk e Díaz 1999).

Foi encontrada uma ampla variação espacial da distribuição de tamanho dos indivíduos de *A. polyneuron*. A estrutura de tamanho da espécie foi mais discrepante entre as áreas SG1a e SG2, as quais diferiram tanto na distribuição de jovens como de adultos. As diferenças foram menos pronunciadas entre SG1a e RC, assim como entre SG2 e RC. Esses resultados demonstram que as variações da estrutura de tamanho podem ser mais intensas dentro de um fragmento florestal do que entre trechos de fragmentos diferentes.

A estrutura populacional dos jovens foi muito variável, diferindo entre as três áreas, enquanto a distribuição de tamanho dos adultos diferiu significativamente apenas entre as áreas SG1a e SG2. Grau (2000) estudou a estrutura populacional de *Cedrela lilloi* considerando apenas os indivíduos com DAP > 4 cm, em três parcelas dentro de um parque nacional na Argentina, encontrando estruturas etárias diferentes, mas distribuições de tamanho semelhantes. O autor concluiu que devem ter havido picos de recrutamento em diferentes épocas entre as áreas, sendo a variação da taxa de ingresso de indivíduos possivelmente decorrente de diferenças nas condições climáticas, produção ou predação de sementes, herbivoria ou na formação de clareiras. Essas variações, contudo, não provocaram alterações na estrutura de tamanho dos maiores indivíduos da espécie. Da mesma forma, no presente estudo, variações espaciais do número de indivíduos nas menores classes de tamanho parecem não influir fortemente na distribuição de tamanho dos maiores indivíduos, provavelmente devido à alta mortalidade característica das classes iniciais. No caso de *A. polyneuron* é possível apenas afirmar que as diferenças encontradas nas menores classes de tamanho não devem ter sido decorrentes de variações climáticas ou da fisionomia da vegetação, uma vez que estas são semelhantes entre as áreas estudadas. Inúmeros outros fatores, no entanto, podem ocasionar diferenças na estrutura de tamanho, tais como intensidade de perturbação antrópica (Rao *et al.* 1990; Poorter *et al.* 1996), solo,

relevo (Poorter *et al.* 1996; Clark *et al.* 1998), produção ou predação de sementes, herbivoria, competição interespecífica, entre outros.

A interpretação de estruturas de tamanho possui sérias limitações (Jonhson *et al.* 1994; Condit *et al.* 1998). Contudo, a variação encontrada fornece fortes indícios de que os parâmetros demográficos de *A. polyneuron* variam em pequenas escalas espaciais e temporais. Em especial, a grande variação da estrutura de tamanho entre áreas com fisionomias semelhantes dentro de um mesmo fragmento florestal chama a atenção para a necessidade de estudos posteriores sobre os mecanismos que ocasionam essas diferenças. Dessa forma, estudos baseados nesse tipo de análise não substituem a realização de pesquisas de longo prazo, mas podem constituir um primeiro passo para a compreensão da variação espacial e temporal dos parâmetros demográficos de espécies vegetais.

Bibliografia

- Alves, L.F. 2000. Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Barchuk, A.H. e Díaz, M.P. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. In the arid chaco (Córdoba, Argentina). *Forest Ecology and Management* 118:31-36.
- Bernacci, F.C. e Leitão-Filho, H.F. 1996. Flora fanerogâmica da floresta da fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 19: 149-164.
- Carvalho, P.E.R. 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa-CNPQ/SPI, Colombo, PR.
- Castellani, T.T. e Stubblebine, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 181-203.
- Castellani, T.T., Scherer, K.Z. e Paula, G.S. 2001. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus* (Bong.)Kunth: demography and life history of a sand dune monocarpic plant. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 123-134.

- Clark, D.A. 1994. Plant Demography. *In*: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespdenheide, H.A. e Hartshorn, G.S.(Eds.). *La Selva -ecology and natural history of a neotropical rain forest*, pp. 90-105. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clark, D.B. e Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- 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 Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 101-112.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbel, S.P. e Foster, R.B. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* 152: 495-509.
- Damman, H e Cain, M.L. 1998. Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *Journal of Ecology* 86: 13-26.
- Felfili, J.M. 1997. Diameter and height distributions in a gallery forest tree community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-19991). *Revista Brasileira de Botânica* 20: 155-162.
- Gentry, A.H. e Terborgh, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu “mature” foodplain forest. *In*: Gentry, A.H. (ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 542-564. Yale University Press, New Haven and London.
- Grau, H.R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrella lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 227-242.
- Henriques, R.P.B. e Souza, E.C.E.G. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21: 204-209.
- Horvitz, C.C. e Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Hubbell, S.P. e Foster, R.B. 1990. 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 Haven and London.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. *In*: Crawley. M.J. (ed). *Plant Ecology*, pp 325-358. Blackwell Scientific, Oxford.
- IBGE 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. Divisão gráfica, Rio de Janeiro.

- Jonhson, E.A, Miyanishi, K. e Kleb, H.1994. The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstruction in a *Pinus contorta* – *Picea engelmannii* forest. *Journal of Ecology* 82: 923-931.
- Killen, T.J., Jardim, A. Mamani, F. e Rojas, N. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chaquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803-827.
- Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 45: 259-284.
- Leitão-Filho, H.F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. *In: Leitão Filho, H.F. e L.P.C. Morellato (eds.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*, p. 19-29. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lieberman, D. e Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- Lieberman, D., Hartshorn, G.S., Lieberman, M. e Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Station, 1969-1985. *In: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests*, pp. 509-521. Yale University Press, New Haven and London..
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, São Paulo.
- Maltez, H.M. 1997. Estrutura genética de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. - Apocynaceae (Peroba Rosa) em uma floresta estacional semidecidual no estado de São Paulo. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Manokaran, N. e Kochummen, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.
- Martini, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Milton, K., Laca, E.A. e Demment, M.W. 1994. Successional pattern of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82: 79-87.
- Moloney, K.A. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology* 69: 1588-1598.

- Morelato, P.C. e Leitão-Filho, H.F. 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Oliveira, P.E.A.M., Ribeiro, J.F. e Gonzales, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. Revista Brasileira de Botânica 12: 39-47.
- Oliveira-Filho, A.T., Camisão-Neto, A.A. e Volpato, M.M.L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. Biotropica 28: 762-769.
- Oostermeijer, J.G.B., Brugman, M.L., De Boer E.R. e Den Nijs, H.C.M. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. Journal of Ecology 84: 153-166.
- Poorter, L., Bongers, F., van Rompaey, R.S.A.R. e Klerk, M. 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. Forest Ecology and Management 84: 61-69.
- Primack, R.B., Ashton, P.S., Chai, P. e Lee, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. Ecology 66: 577-588.
- Rao, P., Barik, S.K., Pandey, H.N. e Tripathi, R.S. 1990. Community composition and tree population structure in a sub-tropical broad-leaved forest along a disturbance gradient. Vegetatio 88: 151-162.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43: 223-225.
- Rodrigues, R.R. 1995. A sucessão florestal. In: Leitão Filho, H.F. e L.P.C. Morelato (eds.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra, pp. 19-29. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Santin, D.A. 1999. A vegetação remanescente do município de Campinas (SP): mapeamento, caracterização fisionômica e florística, visando a conservação. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Rodrigues, R.R. e Shepherd, G.J. (não publicado) The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, SE, Brazil.
- Santos, K. 1998. Flora arbustivo-arbórea do fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, Campinas, SP. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Sheil, D. e May, R.M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. Journal of Ecology 84: 91-100.

- Swaine, M.D., Lieberman, D. e Putz, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- Wiegand, K, Ward, D., Thulke, H. e Jeltsch, F. 2000. From snapshot information to long-term population dynamics of Acacias by simulation model. *Plant Ecology* 150: 97-114.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Capítulo 2

Variação espaço-temporal da estrutura espacial de
Aspidosperma polyneuron Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois
fragmentos de floresta semidecídua no sudeste do Brasil

Resumo - A variação espaço-temporal da estrutura espacial de uma espécie arbórea emergente, *Aspidosperma polyneuron*, foi estudada em dois fragmentos de floresta semidecídua, a Reserva Municipal de Santa Genebra (SG) e Mata do Ribeirão Cachoeira (RC), na região Sudeste do Brasil. A estrutura espacial foi comparada em duas amostragens com um intervalo de aproximadamente 4 anos em uma área de 0,5 ha, considerando diferentes tamanhos de parcela, na SG. O padrão espacial dos indivíduos nesse local foi comparado com duas áreas do mesmo tamanho e com fisionomia semelhante, uma no mesmo fragmento e outra na RC. Foram realizados testes de correlação para verificar se indivíduos de diferentes classes de tamanho (jovem I, jovem II e adultos) estiveram associados. A estrutura espacial se manteve temporalmente estável, sugerindo que os processos que a ocasionam também são constantes no tempo. Tanto a densidade como o padrão espacial de *A. polyneuron* diferiram entre as três áreas, sendo que as diferenças foram mais intensas dentro de um mesmo fragmento do que entre fragmentos. Foi observada uma associação negativa entre adultos e as classes de jovens em uma das áreas na SG, o que poderia ser decorrente de competição intraespecífica, atuação de inimigos naturais densidade e/ou distância dependente ou necessidade de clareiras para germinação. Nos outros locais, contudo, a mesma associação não foi observada. Assim, os resultados obtidos sugerem que os mecanismos que governam a dinâmica no espaço de *A. polyneuron* e suas importâncias relativas variam entre locais próximos e semelhantes.

Introdução

A distribuição de indivíduos de espécies arbóreas no espaço pode ser estudada em diferentes escalas, desde biogeográfica até a escala da disposição dos indivíduos dentro da comunidade (Hay *et al.* 2000). Nas maiores escalas, todas as espécies apresentam um padrão agregado, decorrente da heterogeneidade espacial das condições ambientais adequadas para o estabelecimento e a manutenção das populações (Lieberman e Lieberman 1994). Dentro de uma comunidade, contudo, a distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie pode ser, em diferentes escalas, aleatória, regular ou apresentar diferentes graus de agregação, podendo assim fornecer informações sobre dinâmica populacional e competição inter e intraespecífica (Forget *et al.* 1999).

O padrão mais frequentemente encontrado em espécies arbóreas tropicais é de agregação decrescente das menores para as maiores classes de tamanho (Henriques e Souza 1989; Oliveira *et al.* 1989; Martini 1996; He *et al.* 1997; Barot *et al.* 1999; Condit *et al.* 2000). O agrupamento dos indivíduos pode ser decorrente de dispersão limitada, reprodução assexuada, ou heterogeneidade ambiental (Phillips e MacMahon 1981; Hutchings 1997). A diminuição da agregação ao longo do desenvolvimento, por outro lado, é comumente interpretada como sinal de ocorrência de mecanismos dependentes de densidade e/ou de distância (Oliveira *et al.* 1989; Oliveira-Filho *et al.* 1996; Barot *et al.* 1999; Martens *et al.* 1997; mas veja Wiegand *et al.* 2000).

A existência de efeitos dependentes de densidade intraespecíficos em espécies arbóreas e sua importância na manutenção da diversidade de florestas tropicais já foi amplamente estudada e discutida na literatura (e.g. Alvarez-Buylla 1994; Wills *et al.* 1997; Matos *et al.* 1999; Webb e Peart 1999). O modelo mais discutido que envolve efeitos de mortalidade dependentes de densidade ou distância foi desenvolvido independentemente por Janzen (1970) e Connell (1971). Segundo estes autores, tendo em vista a concentração de sementes próximo à planta parental, a mortalidade de indivíduos nos estádios iniciais de desenvolvimento seria mais alta nessa área devido à ação de predadores de sementes, patógenos ou herbívoros que respondem à densidade e/ou à distância. Assim, a menor probabilidade de estabelecimento de coespecíficos próximo ao adulto reprodutivo explicaria então a alta diversidade e a baixa densidade de espécies arbóreas em florestas tropicais. Dez anos mais tarde, Hubbel (1980), baseado em um modelo estocástico, argumentou que tal processo não poderia ser o único responsável pela grande riqueza das florestas tropicais, a menos que a distância entre adultos coespecíficos fosse extremamente grande. Adicionalmente, segundo o mesmo autor, ainda que a mortalidade seja maior

próximo à planta parental, o número absoluto de indivíduos que germinam nesse local seria maior do que longe dele, devido à grande intensidade da chuva de sementes perto da copa. Isso explicaria, assim, a grande frequência de espécies com distribuição espacial agregada. O modelo de Janzen e Connell continua sendo discutido na literatura, com alguns trabalhos apresentando dados que apoiam (e.g. Henriques e Souza 1989; Forget 1991; Gilbert *et al.* 1994; Wills e Condit 1999; Grau 2000; Packer e Clay 2000) e outros não (e.g. Notman *et al.* 1996; Nichols *et al.* 1999), a existência e a generalidade dos processos previstos por esses autores.

Uma maior mortalidade de indivíduos nos estágios iniciais de desenvolvimento próximos a adultos pode ocorrer ainda devido à alelopatia intraespecífica, à competição entre plântulas ou entre estas e adultos (Howe e Smallwood 1982; Clark e Clark 1984). Esses processos, assim como previsto no modelo de Janzen e Connell, também ocasionariam uma distribuição de plântulas discordante da distribuição de sementes e um maior recrutamento distante dos adultos, gerando uma associação espacial negativa entre esses últimos e indivíduos nos estágios iniciais de desenvolvimento. A associação negativa entre indivíduos de diferentes classes de tamanho pode também ser ocasionada por diferenças dos requerimentos ambientais dessas classes (Manabe *et al.* 2000), os quais podem diferir ao longo do desenvolvimento (Clark e Clark 1992; Dalling *et al.* 2001). Associações positivas entre indivíduos de diferentes classes de tamanho, ao contrário, podem refletir semelhanças quanto aos requerimentos microambientais e/ou ausência de competição entre essas classes (Manabe *et al.* 2000).

Como ficou evidente, diferentes processos podem ocasionar um mesmo padrão. Adicionalmente, um padrão pode ser resultante da interação de diversos mecanismos (He *et al.* 1997; Grau 2000), o que dificulta sua interpretação. Assim, a descrição da estrutura

espacial constitui um primeiro passo para a elaboração de hipóteses sobre os mecanismos que originam o padrão observado, hipóteses essas que devem então ser testadas em estudos posteriores (Barot *et al.* 1999; Jeltsch *et al.* 1999).

Tendo em vista que a estrutura espacial pode diferir tanto dentro de uma população, como entre populações de uma espécie (Skarpe 1991; Lieberman e Lieberman 1994; Forget *et al.* 1999; Wiegand *et al.* 2000), é importante que a elaboração de hipóteses sobre os mecanismos que originam esse padrão leve em consideração sua variação no espaço, de forma que se possa distinguir entre as características da espécie e a influência do ambiente onde a população se encontra (Lieberman e Lieberman 1994). Adicionalmente, o acompanhamento da estrutura espacial ao longo do tempo é extremamente importante na elucidação dos processos dinâmicos que moldam esse padrão (Jeltsch *et al.* 1999; Wiegand *et al.* 2000). Segundo He *et al.* (1997), é razoável supor, considerando a complexidade das florestas tropicais, que os mecanismos que originam o padrão espacial das árvores e suas importâncias relativas devem diferir entre espécies, entre locais e em diferentes períodos. Dados sobre a variação espaço-temporal da estrutura espacial de espécies arbóreas são, contudo, raros na literatura.

Nesse sentido, o presente estudo teve como objetivos: 1) avaliar a variação temporal da estrutura espacial de *Aspidosperma polyneuron*, uma espécie arbórea emergente, em um fragmento de floresta semidecídua; 2) avaliar a variação da estrutura espacial em diferentes escalas, comparando amostras dentro de um fragmento florestal e entre fragmentos semelhantes quanto ao tamanho, clima e tipo de vegetação predominante. Martini (1996) descreveu a estrutura de tamanho de *Aspidosperma polyneuron* na Reserva Municipal de Santa Genebra, um fragmento de floresta semidecídua situado no município de Campinas, SP. A autora encontrou um grau de agregação decrescente da menor para a maior classe de

tamanho e uma associação negativa entre indivíduos jovens (diâmetro a altura do solo menor que 1 cm) e adultos (diâmetro a altura do peito maior que 5 cm). Embora a área amostrada fosse relativamente pequena (0,5 ha), seria esperado que esse padrão, comumente encontrado em espécies arbóreas, fosse temporalmente estável e se repetisse em outras áreas do fragmento florestal estudado, assim como em outras florestas da região.

Materiais e Métodos

1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado em dois fragmentos florestais: a Reserva Municipal de Santa Genebra e a Mata Ribeirão Cachoeira. A Reserva Municipal de Santa Genebra possui uma área de 251,8 ha e localiza-se a 22° 49' S e 47° 06' W, no município de Campinas, SP, na região sudeste do Brasil, a uma altitude ao redor de 670m (Morellato e Leitão-Filho 1995). O clima da região é do tipo Cwa de Köppen, mesotérmico, úmido, com uma estação chuvosa e quente, de outubro a março, e uma estação seca pronunciada nos meses de abril a setembro, quando ocorrem também as temperaturas mais baixas (Martini 1996). Geadas ocorrem nos meses mais frios em um intervalo médio de 8,3 anos (Martini 1996). A temperatura média na região é de 20,6° C e a precipitação média anual é de aproximadamente 1383 mm (Martini 1996). O tipo de vegetação predominante na Reserva de Santa Genebra é a Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1992), onde se situa a área amostrada no presente estudo. A Reserva apresenta ainda locais de fisionomia distinta, como florestas higrófilas nas baixadas, áreas de borda e uma área que foi queimada em 1981 (Castelani e Stubblebine 1993).

Antes de ser doada para a prefeitura, a mata de Santa Genebra foi utilizada como viveiro de café e sofreu extração seletiva de madeiras nobres e corte raso para aproveitamento de lenha (Morellato e Leitão-Filho 1995). Atualmente, apesar de abrigar o maior fragmento florestal do município de Campinas (Santin 1999) e de ser relativamente grande se comparada com os remanescentes de floresta no interior do Estado de São Paulo, a Reserva de Santa Genebra constitui uma floresta isolada de outras matas pela agricultura e por loteamentos urbanos (Rodrigues 1995).

A Mata Ribeirão Cachoeira possui área total de 233,7 ha e localiza-se a 22° 50' S e 46° 55'W, no município de Campinas (Miranda 1995 *apud* Santos 1998), a aproximadamente 14 Km da Reserva de Santa Genebra. Trata-se do fragmento florestal melhor conservado do município de Campinas, o que se deve à sua localização e histórico (Santos 1998). A mata se situa dentro do condomínio rural Colinas do Atibaia, onde poucos lotes têm área construída, em sua maioria chácaras de fim de semana. Nas proximidades do condomínio, o desenvolvimento urbano e industrial é baixo, sendo a maior parte da região ocupada por pastos, reflorestamentos e fragmentos florestais com diferentes graus de perturbação (Santos 1998). A vegetação predominante e o clima são os mesmos que os mencionados anteriormente para a Reserva Municipal de Santa Genebra. As temperaturas médias anuais oscilam em torno de 20,3 °C e a precipitação média anual é de 1.409 mm. O relevo na Mata Ribeirão Cachoeira é composto de morros e morrotes e a altitude no fragmento varia entre 630 e 763 m (Miranda 1995 *apud* Santos 1998). Neste local, o relevo é visivelmente mais acidentado do que aquele da Reserva de Santa Genebra. Além disso, a Mata do Ribeirão Cachoeira é atravessada por um pequeno rio que lhe dá nome. Apesar destas diferenças, as semelhanças com relação ao clima, tipo de vegetação predominante e tamanho dos fragmentos permitem a melhor avaliação possível da variabilidade das

características demográficas da espécie dentro de um mesmo conjunto de condições ambientais, uma vez que não existem outros fragmentos com tais características na região.

2. Espécie estudada

Aspidosperma polyneuron Muell. Arg. (Apocynaceae) é uma espécie arbórea, com indivíduos adultos atingindo 20 a 30 metros de altura. Segundo Lorenzi (1992), a espécie é esciófita, perenifólia, que ocorre exclusivamente no interior da floresta primária densa. Floresce durante os meses de outubro a novembro. A maturação dos frutos ocorre nos meses de agosto a setembro. Não floresce anualmente, produzindo grande quantidade de sementes apenas a intervalos de 2 a 4 anos. Suas sementes são aladas, facilitando a dispersão anemocórica, não possuem dormência e perdem a viabilidade em seis meses quando armazenadas em laboratório (Carvalho 1994). É árvore longeva, podendo ultrapassar 1200 anos de idade (Carvalho 1994). Tem madeira moderadamente pesada (0.79 g/cm^3), dura, mas fácil de rachar (Lorenzi 1992, Carvalho 1994). No Brasil ocorre da Bahia até o Paraná, na região centro-oeste e em Rondônia. Foi classificada como secundária tardia (Bernacci e Leitão-Filho 1996), ou seja, espécie que se desenvolve no sub-bosque em condições de sombra densa ou leve, podendo aí permanecer toda vida, ou então crescer até o dossel ou a condição emergente.

A. polyneuron é a segunda espécie arbórea mais abundante na área onde foi realizado o acompanhamento da estrutura espacial ao longo do tempo (Santos *et al.*, não publicado) e é frequentemente encontrada em levantamentos florísticos e fitossociológicos realizados em matas semidecíduas no Estado de São Paulo, apresentando geralmente um alto valor de IVI, devido tanto ao grande número de árvores amostradas quanto ao elevado DAP dos indivíduos (Maltez 1997). A espécie tem alto valor econômico, o que levou à

intensa exploração seletiva da mesma em algumas áreas, sem qualquer preocupação com seu manejo e conservação (Maltez 1997).

3. Coleta de dados

Através de amostragem realizada entre 1994 e 1995 (daqui em diante referida como t_1), Martini (1996) descreveu a estrutura de tamanho e espacial de *A. polyneuron* em uma área de 0,5 ha subdividida em 200 parcelas de $5 \times 5 \text{ m}^2$ (daqui em diante referida como SG1) na Reserva Municipal de Santa Genebra. Para tanto, foi medido o perímetro a altura do peito (PAP) dos indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual a 5 cm. Dos indivíduos com $\text{DAP} < 5 \text{ cm}$, foi medido o diâmetro a altura do solo (DAS). No período de agosto a dezembro de 1999 (daqui em diante referido como t_2) todos os indivíduos vivos de *A. polyneuron* amostrados por Martini (1996) foram reamostrados. Os indivíduos ingressantes na mesma área também foram medidos e marcados.

Com o intuito de avaliar a ocorrência de variações espaciais em diferentes escalas da estrutura espacial dos indivíduos da espécie, duas outras áreas de 0,5 ha, subdivididas em 200 parcelas de $5 \times 5 \text{ m}^2$ foram demarcadas em t_2 , sendo uma na própria Mata de Santa Genebra (distante aproximadamente 200 m da área SG1 e daqui em diante referida como área SG2) e outra no Ribeirão Cachoeira (daqui em diante referida como área RC), ambas com altura de dossel e densidade de árvores o mais semelhante possível da área SG1. Na Mata do Ribeirão Cachoeira foi escolhido um local que fosse o mais distante do rio e com o relevo o menos acidentado possível para o estabelecimento das parcelas. Nas áreas SG2 e RC, de janeiro a março de 2000 e de maio a julho do mesmo ano, respectivamente, foram feitas as mesmas medidas mencionadas para a área SG1.

4. Análise dos dados

Os indivíduos foram divididos nas seguintes classes de tamanho: i) jovem I: indivíduos sem cotilédones ou marcas cotiledonares e menores que 1 cm de DAS; ii) jovem II: indivíduos com mais de 1cm de DAS e com menos de 5 cm de DAP; iii) adultos: indivíduos maiores que 5 cm de DAP. Plântulas (indivíduos com folhas ou cicatrizes cotiledonares) não foram incluídas nesse estudo. É importante ressaltar que essas classes representam apenas divisões de tamanho e não estádios ontogenéticos das plantas. Na classe de adultos, por exemplo, estão incluídos tanto indivíduos reprodutivos como não reprodutivos. Contudo, como essas foram as classes adotadas por Martini (1996), optou-se por mantê-las no presente estudo para facilitar as comparações.

Foi calculado o índice de dispersão (ID = variância/média do número de indivíduos por parcela) para cada classe de tamanho e para o conjunto total de indivíduos amostrados em diferentes tamanhos de parcelas (25 m², 50 m², 100m², 250 m² e 650 m²), de forma a verificar se ocorrem alterações no padrão espacial dos indivíduos em função da escala observada. O I.D. foi obtido ainda para indivíduos ingressantes na classe jovem I, assim como para os indivíduos mortos de cada classe de tamanho e de todas as classes conjuntamente nos mesmos tamanhos de parcela. Valores de I.D = 1 indicam um padrão espacial aleatório, I.D.<1 indicam regularidade e I.D.>1 indicam agrupamento na disposição espacial dos indivíduos. Para testar se o valor de cada ID obtido é significativamente diferente de 1, foi utilizado um teste t (Brower e Zar 1977), segundo a fórmula:

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

Com $n-1$ graus de liberdade, onde n é igual ao número de parcelas. Adicionalmente, foi calculado, de acordo com Ludwig e Reynolds (1988), os coeficientes de correlação de Spearman entre indivíduos de diferentes classes de tamanho, e entre ingressantes na classe jovens I e adultos, de forma a verificar a existência de associação ou segregação destes indivíduos no espaço.

Para verificar a existência de efeito de densidade sobre a mortalidade de jovens I e II entre t_1 e t_2 , foi feita uma regressão linear entre a taxa de mortalidade desses indivíduos e sua densidade em t_1 em parcelas de 25 m² e 100 m². Adicionalmente, para verificar se a mortalidade desses indivíduos foi maior próximo a adultos coespecíficos, as parcelas de 25 m² com indivíduos adultos em t_1 foram agrupadas, assim como aquelas onde não havia nenhum desses indivíduos. A mortalidade de jovens I e II foi então comparada entre estes dois grupos de parcelas através de teste de χ^2 com correção de Yates.

Resultados

O padrão espacial dos indivíduos de *A. polyneuron* na área SG1 amostrados em t_2 se manteve constante com relação a t_1 . Em t_2 foram amostrados 1124 indivíduos (Tabela 1), os quais apresentaram um padrão espacial agregado, independentemente do tamanho da parcela, com um grau de agregação crescente das menores para as maiores escalas espaciais (Figura 1). O mesmo ocorreu para todas as classes de tamanho analisadas separadamente, exceto pelos adultos que se apresentaram dispostos aleatoriamente nas escalas de 25 e 50 m². A classe jovem I apresentou sempre maiores valores de agregação que as demais, seguida por jovem II.

Na mesma área, a mortalidade foi distribuída aleatoriamente no espaço para os adultos em todos os tamanhos de parcela analisados (Figura 2). Para a classe jovem I, ao contrário, a mortalidade aconteceu de forma agregada em todas as escalas espaciais. Os indivíduos da classe jovens II que morreram no período apresentaram valores de I.D. semelhantes em todas as escalas, os quais foram significativamente maiores que um em parcelas de até 250 m², mas não naquelas de 625 m². Esse resultado provavelmente é decorrente da diminuição do número de unidades amostrais quando se aumenta a escala de 250 m² para 625 m² (20 e 8 unidades amostrais, respectivamente). O ingresso de indivíduos na classe jovem I ocorreu agrupadamente em todas as escalas (Figura 3).

Foi encontrada, na área SG1, uma associação positiva altamente significativa entre as classes jovem I e jovem II em todas as escalas espaciais analisadas (Tabela 2). Os adultos apresentaram uma associação negativa significativa com jovens I nas parcelas de até 250 m² e com jovens II nas escalas até 100 m² (Tabela 2). Considerando somente os indivíduos que ingressaram na classe jovem I entre t₁ e t₂, observou-se uma associação espacial negativa significativa, porém fraca ($r = -0,171$; $p = 0,015$) com relação aos adultos apenas na escala de 25 m², sugerindo que o processo que ocasiona o espaçamento entre jovens I e adultos ocorre principalmente após a entrada dos indivíduos nessa primeira classe.

A taxa de mortalidade de indivíduos jovem I e II apresentou uma relação positiva, porém extremamente fraca ($r^2 = 0,036$; $p = 0,004$), com a densidade inicial dos mesmos em parcelas de 25 m². Em parcelas de 100m² não houve relação ($r^2 = 0,008$; $p = 0,556$). Adicionalmente, a mortalidade desses indivíduos não diferiu entre parcelas de 25m² com e sem adultos ($\chi^2 = 0,379$; $p = 0,604$).

Tabela 1: Número de indivíduos de cada classe de tamanho nas três áreas amostradas

Classe de tamanho	SG1	SG2	RC
Jovens I	670	21	692
Jovens II	379	255	245
Adultos	75	20	55

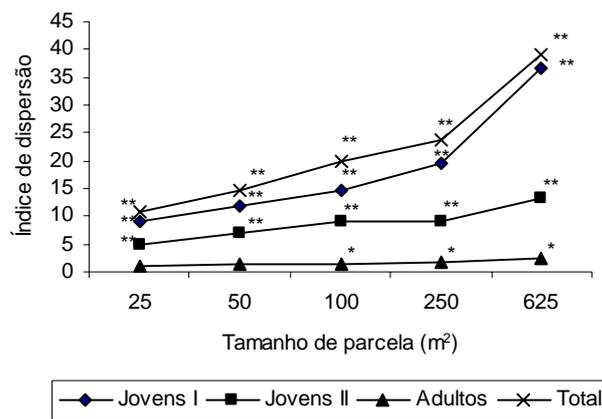


Figura 1: Índices de dispersão para cada classe de tamanho e para o conjunto total de indivíduos nas diferentes escalas espaciais analisadas na área SG1 (* = $p \leq 0,05$; ** = $p \leq 0,01$; para demais valores $p > 0,05$).

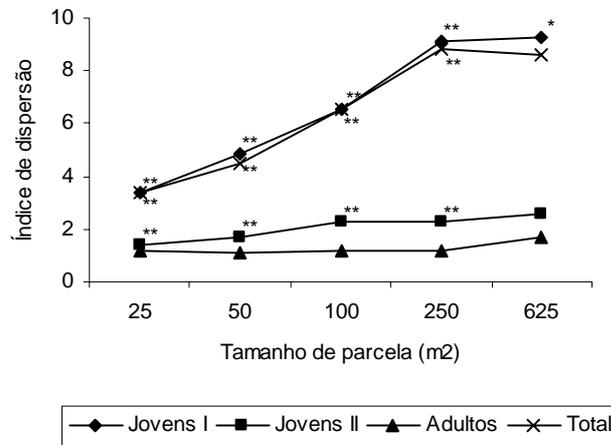


Figura 2: Índices de dispersão dos indivíduos mortos para cada classe de tamanho e para o conjunto total de indivíduos nas diferentes escalas espaciais analisadas na área SG1 (* = $p \leq 0,05$; ** = $p \leq 0,01$; para demais valores $p > 0,05$).

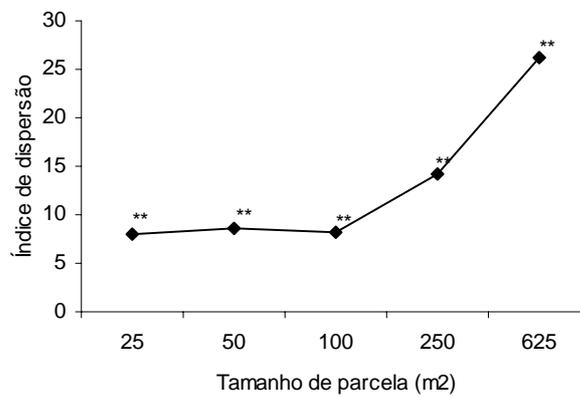


Figura 3: Índices de dispersão dos indivíduos ingressantes na classe jovens I para as diferentes escalas espaciais analisadas na área SG1 (** = $p < 0,01$).

Tabela 2: Índices de correlação de Spearman entre classes de tamanho em cada escala espacial na área SG1.

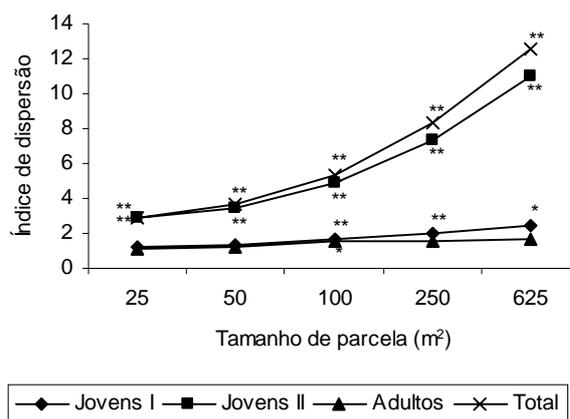
Escala espacial (m ²)	Jovens I x Jovens II	Jovens I x Adultos	Jovens II x Adultos
25	0,565**	-0,325**	-0,208*
50	0,648**	-0,302*	-0,225*
100	0,799**	-0,450**	-0,392*
250	0,853**	-0,516*	-0,314
625	0,809*	-0,359	-0,204

* p<0,05; ** p<0,001

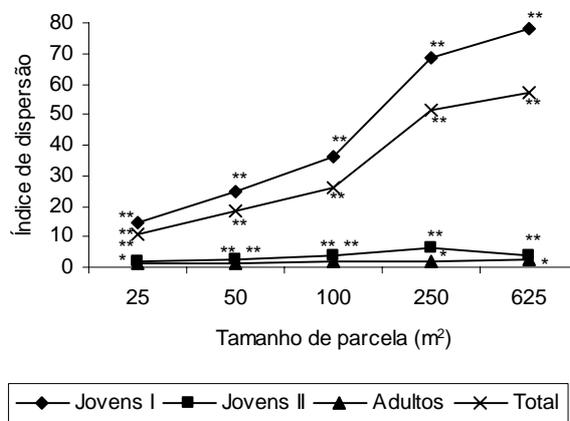
O número de indivíduos nas três classes de tamanho variou entre as três áreas amostradas, sendo que a área SG2 apresentou uma densidade total cerca de 3 a 4 vezes menor que as demais (Tabela 1). Adicionalmente, o padrão espacial observado na área SG1 diferiu dos demais locais de amostragem em diversos aspectos. Na área SG2, jovens II apresentaram um grau de agregação maior do que os jovens I, ao contrário das demais áreas, onde jovens I estavam mais agregados do que jovens II em todas as escalas (Figuras 1 e 4). Os valores absolutos de I.D. de jovens II, contudo, não diferiram muito entre as três áreas de estudo, enquanto os valores de jovens I foram inferiores na área SG2 em comparação com as demais. Assim, a inversão observada em SG2 na ordem das classes de acordo com o grau de agregação deveu-se à diminuição dos valores de I.D. de jovens I, e não a um aumento do índice de jovens II em comparação com os outros locais de amostragem. O padrão espacial dos adultos também variou entre os locais, sendo agregado somente em parcelas de 100 m² na SG2 e agrupado em todas as escalas em RC.

A associação positiva entre jovens I e II observada na área SG1 ocorreu também na SG2, sendo a correlação crescente da menor para a maior escala (de $r = 0,303$ em 25 m² até $r = 0,723$ em 625 m²; $p < 0,05$). Em RC, contudo, essa associação foi fraca ($r = 0,179$; $p =$

0,011) e significativa apenas em parcelas de 25 m² (p > 0,05 nas demais escalas). Não foi observada associação significativa entre adultos e as classes de jovens, tanto em SG2 como em RC (p > 0,05).



(a)



(b)

Figura 4: Índice de dispersão obtidos para cada classe de tamanho e para o conjunto total de indivíduos nas áreas: a) SG2; b) RC (* = p<0,05; ** = p<0,01; para demais valores p>0,05).

Discussão

O padrão espacial dos indivíduos nas três classes de tamanho e da população como um todo, nos tamanhos de parcela analisados, permaneceu estável na área SG1 entre t_1 e t_2 . Adicionalmente, a disposição dos indivíduos adultos encontrada em parcelas de 100 m² foi semelhante àquela obtida em uma amostragem realizada entre 1982 e 1985 na mesma área (Martini 1996). A estabilidade temporal da estrutura espacial sugere que os processos que ocasionam essa estrutura também são temporalmente constantes, embora a escala de tempo abrangida ainda seja pequena com relação à longevidade da espécie.

A mortalidade agregada de jovens I e II provavelmente é apenas uma consequência do fato dos indivíduos dessas classes se encontrarem agregados no início do período estudado (Martini 1996). A mortalidade de adultos, por outro lado, foi aleatória em todas as escalas espaciais, apesar do agrupamento destes indivíduos a partir de 100 m² no início do período (Martini 1996). Assim, processos que poderiam gerar uma mortalidade agregada de indivíduos adultos, tais como ataque por patógenos (Swaine *et al.* 1987), morte devido à queda de árvores vizinhas ou ocorrência de áreas com maior risco de mortalidade (devido à topografia, por exemplo) (Lieberman *et al.* 1985) parecem não ser importantes para a população estudada.

A associação positiva entre jovens I e II pode ser causada pela semelhança dos ambientes propícios para o desenvolvimento das duas classes. Adicionalmente, é provável que esse ambiente seja estável ao menos na escala de tempo necessário para um indivíduo alcançar o tamanho de um jovem II e que não haja competição acentuada entre essas classes. A maior agregação espacial de indivíduos nas menores classes de tamanho em comparação àquelas das maiores classes é comum entre espécies arbóreas (Henriques e Souza 1989; Oliveira *et al.* 1989; Martini 1996; He *et al.* 1997; Barot *et al.* 1999; Condit *et*

al. 2000) e, juntamente com associação negativa entre cada classe de jovens e adultos, sugere efeitos dependentes de densidade e/ou de distância nos estádios iniciais de desenvolvimento na área SG1. Em t_1 , Martini (1996) observou a mesma associação negativa entre jovens I e adultos de *A. polyneuron*, e entre jovens II e adultos o índice de correlação também foi negativo, embora não significativo.

Mesmo com a possível existência de efeitos dependentes de densidade e/ou distância nos estágios iniciais de desenvolvimento, a classe de adultos apresentou um padrão agregado a partir de 100 m². Condit *et al.* (2000) estudaram o padrão espacial de espécies arbóreas em seis áreas de 25 a 52 ha cada, em florestas tropicais de cinco países, e observaram que, apesar de praticamente todas as espécies analisadas apresentarem um padrão agrupado, na maioria dos casos o grau de agregação foi comparativamente menor se consideradas classes de diâmetro sucessivamente maiores. Os autores sugeriram que herbívoros e patógenos podem ocasionar uma diminuição da agregação dos indivíduos com DAP < 1 cm. Dessa forma, os resultados obtidos sobre a estrutura espacial de *A. polyneuron* na área SG1 parecem estar de acordo com aqueles apresentados por Condit *et al.* (2000) para um grande número de espécies arbóreas em diferentes florestas tropicais.

A fraca associação negativa entre os ingressantes na classe jovem I e adultos apenas na menor escala espacial sugere que a maior parte dos efeitos que ocasionam o espaçamento, se realmente existem, deve ocorrer após o estágio de plântula (indivíduo com folhas ou cicatrizes cotiledonares). Clark e Clark (1984) ressaltaram que, quando o efeito é observado no estágio de semente, é mais provável que patógenos ou predadores estejam atuando, enquanto que, quando o efeito se dá em estádios posteriores, não se pode excluir a possibilidade de estar ocorrendo competição ou alelopatia intraespecífica sem estudos que distingam claramente esses processos. Uma intensa competição, tanto por nutrientes como

por luz, entre plântulas e adultos de *Aspidosperma carapanauba* foi observada por Lewis e Tanner (2000) na Amazônia brasileira. A mortalidade de jovens I e II, no entanto, não foi maior em locais com maior densidade destes indivíduos, nem em parcelas com adultos, o que enfraquece a hipótese de ocorrência de algum efeito dependente de densidade e/ou distância.

A associação negativa entre jovens e adultos poderia também acontecer se os locais favoráveis para o estabelecimento de novos indivíduos fossem efêmeros, o que ocasionaria a segregação espacial das coortes. Esse seria o caso, por exemplo, se houvesse uma maior germinação e crescimento em condições abióticas não encontradas sob a copa, tais como maior luminosidade ou temperatura. Augspurger (1984) observou que a sobrevivência de plântulas de *Aspidosperma cruenta*, assim como de outras oito espécies arbóreas analisadas, foi maior em clareiras do que em locais sombreados. Na Reserva de Santa Genebra, entre 105 espécies amostradas, *A. polyneuron* foi uma das três que ocorreram em todas as dez clareiras amostradas por Martins (1999). Adicionalmente, a espécie apresentou a sétima maior densidade de indivíduos com altura maior que 0,5 m nesse ambiente, a qual foi superior a de algumas espécies consideradas pioneiras, tais como *Urera baccifera* e *Croton priscus*. A grande frequência e densidade de *A. polyneuron* e de outras espécies classificadas como secundárias tardias em clareiras foi atribuída pelo autor ao fato de 80% das clareiras estudadas serem pequenas, possuindo menos que 150 m².

Embora não existam dados sobre a altura do dossel e sobre os microambientes onde ocorrem os agregados de *A. polyneuron* amostrados no presente estudo (tais como qualidade e intensidade luminosa, temperatura e umidade), a comparação da distribuição espacial dos jovens I e dos ingressantes nessa classe com a altura do dossel na área em t₁ (Santos *et al.* não publicado) não sugere uma associação desses indivíduos com clareiras.

No caso de haver uma associação da espécie com clareiras, duas hipóteses poderiam explicar esse resultado. Em primeiro lugar, é possível que o ingresso agregado de indivíduos na classe jovens I tenha ocorrido em clareiras abertas após a amostragem em t_1 . No entanto, tendo em vista que a altura do dossel na área mudou pouco entre 1982/1985 e t_1 (Santos *et al.* não publicado), é pouco provável que tantas alterações tenham ocorrido em menos de 4 anos (intervalo entre t_1 e t_2). Uma segunda, e mais provável, explicação, seria a ocorrência desses agrupamentos de jovens em áreas de clareiras temporárias, decorrentes da deciduidade de um grande número de espécies na área de estudo (Gandolfi 2000). Nesses locais, segundo Gandolfi (2000), o aumento da camada de folhelho e a alteração qualitativa e quantitativa da radiação podem afetar a evaporação, a decomposição, a atividade da macrofauna e dos microorganismos, entre outros processos, o que, por sua vez, ocasionaria uma maior retenção hídrica, disponibilidade de nutrientes e de luz. Tendo em vista que *A. polyneuron* é perenifólia, é possível que o estabelecimento de novos indivíduos esteja ocorrendo preferencialmente sob indivíduos de espécies arbóreas decíduas. A necessidade de clareiras para o estabelecimento não está de acordo com a classificação da espécie como secundária tardia (Bernacci e Leitão-Filho 1996; Gandolfi 2000). Os requerimentos ambientais, contudo, podem diferir ao longo do desenvolvimento (Clark e Clark 1992), tornando a classificação de espécies em grupos ecológicos mais complexa. Dalling *et al.* (2001) estudaram a dinâmica e o crescimento de *Alseis blackiana*, uma espécie de dossel, no Panamá, e observaram que, apesar da germinação ser expressivamente maior em clareiras do que no sub-bosque fechado, as plântulas da espécie apresentaram uma notável tolerância à sombra. No caso de florestas semidecíduas, a existência de clareiras temporárias pode ter ocasionado o desenvolvimento de padrões de regeneração ainda mais complexos. Estudos experimentais e medições das condições abióticas nas quais ocorre a

germinação e o crescimento de indivíduos de *A. polyneuron* são necessários para verificar a influência da heterogeneidade ambiental sobre o padrão espacial e a dinâmica populacional da espécie. É possível ainda que o padrão observado seja resultante da interação de diferentes processos (Oliveira *et al.* 1989), o que dificulta a identificação dos mesmos.

Os resultados indicaram que a variação do padrão espacial ocorre em pequena escala, podendo ser maior dentro de um mesmo fragmento florestal do que entre fragmentos. A menor agregação de jovens I na área SG2 em comparação com os demais locais de amostragem está relacionada com a densidade expressivamente menor desses indivíduos nessa área. A baixa densidade de jovens I e adultos na SG2 poderia também explicar a ausência de associação negativa entre as classes de jovens e adultos no local. Em RC, no entanto, a densidade foi semelhante àquela encontrada em SG1, e ainda assim não foi observada associação negativa entre jovens e adultos. Nenhuma das três hipóteses formuladas para explicar a segregação espacial entre jovens e adultos na SG1 (atuação de inimigos naturais, competição intraespecífica ou necessidade de clareiras para o estabelecimento) pode ser descartada pelo fato do mesmo processo não estar ocorrendo nas duas outras áreas de estudo. Diversos fatores, como por exemplo a densidade de inimigos naturais ou a distribuição de luz no sub-bosque, podem variar entres os locais, gerando as diferenças observadas no padrão espacial.

Na área RC o grau de agregação dos indivíduos jovens I e adultos foi alto em comparação com os demais locais de amostragem. Esse resultado poderia ser decorrente do relevo mais acidentado nesse primeiro local. Lieberman e Lieberman (1994) estudaram o padrão espacial de espécies arbóreas em quatro parcelas que totalizavam 12,4 ha na Costa Rica e observaram que a estrutura espacial de diversas espécies variou entre e dentro das áreas, o que foi atribuído principalmente à heterogeneidade da topografia. No presente

estudo, se esse fosse o caso, seria esperado que houvesse um agrupamento desses indivíduos em apenas uma porção da área, e não pequenos grupos espalhados, tendo em vista o pequeno tamanho da mesma. De fato, em RC, 67,7% dos jovens I estão concentrados em uma área de 30 x 40 m (24% da área total), podendo assim sua localização estar sendo influenciada pela topografia. Os adultos, no entanto, apresentaram pequenos grupos espalhados, o que enfraquece essa hipótese.

A agregação dos adultos em pequenas escalas em RC poderia ainda ser decorrente de um menor tamanho desses indivíduos, de forma que parcelas de 25 m² e 50 m² comportassem um maior número dos mesmos em comparação com outros locais. Esse não é o caso, já que o tamanho dos indivíduos adultos em RC não diferiu daqueles em SG2 (U = 511,5; p = 0,645) nem em SG1 (U = 3252,5; p = 0,092).

Os resultados obtidos no presente estudo chamam a atenção para a importância de se considerar as variações da estrutura espacial de uma espécie que podem ocorrer em pequena escala entre diferentes locais. Enquanto muitos trabalhos na literatura, por exemplo, discutem a proporção de espécies que se adequam ao modelo de Janzen e Connell em um determinado local, torna-se evidente a necessidade de se investigar em que medida ele seria uma característica da espécie ou apenas daquela população sob uma dada condição ambiental particular. No caso de *A. polyneuron*, se esse modelo se aplica na área SG1, parece não ser tão importante em locais próximos e semelhantes. A identificação desse padrão de variação espacial constitui assim, o primeiro passo na busca pelos mecanismos que governam a dinâmica de *A. polyneuron* e suas importâncias relativas em diferentes locais de ocorrência da espécie.

Bibliografia

- Alvarez-Buylla, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in a tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 143: 155-191.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Barot, S., Gignoux, J. e Menaut, J.C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analysis. *Ecology* 80: 1987-2005.
- Bernacci, F.C. e Leitão-Filho, H.F. 1996. Flora fanerogâmica da floresta da fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 19: 149-164.
- Brower, J.E. e Zar, J. H. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. 2^a ed. Wm.C. Brown Publishers, Dubuque.
- Carvalho, P.E.R. 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa-CNPQ/SPI, Colombo, PR.
- Castelani, T.T. e Stubblebine, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 181-203.
- Clark, D.A. e Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connel model. *The American Naturalist* 124: 769-788.
- 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.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E, Manokaran, N., Sukumar, R. e Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- Connel, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. *In: den Boer, P.J. e Gradwell, G.R.(Eds.). Dynamics of Populations*, pp 298-312. PUDOC, Wageningen.
- Dalling, J.W., Winter, K., Nason, D., Hubbell, S.P, Murawski, D.A. e Hamrick, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82: 933-945.
- Forget, P.M. 1991. Comparative recruitment patterns of 2 non-pioneer canopy tree species in French-Guiana. *Oecologia* 85: 434-439.

- Forget, P.M., Mercier, F. e Collinet, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 301-313.
- Gandolfi, S. 2000. História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Gilbert, G.S., Hubbell, S.P. e Foster, R.B. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* 98: 100-108.
- Grau, H.R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 227-242.
- Hay, J.D., Bizerril, M.X., Calouro, A.M., Costa, E.M.N., Ferreira, A.A., Gastal, M.L.A., Goes Júnior, C.D., Manzan, D.J., Martins, C.R., Monteiro, J.M.G., Oliveira, S.A., Rodrigues, M.C.M., Seyffarth, J.A.S. e Walter, B.M.T. 2000. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 341-347.
- He, F., Legendre, P. e La Frankie, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8:105-114.
- Henriques, R.P.B. e Souza, E.C.E.G. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21: 204-209.
- Howe, H.A. e Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. *In*: Crawley, M.J. (ed). *Plant Ecology*, pp 325-358. Blackwell Scientific, Oxford.
- IBGE 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. Divisão gráfica, Rio de Janeiro.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jeltsch, F., Moloney, K. e Milton, S.J. 1999. Detecting process from snapshot pattern: lessons from tree spacing in the southern Kalahari. *Oikos* 85: 451-466.
- Lewis, S.L e Tanner, E.V.J 2000. Effects of above and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* 81: 2525-2538.

- Lieberman, M e Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. *In*: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A. e Hartshorn, G.S.(Eds.). *La Selva - ecology and natural history of a neotropical rain forest*, pp. 90-105. The University of Chicago Press, Chicago.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. e Hartshorn, G.S. 1985. Mortality patterns and stand turnover rate in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915-924.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum, São Paulo.
- Ludwig, J.A. e Reynolds, J. F. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley e Sons, Inc., New York.
- Maltez, H.M. 1997. Estrutura genética de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. - Apocynaceae (Peroba Rosa) em uma floresta estacional semidecidual no estado de São Paulo. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Manabe, T., Nishimura, N., Miura, M. e Yamamoto, S. 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology* 151: 181-197.
- Martens, S.N., Breshears, D.D., Meyer, C.W. e Barnes, F.J.1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8: 655-664.
- Martini, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Martins, S.V. 1999. Aspectos da dinâmica de clareiras em uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Matos, D.M.S., Freckleton, R.P. e Watkinson, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- Morelato, P.C. e Leitão-Filho, H.F.1995. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Nichols, J.D., Agyeman, V.K., Agurgo, F.B., Wagner, M.R. e Cobbinah, J.R. 1999. Pattern of seedling survival in the tropical African tree *Milicia excelsa*. *Journal of Tropical Ecology* 15: 451-461.

- Notman, E., Gorchov, D.L. e Cornejo, F. 1996. Effect of distance, aggregation and habitat on levels of seed predation for two mammal-dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia* 106: 221-227.
- Oliveira, P.E.A.M., Ribeiro, J.F. e Gonzales, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 39-47.
- Oliveira-Filho, A.T., Camisão-Neto, A.A. e Volpato, M.M.L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 762-769.
- Packer, A. e Clay, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404: 278-281.
- Phillips, D.L. e MacMahon, J.A. 1981. Competition and spacing pattern in desert shrubs. *Journal of Ecology* 69: 97-115.
- Rodrigues, R.R. 1995. A sucessão florestal. *In*: Leitão Filho, H.F. e L.P.C. Morellato (eds.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*, pp. 19-29. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Santin, D.A. 1999. A vegetação remanescente do município de Campinas (SP): mapeamento, caracterização fisionômica e florística, visando a conservação. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Rodrigues, R.R. e Shepherd, G.J. (não publicado) The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, SE, Brazil.
- Santos, K. 1998. Flora arbustivo-arbórea do fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, Campinas, SP. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Skarpe, C. 1991 Spatial pattern and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2: 565-572.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. e Putz, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- Webb, C.O. e Peart, D.R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forest trees. *Ecology* 80: 2006-2017.
- Wiegand, K., Jeltsch, F. e Ward, D. 2000. Do spatial effects play a role in the spatial distribution of desert-dwelling *Acacia raddiana*? *Journal of Vegetation Science* 11: 473-484.

- Wills, C. e Condit, R. 1999. Similar non-random processes maintain diversity in two tropical rainforests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B- Biological Sciences* 266: 1445-1452.
- Wills, C., Condit, R., Foster, R.B. e Hubbel, S.P. 1997. Strong density and diversity related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA* 94: 1252-1257.

Capítulo 3

Dinâmica populacional de *Aspidosperma polyneuron* Muell.
Arg. (Apocynaceae) em uma floresta semidecídua no sudeste
do Brasil

Resumo - A dinâmica populacional e o crescimento de uma espécie arbórea emergente, *Aspidosperma polyneuron*, foram estudados em um fragmento de floresta estacional semidecidual, a Reserva Municipal de Santa Genebra, situada na região Sudeste do Brasil. As taxas anuais de mortalidade, recrutamento e crescimento dos indivíduos adultos ($DAP \geq 5$ cm) foram analisadas em uma área de 1 ha em dois períodos, o primeiro entre 1982/1985 (t_0) e 1994/1995 (t_1), e o segundo entre t_1 e 1999 (t_2). Em metade dessa área, os mesmos parâmetros foram calculados para os indivíduos jovens I ($DAS < 1$ cm) e jovens II ($DAS \geq 1$ cm e $DAP < 5$ cm) entre t_1 e t_2 . Para esse último período, os dados foram ainda analisados através de um modelo matricial, tendo sido realizadas análises de sensibilidade e elasticidade. O número de indivíduos adultos diminuiu na área a uma taxa de 2,7% entre t_0 e t_2 . Entre t_1 e t_2 , os indivíduos jovens apresentaram a mesma taxa de declínio populacional. Embora a taxa de mortalidade tenha sido relativamente alta (4,0 % para indivíduos adultos e 5,3% para os jovens) se comparada com outras espécies emergentes, o declínio populacional parece ser devido à baixa taxa de ingresso nas classes de jovens (2,1%) e principalmente na classe de adultos (0,4%). O crescimento dos jovens em DAS foi lento (0,02 cm/ano), assim como o dos adultos em DAP (0,04 cm/ano), tendo sido observada uma grande variação do crescimento dentro de cada classe de tamanho. Uma proporção significativa dos indivíduos apresentou ausência de crescimento em altura (8 a 37%, dependendo da classe de tamanho) ou decréscimo (21 a 30 %). O período estudado pode representar apenas uma fase de declínio em um ciclo natural de flutuações estocásticas do número de indivíduos, ou é possível ainda que processos dependentes de densidade estejam regulando a alta densidade da espécie na área de estudo. Existe, contudo, a possibilidade de que a grande incidência de quebras, principalmente em jovens II, devido à alta infestação das copas por cipós na área de estudo, esteja impedindo que estes indivíduos alcancem o estágio reprodutivo. Nesse caso, segundo a análise com o modelo matricial, para reverter o quadro de declínio, seria necessário tanto o controle de cipós como o plantio de mudas da espécie.

Introdução

Os ecossistemas tropicais são os mais ricos em diversidade de espécies no planeta (Myers 1988). Entre esses, a Floresta Tropical Atlântica do Brasil é um dos mais ameaçados do mundo, restando, hoje em dia, aproximadamente 7,5 % da área original (Myers *et al.* 2000). Com exceção da Floresta Tropical Atlântica de encosta, sobraram apenas manchas de vegetação, em geral pequenas e isoladas umas das outras (Leitão-Filho 1995; Viana e Tabanez 1996). A fragmentação do habitat é especialmente grave no caso das florestas estacionais semidecíduas, as quais constituem uma das formações vegetais do

Domínio da Mata Atlântica mais ameaçadas (Banco de Dados Tropicais 1998). Nos últimos 100 anos, a expansão das fronteiras agrícolas, o grande desenvolvimento industrial e o crescimento da população e dos núcleos urbanos geraram fortes impactos sobre essas florestas, especialmente sobre aquelas localizadas na região Sudeste (Leitão-Filho 1995).

A importância da preservação dos remanescentes de floresta que resistiram ao processo de fragmentação tem sido reconhecida na literatura. Mesmo quando pequenas, essas áreas podem, além de manter um número significativo de espécies vegetais e animais características da região, servir como fonte de propágulos para a recomposição de áreas adjacentes, beneficiar o movimento de animais migratórios e proteger recursos hídricos (Kattan e Alvarez-López 1996; Turner e Corlett 1996). Alguns trabalhos têm demonstrado, no entanto, que esses fragmentos florestais podem sofrer um processo crescente de degradação ao longo do tempo, apontando, assim, para a necessidade de alguma forma de manejo, como corte de lianas ou plantio de mudas (Tabanez *et al.* 1997a,b; Viana *et al.* 1997; Tabarelli *et al.* 1999).

Um elemento chave na manutenção dessas florestas é a preservação das espécies arbóreas, as quais determinam, em grande parte, a arquitetura e as condições climáticas da mata e podem influenciar a persistência de inúmeras outras espécies animais e vegetais (Primack *et al.* 1985; Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Laurence *et al.* 1998). Embora trabalhos sobre a dinâmica de comunidades arbóreas em florestas tropicais sejam relativamente abundantes (Hartshorn 1980; Lang e Knight 1983; Lieberman *et al.* 1985a,b; Lieberman e Lieberman 1987; Foster 1990; Gentry e Terborgh 1990; Hartshorn 1990; Hubbell e Foster 1990; Lieberman *et al.* 1990; Rankin-De-Merona *et al.* 1990; Oliveira 1997; Gomes 1998), são raros aqueles realizados em fragmentos de florestas estacionais semidecíduas (Oliveira-Filho *et al.* 1997; Viana *et al.* 1997).

Diante da alta diversidade de comunidades arbóreas tropicais, torna-se importante acompanhar os processos dinâmicos das espécies separadamente, de forma a revelar a variação dos parâmetros demográficos oculta em estimativas que consideram a comunidade como um todo. Condit *et al.* (1995), por exemplo, observaram que a taxa de mortalidade de espécies arbóreas na Ilha de Barro Colorado, no Panamá, pode variar na ordem de até 100 vezes. Dados sobre dinâmica de espécies arbóreas tropicais ainda são, no entanto, escassos, se considerada a diversidade das mesmas nesses ecossistemas (Milton *et al.* 1994; Condit *et al.* 1995; Martini 1996), sendo especialmente raros estudos que abordem todos os estádios de desenvolvimento das plantas (e.g. Clark e Clark 1992; Matos *et al.* 1999; Alves 2000; Marques e Joly 2000; Souza 2000; Dalling *et al.* 2001).

A demografia das maiores árvores da floresta tem um papel fundamental na determinação da estrutura e dinâmica da mata, devido à sua importância na formação de grandes clareiras (Swaine *et al.* 1987a; Milton *et al.* 1994; Clark e Clark 1996). O papel dessas espécies no estoque de carbono também tem sido reconhecido, uma vez que seus indivíduos, mesmo quando em baixas densidades, representam uma alta proporção da biomassa da floresta (Clark e Clark 1996).

Espécies arbóreas emergentes são frequentemente associadas na literatura com altas taxas de crescimento (Hubbel e Foster 1986; Swaine *et al.* 1987b), baixas taxas de mortalidade (Clark e Clark 1996), escassez de indivíduos nas menores classes de tamanho (Gentry e Terborgh 1990; Felfili 1997; Killen *et al.* 1998) e dependência de clareiras para regeneração (Gentry e Terborgh 1990; Felfili 1997). No entanto, Clark e Clark (1992), estudaram a demografia de cinco espécies emergentes em La Selva, Costa Rica, e observaram que apenas duas delas possuíam uma associação com clareiras nos estágios

iniciais de desenvolvimento e todas as cinco apresentaram características associadas a espécies tolerantes à sombra.

Aspidosperma polyneuron (Apocynaceae) é uma espécie arbórea emergente, comum e geralmente abundante em florestas semidecíduas (Maltez 1997). O presente estudo teve como objetivo descrever a dinâmica populacional dessa espécie na Reserva de Santa Genebra, uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil isolada de outros fragmentos e circundada por áreas agrícolas e loteamentos urbanos. Nesse local, *A. polyneuron* apresenta a segunda maior densidade de indivíduos arbóreos com mais de 5 cm de diâmetro a altura do peito (Santos *et al.* não publicado). Dessa forma, por se tratar de uma espécie dominante na área, o estudo de sua demografia pode fornecer indícios sobre a estabilidade da comunidade arbórea nessa floresta (Hartshorn 1980).

Materiais e Métodos

1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, a qual possui uma área de 251,8 ha e localiza-se a 22° 49' S e 47° 06' W, no município de Campinas, SP, na região sudeste do Brasil, a uma altitude ao redor de 670m (Morellato e Leitão-Filho 1995). O clima da região é do tipo Cwa de Köppen, mesotérmico, úmido, com uma estação chuvosa e quente, de outubro a março, e uma estação seca pronunciada nos meses de abril a setembro, quando ocorrem também as temperaturas mais baixas (Martini 1996). Geadas ocorrem nos meses mais frios em um intervalo médio de 8,3 anos. A temperatura média na região é de 20,6° C e a precipitação média anual é de aproximadamente 1383 mm (Martini 1996), sendo a mais apropriada Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1992). Além desta

formação predominante, onde se situa a área amostrada no presente estudo, a Reserva apresenta locais de fisionomia distinta, como florestas higrófilas nas baixadas, áreas de borda e uma área que foi queimada em 1981 (Castelani e Stubblebine 1993).

Nos últimos cem anos, a região experimentou um intenso desenvolvimento sócio-econômico, com expansão das fronteiras agrícolas, desenvolvimento industrial e crescimento da população e dos núcleos urbanos (Leitão-Filho 1995). Antes de ser doada para a prefeitura, a mata de Santa Genebra foi utilizada como viveiro de café e sofreu extração seletiva de madeiras nobres e corte raso para aproveitamento de lenha (Morellato e Leitão-Filho 1995). Atualmente, apesar de abrigar o maior fragmento florestal do município de Campinas (Santin 1999) e de ser relativamente grande se comparada com os remanescentes de floresta no interior do Estado de São Paulo, a Reserva de Santa Genebra constitui uma floresta isolada de outras matas pela agricultura e por loteamentos urbanos (Rodrigues 1995).

2. Espécie estudada

Aspidosperma polyneuron Muell. Arg. (Apocynaceae) é uma espécie arbórea, com indivíduos adultos atingindo de 20 a 30 metros de altura. Segundo Lorenzi (1992), a espécie é esciófita, perenifólia, que ocorre exclusivamente no interior da floresta primária densa. Floresce durante os meses de outubro a novembro. A maturação dos frutos ocorre nos meses de agosto a setembro. Não floresce anualmente, produzindo grande quantidade de sementes apenas a intervalos de 2 a 4 anos. Suas sementes são aladas, facilitando a dispersão anemocórica, não possuem dormência e perdem a viabilidade em seis meses quando armazenadas em laboratório (Carvalho 1994). É árvore longeva, podendo ultrapassar 1200 anos de idade (Carvalho 1994). Tem madeira moderadamente pesada

(0.79 g/cm^3), dura, mas fácil de rachar (Lorenzi 1992, Carvalho 1994). No Brasil ocorre da Bahia até o Paraná, na região centro-oeste e em Rondônia. Foi classificada como secundária tardia (Bernacci e Leitão-Filho 1996), ou seja, espécie que se desenvolve no sub-bosque em condições de sombra densa ou leve, podendo aí permanecer toda vida, ou então crescer até o dossel ou a condição emergente. A espécie tem alto valor econômico, o que levou à intensa exploração seletiva da mesma em algumas áreas, sem qualquer preocupação com seu manejo e conservação (Maltez 1997).

3. Coleta de dados

Entre 1982 e 1985 (daqui em diante referido como t_0), foi demarcada uma área de $200 \times 50 \text{ m}$ (1 ha), subdividida em parcelas de $10 \times 10 \text{ m}$, na Reserva Municipal de Santa Genebra, onde todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) $\geq 5 \text{ cm}$ foram mapeados, plaquetados e medidos (altura e perímetro a altura do peito – PAP; Santos *et al.* não publicado). Entre 1994 e 1995 (aproximadamente 11 anos após t_0 e daqui em diante referido como t_1), todos os indivíduos sobreviventes marcados em t_0 foram remeidos e aqueles que atingiram 5 cm de DAP foram mapeados, plaquetados e medidos. Além disso, na metade leste da área, todos os indivíduos com DAP $< 5 \text{ cm}$ que não possuíam folhas ou cicatrizes cotiledonares foram marcados, localizados em parcelas de $5 \times 5 \text{ m}$ e tiveram o DAS, o comprimento (medido com fita métrica seguindo o caule da base até a gema mais distante da mesma) e a altura (distância vertical do solo até o ápice da folha mais distante do mesmo) medidos (Martini 1996).

No período de agosto a dezembro de 1999 (daqui em diante referido como t_2) todos os indivíduos vivos de *A. polyneuron* com DAP $< 5 \text{ cm}$ amostrados por Martini (1996)

foram reamostrados através da medição da altura, comprimento e do DAS de cada um. Os indivíduos ingressantes na mesma área também foram medidos e marcados. No caso dos indivíduos de *A. polyneuron* com $DAP \geq 5$ cm, foi medido o PAP e foram feitas estimativas visuais da altura dos mesmos em todo o hectare. Os indivíduos que atingiram mais de 5 cm de DAP durante o período foram medidos e numerados. Os resultados apresentados se referem ao período entre t_1 e t_2 sempre que não houver outra referência no texto.

4. Análise dos dados

Os indivíduos foram distribuídos inicialmente nas seguintes classes de tamanho: i) jovem I: indivíduos sem cotilédones ou marcas cotiledonares e menores que 1 cm de DAS; ii) jovem II: indivíduos com mais de 1cm de DAS e com menos de 5 cm de DAP; iii) adultos: indivíduos maiores que 5 cm de DAP. Plântulas (indivíduos com folhas ou cicatrizes cotiledonares) não foram incluídas nesse estudo. É importante ressaltar que essas classes representam apenas divisões de tamanho e não estádios ontogenéticos das plantas. Na classe de adultos, por exemplo, estão incluídos tanto indivíduos reprodutivos como não reprodutivos. Contudo, como essas foram as classes adotadas por Martini (1996), optou-se por mantê-las no presente estudo para facilitar as comparações.

Indivíduos com $DAP < 5$ cm encontrados sem placa de numeração em t_2 poderiam ser: a) indivíduos que ingressaram no intervalo de tempo em estudo; b) indivíduos amostrados por Martini (1996) mas que tiveram suas placas com a respectiva numeração removidas por passagem de animais ou de pessoas no local; c) indivíduos que estavam vivos mas sem folhas em t_1 , não tendo assim sido identificados e amostrados; d) indivíduos vivos com folhas em t_1 que não foram encontrados por Martini (1996). Indivíduos sem

placa em t_2 com tamanho igual ou semelhante a indivíduos amostrados em t_1 , mas não encontrados em t_2 na mesma parcela, potencialmente se enquadrariam no segundo caso. A taxa média somada ao desvio padrão de crescimento da classe de tamanho na qual cada indivíduo se enquadrava foram utilizados para determinar o tamanho máximo que o mesmo poderia ter atingido no período. Entre os não identificados dessa forma, aqueles com DAS < 0,4 cm foram considerados como ingressantes por germinação. Esse critério foi baseado no diâmetro do maior indivíduo ingressante por germinação (determinado com base em dados sobre plântulas na área de estudo, Martini comunicação pessoal). Os demais foram considerados como indivíduos que estavam sem folha e rebrotaram ou que não foram encontrados em t_1 , tendo sido incluídos como sobreviventes no cálculo dos parâmetros demográficos.

4.1 Mortalidade e recrutamento

A maioria dos trabalhos disponíveis na literatura utilizam para o cálculo da taxa de mortalidade o modelo exponencial contínuo (eg. Lieberman *et al.* 1985a; Swaine e Lieberman 1987; Kitajima e Augspurger 1989; Lieberman *et al.* 1990; Clark e Clark 1992; Milton *et al.* 1994; Condit *et al.* 1995), segundo o qual:

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

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

Segundo Sheil *et al.* (1995) contudo, este método fornece uma “medida instantânea do declínio populacional por unidade de população” e não uma verdadeira taxa anual de

mortalidade, uma vez que a fórmula é obtida a partir da derivada da curva de declínio exponencial contínuo de indivíduos. Assim, estes autores recomendam o uso do método adotado por Primack *et al.* (1985) para a obtenção de uma taxa anual de mortalidade através da equação:

$$m_a = 1 - (1 - M/N_t)^{1/\Delta t}$$

Neste estudo, para fins de comparação com dados da literatura, os dois métodos foram utilizados para o cálculo das taxas de mortalidade. No entanto, como diferenças entre as duas taxas foram observadas somente em um caso e na terceira casa decimal, apenas a mortalidade obtida através do modelo exponencial será apresentada. Para verificar se a mortalidade de indivíduos com DAP ≥ 5 cm variou entre os períodos estudados, foi utilizado um teste de χ^2 . O número esperado de mortos foi obtido através da proporção entre o número de indivíduos mortos por ano e o número inicial de indivíduos documentado por Martini (1996). A mortalidade de diferentes classes de tamanhos foi comparada através de testes de χ^2 .

As taxas anuais de ingresso na classe de jovens (I e II analisados conjuntamente) e de adultos também seguiram o modelo exponencial, sendo calculadas através da fórmula:

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

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

4.2 Incremento populacional

Para verificar se houve balanceamento das taxas de mortalidade e recrutamento de jovens, adultos e da população como um todo, a taxa de incremento anual (r) em cada caso foi calculada conforme a equação

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

onde $N_{t+\Delta t}$ é o número de indivíduos no final do período. Valores de $r = 0$ indicam estabilidade populacional, valores de $r > 0$ indicam aumento da população e de $r < 0$ indicam declínio populacional. Para verificar se a taxa de incremento populacional diferiu significativamente de zero, foi utilizado um teste de qui-quadrado entre o número de indivíduos observado em t_2 e o número esperado se r fosse igual a zero, ou seja, o mesmo valor encontrado em t_1 .

4.3 Modelo matricial

A demografia da espécie foi analisada através de um modelo matricial baseado em classes de tamanho (Caswell 1989), uma vez que não foi possível reconhecer atributos que indicassem diferentes estádios ontogenéticos. Inicialmente, tentou-se utilizar o método proposto por Vandermeer (1978) para estabelecer as classes de tamanhos mais adequadas para a análise através do modelo matricial. Esse método procura balancear dois tipos de erro descritos pelo autor, um devido a dificuldade de estimar transições quando o tamanho das classes, e conseqüentemente o número de indivíduos em cada uma, é pequeno, e outro devido à distribuição dos indivíduos dentro das categorias, quando essas são excessivamente grandes. Espera-se que o primeiro tipo de erro diminua e o segundo aumente à medida que são consideradas classes de tamanho progressivamente maiores. Os

dados obtidos não se adequaram ao procedimento proposto, uma vez que a relação entre os dois tipos de erro e o tamanho das classes não se comportou como o esperado, o que pode acontecer como reconhecido por Vandermeer (1978). Assim, como as classes de jovens I e II eram aquelas com maior número de indivíduos e onde os processos dinâmicos devem ocorrer mais rapidamente, cada uma foi subdividida em duas no ponto médio de sua amplitude, resultando na utilização das cinco classes seguintes: i) jovens Ia: indivíduos sem cotilédones ou marcas cotiledonares e com $DAS < 0,5$ cm; ii) jovens Ib: indivíduos com $0,5 \text{ cm} \leq DAS < 1$ cm; iii) jovem IIa: indivíduos com $1 \text{ cm} \leq DAS < 3,5$ cm; iv) jovens IIb: indivíduos com $DAS \geq 3,5$ cm e $DAP < 5$ cm; iii) adultos: indivíduos com $DAP \geq 5$ cm.

Para a construção da matriz de transição, foram calculadas para cada classe as probabilidades dos indivíduos permanecerem na mesma, passarem para a seguinte ou retornarem para a categoria anterior. Nenhum indivíduo passou de jovem IIb para adulto no período de estudo. Nesse caso, a transição foi estimada como se um indivíduo tivesse atingido 5 cm de DAP após 5 anos, assumindo-se dessa forma que a escala temporal abrangida por este estudo foi pequena para detectar a baixa probabilidade de passagem de indivíduos entre estas classes. Piñero *et al.* (1984), diante do mesmo tipo de problema, utilizou para a transição não observada na população o menor valor possível dado o número de casas decimais adotado. No presente estudo, esse procedimento forneceu uma taxa de crescimento populacional diferente daquela obtida do método anteriormente descrito apenas na terceira casa decimal, não tendo sido, por isso, apresentado. A fecundidade foi calculada através da razão entre o número de ingressantes na classe jovens I entre t_1 e t_2 e de adultos, assumindo-se que a reprodução acontece apenas nesta última classe. Como os

dados obtidos são relativos a um período de 4,38 anos, as transições foram transformadas para bases anuais através do modelo exponencial.

Dependendo de características da matriz, a população tende a atingir uma estrutura de tamanho estável (Caswell 1989), a qual foi calculada e comparada à distribuição de indivíduos nas classes em t_2 através de teste de χ^2 . Quando alcança essa proporção estável de indivíduos nas classes de tamanho, a população assume uma taxa finita de crescimento exponencial (λ), a qual corresponde ao autovalor dominante da matriz. Valores de $\lambda < 1$ indicam declínio populacional, valores de $\lambda > 1$ indicam crescimento do número de indivíduos e $\lambda = 1$ indica estabilidade da população. O intervalo de 95% de confiança do λ foi calculado através de análise de bootstrap (Alvarez-Buylla e Slatkin 1991) com 1000 randomizações.

Foram realizadas análises de sensibilidade (Caswell 1989) e de elasticidade (De Kroon *et al.* 1986). A primeira quantifica o efeito de uma mudança infinitesimal absoluta em uma transição da matriz sobre o valor absoluto do λ . A segunda fornece a mudança proporcional do λ decorrente de mudança infinitesimal proporcional em uma transição da matriz. A elasticidade é mais freqüentemente encontrada na literatura recente (veja revisão em Benton e Grant 1999) e geralmente é indicada por permitir a comparação de transições que são estimadas em escalas diferentes (como por exemplo, a probabilidade de passagem de uma classe para a seguinte, que só pode variar de zero a um, e a fecundidade, que pode assumir qualquer valor positivo; De Kroon *et al.* 1986). Embora a elasticidade seja derivada da sensibilidade, as duas têm propriedades matemáticas e interpretações biológicas distintas (De Kroon *et al.* 2000), e nem sempre fornecem resultados consistentes, o que justifica a utilização de ambas no presente estudo. Os programas RAMAS/STAGE (Ferson 1991) e

Lamda Program v.2.0 (Alvarez-Buylla e Banuet 1991) foram utilizados nas análises com o modelo matricial.

4.4. Crescimento

A taxa de crescimento em altura, comprimento e diâmetro de cada indivíduo foi calculada através da diferença entre o valor medido em t_1 e t_2 dividida pelo intervalo médio entre as duas amostragens. Foi calculado o crescimento em comprimento dos indivíduos jovens I e dos jovens II com até 210 cm de altura. Para jovens II com mais 210 cm de altura e adultos foi calculado o crescimento em altura. No caso de indivíduos com $DAP < 5$ cm, foram incluídos nas análises de crescimento apenas aqueles encontrados com suas respectivas placas. A precisão das medidas de DAS foi de 0,1 cm de acréscimo ou decréscimo em 4,38 anos, o que equivale a 0,02 cm/ano. As medidas de PAP tiveram precisão de 0,5 cm (0,11 cm/ano de PAP o que equivale a 0,03 cm/ano em DAP), as de comprimento tiveram precisão de 1 cm (0,23 cm/ano) e as de altura de 0,5 m (11 cm/ano). Como a distribuição dos dados não foi normal em nenhum dos casos, testes de Mann-Whitney foram utilizados para comparar as medianas de crescimento de cada classe de tamanho.

Para verificar se as taxas de crescimento em diâmetro foram dependentes do tamanho inicial do indivíduo, foram realizadas análises de regressão linear entre o diâmetro inicial e o crescimento dos indivíduos. Foram feitas análises incluindo e excluindo indivíduos com crescimento negativo, de forma a comparar o potencial de crescimento e o crescimento realmente observado em cada classe de tamanho.

Com intuito de verificar se a mortalidade, o ingresso e a taxa de crescimento em diâmetro provocaram alteração na estrutura de tamanho, a área basal mediana daqueles com $DAP > 5$ cm foi comparada entre t_1 e t_2 através de teste de Mann-Whitney.

Resultados

Incremento populacional

Dos 216 indivíduos de *A. polyneuron* com DAP maior ou igual a 5 cm amostrados em t_0 , 57 morreram até t_1 e 6 ingressaram nessa classe no mesmo período. Entre t_1 e t_2 , 27 morreram e 3 ingressaram. Esses valores implicaram, para essa classe de tamanho, em uma taxa anual de decréscimo populacional (r) entre t_1 e t_2 de -0,0360, a qual não diferiu significativamente daquela obtida entre t_0 e t_1 (-0,0250; $\chi^2 = 0,626$; $p > 0,05$), indicando que o declínio populacional observado no período anterior se manteve. Esse resultado é reforçado pelo alto índice de ajuste entre o número absoluto destes indivíduos e os anos de amostragem ($r^2 = 0,9995$; $p = 0,01$; Figura 1). Dessa forma, o decréscimo do número de indivíduos foi constante, com uma diminuição de cerca de $4,974 \pm 1,393$ indivíduos adultos por ano entre t_0 e t_2 . Entretanto, a estimativa de r entre t_1 e t_2 não diferiu significativamente de zero ($\chi^2 = 3,346$, $p = 0,07$), o que deve ser uma decorrência do pequeno intervalo de tempo considerado. Apesar da redução do número de indivíduos com $DAP \geq 5$ cm, a mediana da área basal em t_2 ($99,35 \text{ cm}^2$) não diferiu daquela documentada em t_1 ($U = 1145,5$; $p = 0,889$).

Quanto aos indivíduos com menos que 5 cm de DAP, dos 1155 amostrados em t_1 , 911 foram encontrados vivos e 244 foram considerados mortos. Entre os sobreviventes, 814 foram encontrados com suas respectivas placas e 97 tiveram sua numeração determinada

por comparação entre as duas amostragens em cada parcela. Dos 138 indivíduos amostrados em t_2 , mas não em t_1 , 25 foram considerados como indivíduos que rebrotaram ou que não foram encontrados em t_1 . Dessa forma, o número de indivíduos com menos de 5 cm de DAP diminuiu significativamente a uma taxa de 2,7% ao ano ($\chi^2 = 14,33$; $p < 0,01$) entre t_0 e t_1 .

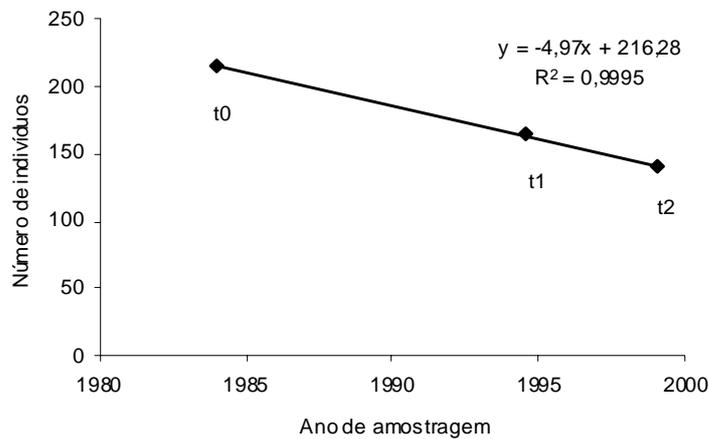


Figura 1: Número de indivíduos de *A. polyneuron* com DAP ≥ 5 cm em cada amostragem realizada.

As parcelas com decréscimo estiveram espalhadas pela área amostrada e não se observou uma relação aparente entre as parcelas com diminuição do número de jovens (Figura 2) e de adultos (Figura 3) entre t_1 e t_2 . Adicionalmente, não se observou uma relação entre as áreas de decréscimo do número de adultos entre os períodos de t_0 a t_1 (Figura 4) e de t_1 a t_2 (Figura 3). Mesmo com a grande proporção de parcelas que

apresentaram decréscimo de densidade com relação a t_1 , *A. polyneuron* apresentou uma densidade elevada, principalmente de indivíduos na classe jovem I, a qual chegou a apresentar 70 indivíduos em uma parcela de 100 m² (Figura 5). Apesar de indivíduos jovens não terem sido contados na outra metade do hectare, foi observada uma alta densidade dos mesmos nesse local (observação pessoal), que apresentou também um número elevado de adultos de *A. polyneuron* (66 dos 141 indivíduos amostrados no ha inteiro).

Recrutamento

Apenas 3 indivíduos ingressaram na classe de DAP ≥ 5 cm, estando todos eles concentrados na metade do hectare onde os jovens não foram amostrados. Isso parece indicar uma variação espacial do recrutamento nessa classe de tamanho. Dessa forma, a taxa anual de recrutamento de indivíduos com DAP ≥ 5 cm considerando o hectare como um todo foi extremamente baixa (0,4%) no período, não diferindo significativamente daquela encontrada entre t_0 e t_1 ($\chi^2 = 0,13$; $p > 0,7$). Com relação aos indivíduos com DAP ≤ 5 cm, obteve-se uma taxa anual de ingresso de 2,1% .

Mortalidade

Considerando apenas os indivíduos com DAP < 5 cm, obteve-se uma taxa de mortalidade de 0,053. No caso dos indivíduos com DAP ≥ 5 cm, a taxa de mortalidade não diferiu entre as duas metades do hectare ($\chi^2 = 1,398$; $p > 0,20$), sendo igual a 0,040. Adicionalmente, esse valor não diferiu daquele encontrado entre t_0 e t_1 ($\chi^2 = 0,772$; $p > 0,30$).

-10	+19	0	-2	-14	-3	0	-3	-19	-13
-1	+7	+4	-4	-1	-2	0	-4	-13	-2
0	+3	+11	-5	0	-2	-2	+2	-3	+4
+4	0	-10	0	-9	-4	-1	+1	+1	+1
-20	-3	-2	-6	0	0	0	-6	-1	0

Figura 2: Parcelas de 100 m² com estabilidade (em cinza), decréscimo (em preto) ou aumento (em branco) do número de indivíduos de *A. polyneuron* com DAP < 5cm entre t₁ e t₂. O número observado dentro de cada parcela indica a variação do número de indivíduos nas mesmas.

0	-2	0	0	0	-1	-1	0	0	0
-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	-2	-1	0	-1	0	0	0	0
0	-2		-1	0	0	0	0	0	0
0	0	-1	-1	0	0	0	-1	0	0

Figura 3: Parcelas de 100 m² com estabilidade (em cinza), decréscimo (em preto) ou aumento (em branco) do número de indivíduos de *A. polyneuron* com DAP ≥ 5cm entre t₁ e t₂. O número observado dentro de cada parcela indica a variação do número de indivíduos nas mesmas.

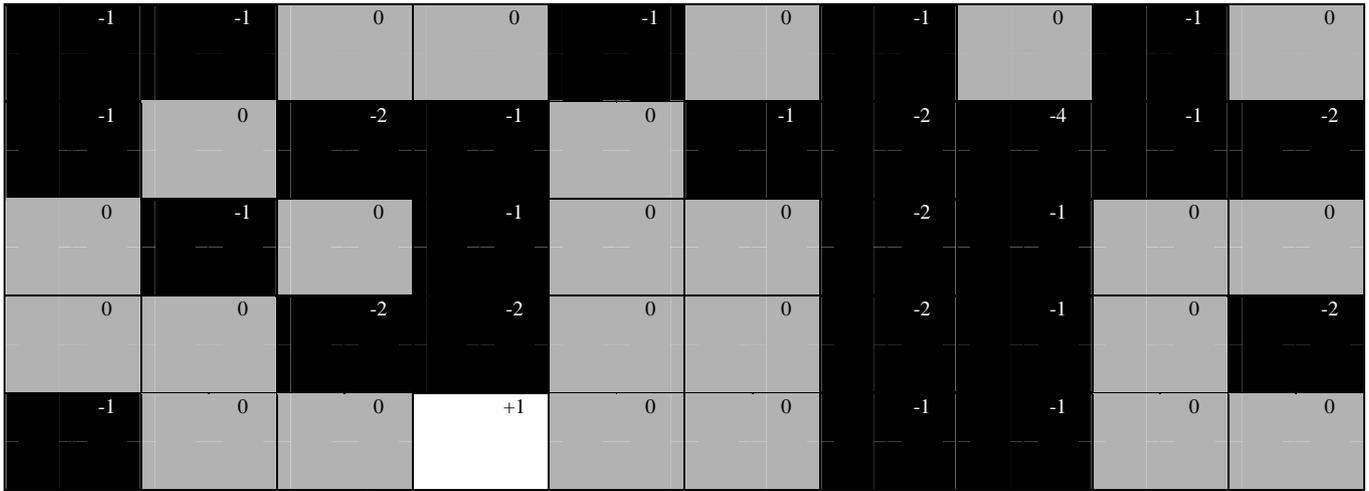
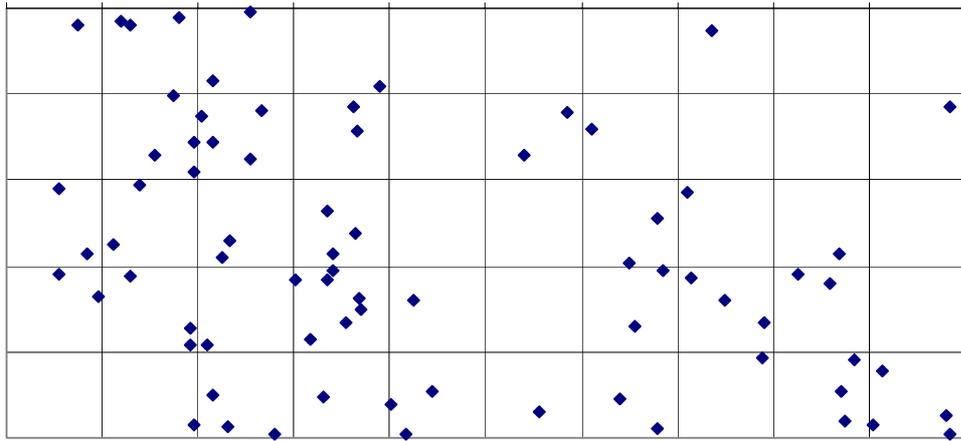


Figura 4: Parcelas de 100 m² com estabilidade (em cinza), decréscimo (em preto) ou aumento (em branco) do número de indivíduos de *A. polyneuron* com DAP \geq 5cm entre t₀ e t₁. O número observado dentro de cada parcela indica a variação do número de indivíduos nas mesmas.



ADULTOS

8	18	1	1	24	28	0	6	19	4
12	6	7	18	23	0	0	6	20	5
3	3	23	11	9	1	1	2	8	29
0	1	8	3	3	13	0	1	1	10
3	7	1	7	1	0	0	19	4	1

JOVENS II

27	26	1	9	47	47	0	15	24	22
20	21	7	21	20	12	3	16	70	18
2	5	29	6	10	6	2	5	9	33
5	0	14	6	13	20	2	4	2	8
16	3	8	9	1	0	0	20	1	2

JOVENS I

Figura 5: Distribuição espacial dos adultos, jovens I e jovens II em parcelas de 100 m² na área amostrada em t₂. Para os adultos é mostrada a localização dos indivíduos. Para jovens I e II, é mostrado o número de indivíduos por parcela.

A mortalidade diferiu entre as três classes de tamanho adotadas ($\chi^2 = 7,41$; $p = 0,02$; Tabela 1), tendo jovens II e adultos taxas similares ($\chi^2 = 0,32$; $p = 0,56$), as quais, contudo, foram significativamente diferentes daquela obtida para jovens I ($\chi^2 = 7,09$; $p < 0,01$). Subdividindo as categorias de tamanho iniciais, não foram observadas diferenças significativas na mortalidade de indivíduos de diferentes tamanhos entre aqueles com DAP ≥ 5 cm ($\chi^2 = 7,86$; $p = 0,16$), assim como entre aqueles com DAP < 5 cm ($\chi^2 = 8,21$; $p = 0,14$; Tabela 2).

Tabela 1: Taxas de mortalidade considerando diferentes classes de tamanho no conjunto total de indivíduos de *A. polyneuron* (N_0 = número inicial de indivíduos; M = número de indivíduos mortos; m_e = taxa anual de mortalidade (Swaine e Lieberman 1987))

Classe de tamanho	N_0	M	m_e
jovem I	826	193	0,061
jovem II	328	53	0,040
Adultos *	92	12	0,032

* Dados relativos à metade do hectare onde foram amostrados os jovens

Tabela 2: Taxas de mortalidade considerando subdivisões das classes de tamanho (N_0 = número inicial de indivíduos; M = número de indivíduos mortos; m_e = taxa anual de mortalidade (Swaine e Lieberman 1987))

Classes de tamanho	Subdivisões (cm)	N_0	M	m_e
jovem I	DAS < 1	827	193	0,061
jovem II	$1 \leq \text{DAS} < 2$	184	32	0,044
jovem II	$2 \leq \text{DAS} < 3$	81	8	0,024
jovem II	$3 \leq \text{DAS} < 4$	30	5	0,042
jovem II	$4 \leq \text{DAS} < 5$	19	6	0,087
jovem II	$5 \leq \text{DAS} < 6$	14	2	0,035
Adulto	$5 \leq \text{DAP} < 10$	74	10	0,033
Adulto	$10 \leq \text{DAP} < 15$	35	11	0,086
Adulto	$15 \leq \text{DAP} < 20$	12	2	0,042
Adulto	$20 \leq \text{DAP} < 25$	11	3	0,073
Adulto	$25 \leq \text{DAP} < 30$	10	0	0,000
Adulto	DAP > 30	21	1	0,011

Modelo matricial

Na análise com o modelo matricial, o λ dominante obtido a partir da matriz de transição (Tabela 3) foi significativamente menor que a unidade ($\lambda=0,974 \pm 0,012$), indicando que, se as condições atuais permanecerem constantes, a população tenderá a se extinguir na área. A análise de elasticidade indica que a permanência de indivíduos em suas respectivas classes é o que mais influencia o valor de λ , sendo responsável por 98% da elasticidade total (Tabela 4). A permanência de indivíduos jovens IIA e adultos em suas classes foram especialmente importantes na determinação do λ (65,62% e 16,06%, respectivamente).

Através da análise de sensibilidade é possível notar que a melhor forma de reverter esse quadro seria aumentar a probabilidade de transição de jovem IIA para jovem IIB, e destes para adultos (Tabela 5). Outras transições têm alta sensibilidade, como jovem IIA para adultos e jovem IB para jovem IIB, mas como são impossíveis na população (Tabela 3), dado o baixo ritmo de crescimento da espécie, foram desconsideradas. A distribuição de indivíduos nas classes jovens I, jovens II e adultos diferiu significativamente da distribuição estável esperada segundo o modelo matricial adotado ($\chi^2_4 = 486,91$; $p < 0,0001$; Figura 6).

Tabela 3: Matriz de transições anuais obtida para *A. polyneuron*.

Classe em t + 1	Classe no tempo t				
	Jovem IA	Jovem IB	Jovem IIA	Jovem IIB	Adulto
Jovem IA	0,8136	0,0040	0,0000	0,0000	0,2532
Jovem IB	0,0761	0,9061	0,0074	0,0000	0,0000
Jovem IIA	0,0000	0,0497	0,9555	0,0062	0,0000
Jovem IIB	0,0000	0,0000	0,0009	0,9333	0,0000
Adulto	0,0000	0,0000	0,0000	0,0080	0,9544

Tabela 4: Matriz de elasticidade das transições anuais obtida para *A. polyneuron*.

Classe em t + 1	Classe no tempo t				
	Jovem IA	Jovem IB	Jovem IIA	Jovem IIB	Adulto
Jovem IA	0,0105	0,0002	0,0000	0,0000	0,0000
Jovem IB	0,0019	0,0992	0,0045	0,0000	0,0000
Jovem IIA	0,0000	0,0062	0,6562	0,0001	0,0000
Jovem IIB	0,0000	0,0000	0,0019	0,0551	0,0000
Adulto	0,0000	0,0000	0,0000	0,0017	0,1606

Tabela 5: Matriz de sensibilidade das transições anuais obtida para *A. polyneuron*.

Classe em t + 1	Classe no tempo t				
	Jovem IA	Jovem IB	Jovem IIA	Jovem IIB	Adulto
Jovem IA	0,0125	0,0532	0,2931	0,0084	0,0066
Jovem IB	0,0248	0,1056	0,5819	0,0167	0,0131
Jovem IIA	0,0282	0,1203	0,6625	0,0189	0,0149
Jovem IIB	0,0847	0,3611	1,9889	0,0570	0,0448
Adulto	0,3066	1,3078	7,2034	0,20646	0,1623

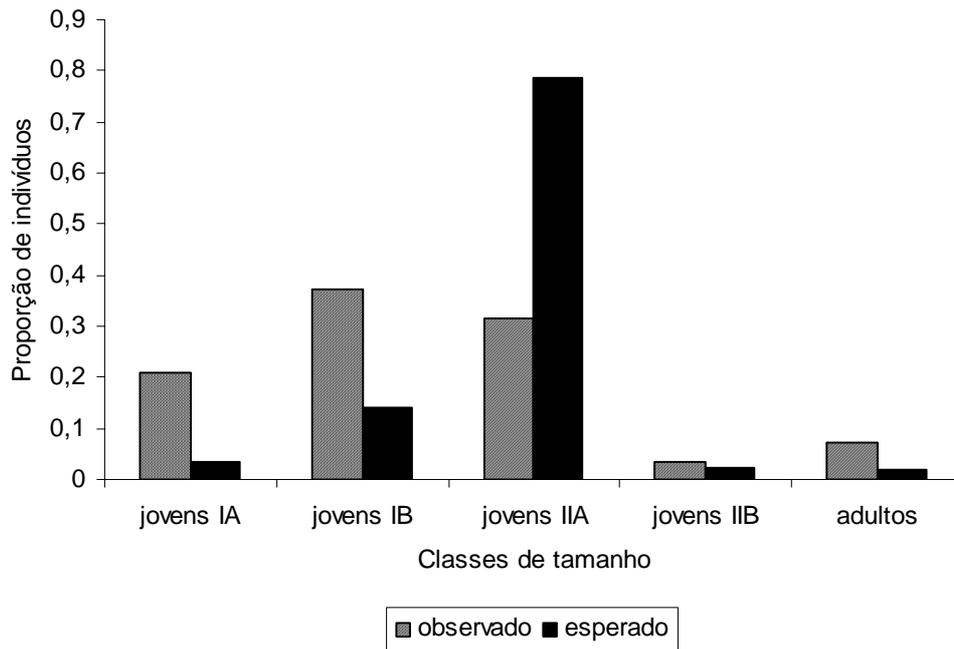


Figura 6: Estruturas de tamanho observada e esperada segundo o modelo matricial.

Crescimento

A proporção de indivíduos jovens II com crescimento negativo foi maior do que de jovens I ($\chi^2 = 6,22$; $p = 0,01$; Tabela 6). Adicionalmente, a mediana de decréscimo dos jovens II foi significativamente maior do que dos jovens I ($U = 2445,5$; $p < 0,001$), indicando que uma proporção maior de indivíduos jovem II apresentou diminuições mais intensas do comprimento. A mediana do crescimento em comprimento não diferiu entre as classes jovem I e jovem II ($U = 54968$; $p = 0,779$) quando se considera os indivíduos com crescimento negativo. Excluindo esses últimos da análise, observa-se que a mediana do crescimento em comprimento dos jovens II foi significativamente maior do que dos jovens I ($U=25149,5$; $p = 0,001$; $N_{JI} = 402$; $N_{JII} = 152$).

Entre os indivíduos com altura maior que 210 cm (incluindo adultos e jovens II; $N = 123$), 23,6% apresentaram decréscimo em altura (mediana = - 46 cm/ano), e 37,4% dos indivíduos não cresceram em altura. Considerando os indivíduos com crescimento negativo, obteve-se uma mediana de 0 cm/ano, enquanto excluindo esses indivíduos essa mediana sobe para 11 cm/ano.

Considerando os indivíduos com crescimento negativo, a mediana de crescimento em DAS dos jovens I não diferiu da mediana dos jovens II ($U = 70585,5$; $p = 0,26$; Tabela 7). Quando indivíduos com decréscimo são excluídos da análise, observou-se que a distribuição do crescimento em DAS diferiu entre essas duas classes ($U = 48735,5$; $p = 0,015$; $N_{JI} = 448$; $N_{JII} = 244$).

A taxa de crescimento em DAS não foi dependente do diâmetro inicial nas classes jovem I ($p=0,653$) e jovem II ($p = 0,937$) quando considerados todos os indivíduos, inclusive aqueles com crescimento negativo, indicando que existe uma grande variação no

crescimento de indivíduos de um mesmo tamanho. Quando aqueles com crescimento negativo são excluídos da análise, o resultado é o mesmo para a classe jovens II ($p = 0,275$). Para a classe jovem I, contudo, encontra-se uma relação positiva significativa, mas extremamente fraca ($r^2 = 1,83\%$; $p=0,002$), entre diâmetro inicial e crescimento.

Quanto aos indivíduos com $DAP \geq 5$ cm ($N = 134$), 21,6 % não apresentaram crescimento em DAP e 15,6% tiveram crescimento negativo. Considerando aqueles com crescimento negativo, os adultos apresentaram um acréscimo mediano de 0,04 cm/ano em DAP, enquanto desconsiderando esses indivíduos esse valor sobe para 0,07 cm/ano. O crescimento em DAP foi significativamente maior nos indivíduos com maiores DAP iniciais entre os adultos, tanto considerando (Figura 7) como desconsiderando aqueles com crescimento negativo ($p < 0,001$ em ambos casos). O coeficiente de determinação ajustado, contudo, foi baixo nos dois casos ($r^2 = 31,35\%$ sem e $r^2 = 26,83\%$ com crescimento negativo), indicando que mesmo para os adultos, existe ainda uma grande variação do crescimento entre indivíduos de mesmo tamanho inicial.

Tabela 6: Crescimento em comprimento de jovens I e II (cresc. negativo = porcentagem de indivíduos com decréscimo em comprimento; cresc. zero = porcentagem de indivíduos com ausência de crescimento em comprimento; M com cresc. negativo = mediana de crescimento considerando os indivíduos com decréscimo em comprimento; M sem cresc. negativo = mediana de crescimento desconsiderando os indivíduos com decréscimo em comprimento; M de decrésc. = mediana de decréscimo em comprimento).

Classe (N)	Cresc. negativo (%)	Cresc. zero (%)	M com cresc. negativo (cm/ano)	M sem cresc. negativo (cm/ano)	M de decrésc. (cm/ano)
Jovens I (511)	21,3	10,0	2	3	-3
Jovens II (218)	30,3	7,53	3	5	-5

Tabela 7: Crescimento em DAS de jovens I e II (cresc. negativo = porcentagem de indivíduos com decréscimo em DAS; cresc. zero = porcentagem de indivíduos com ausência de crescimento em DAS; M com cresc. negativo = mediana de crescimento considerando os indivíduos com decréscimo em DAS; M sem cresc. negativo = mediana de crescimento desconsiderando os indivíduos com decréscimo em DAS)

Classe (N)	Cresc. negativo (%)	Cresc. zero (%)	M com cresc. negativo (cm/ano)	M sem cresc. negativo (cm/ano)
Jovens I (513)	12,7	28,2	0,02	0,02
Jovens II (289)	15,6	22,1	0,02	0,02

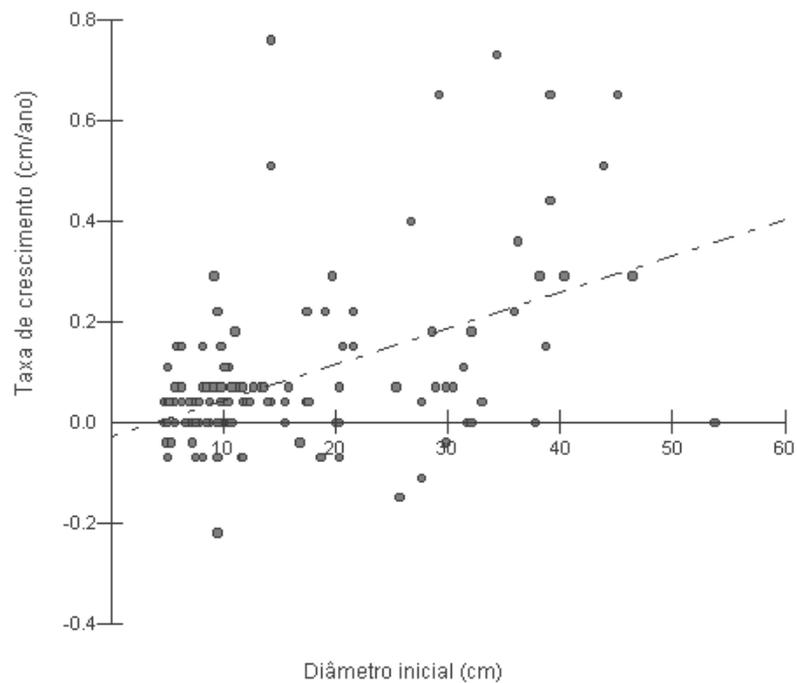


Figura 7: Relação entre taxa de crescimento em DAP e tamanho inicial em indivíduos com $DAP \geq 5$ cm, considerando aqueles com crescimento negativo.

Discussão

Crescimento

A taxa mediana de crescimento em DAP dos indivíduos com $DAP \geq 5$ cm de *A. polyneuron* diminuiu com relação ao período entre t_0 e t_1 , quando foi igual a 0,12 cm/ano. Nesse período, *A. polyneuron* possuía uma taxa menor, mas não significativamente diferente, do conjunto de espécies presentes no hectare estudado (Santos *et al.* não publicado). De uma maneira geral, a taxa foi semelhante àquela encontrada para *Aspidosperma cylindrocarpon* em uma floresta de galeria no Brasil (Felfili 1995), a qual variou entre 0,06 e 0,16 cm /ano entre três períodos de três anos cada. Neste último estudo, *A. cylindrocarpon* apresentou o menor incremento em DAP de todas as espécies analisadas, sendo menor inclusive do que os valores encontrados para as espécies congênicas *A. olivaceum* e *A. subincanum*. O crescimento em DAP de *A. polyneuron* no presente estudo foi ainda inferior àquele encontrado para espécies emergentes na Malásia, sendo comparável apenas ao crescimento de uma espécie de sub-bosque considerada tolerante à sombra neste local (Manokaran e Kochumen 1987). O crescimento dos jovens também se mostrou extremamente lento. Supondo que o crescimento das plântulas seja semelhante ao de jovens I, um indivíduo mediano, sujeito a períodos de supressão e ocorrência de quebras, demoraria aproximadamente 352 anos para chegar à classe de adultos. Considerando as taxas máximas de crescimento encontradas em cada classe, contudo, esse valor cai para aproximadamente 30 anos.

Assim, a baixa taxa de crescimento de *A. polyneuron*, tanto de indivíduos jovens como de adultos, não está de acordo com a associação sugerida por alguns autores entre espécies emergentes e altas taxas de crescimento, semelhantes as de espécies pioneiras

(Hubbel e Foster 1986; Swaine *et al.* 1987b). A existência de espécies arbóreas emergentes com taxas relativamente baixas de crescimento já foi documentada em outros trabalhos na literatura. Alves (2000), por exemplo, comparou o crescimento em diâmetro de duas espécies de sub-dossel, uma de dossel e uma emergente em um trecho de Mata Atlântica no estado de São Paulo, esperando que a taxa de crescimento fosse progressivamente maior para espécies que ocupam estratos mais altos da floresta. Não foram encontradas, nesse trabalho, diferenças significativas de crescimento entre as espécies, embora *Sloanea*, a espécie emergente, tenha apresentado o maior potencial de crescimento máximo na maior classe de tamanho. Da mesma forma, Finegan *et al.* (1999), encontraram espécies arbóreas de todos os estratos da floresta (de sub-bosque a emergentes) em cada classe de crescimento (cinco classes, de muito lento a muito rápido), ainda que nas classes de crescimento mais lento tenham predominado espécies dos estratos inferiores da mata, enquanto espécies emergentes foram mais comuns nas classes de crescimento mais rápido.

Embora tenha sido observada uma tendência de indivíduos maiores das classes jovens I e adultos apresentarem taxas de crescimento em diâmetro mais elevadas, o tamanho inicial explicou apenas uma pequena porção da grande variação do crescimento dentro de cada classe de tamanho. Essa grande variação dentro das classes de tamanho tem sido observada para inúmeras espécies arbóreas e atribuída a uma combinação de fatores ambientais e diferenças genéticas (Primack *et al.* 1985; Lieberman e Lieberman 1987; Swaine *et al.* 1987a; Lieberman *et al.* 1990; Clark e Clark 1992; Milton *et al.* 1994; Mack *et al.* 1999). A importância relativa de diferentes componentes que contribuem para essa variação é difícil de se investigar e em geral, correlações, mesmo quando estatisticamente significativas, explicam apenas uma pequena porção das grandes diferenças encontradas no crescimento de indivíduos de uma mesma espécie (Primack *et al.* 1985).

A ocorrência de indivíduos com crescimento zero ou negativo, tanto em altura como em diâmetro, observada em *A. polyneuron*, parece ser comum em espécies arbóreas tropicais. A ausência de incremento em tamanho reflete a capacidade dos indivíduos de sobreviver a longos períodos de supressão (Primack *et al.* 1985; Lieberman *et al.* 1990; Clark e Clark 1992; Martini 1996; Alves 2000), enquanto o decréscimo em diâmetro é de mais difícil interpretação.

A diminuição do diâmetro, especialmente em florestas estacionais, pode ocorrer devido à perda de água durante a estação seca (Worbes 1999). Assim, indivíduos suprimidos poderiam apresentar um decréscimo em diâmetro se medidos na estação úmida e, alguns anos depois, na estação seca, ou mesmo se medidos em anos com diferentes pluviosidades. Wiegand *et al.* (2000) observaram que indivíduos de *Acacia raddiana* infestadas por *Loranthus acaciae*, uma erva parasita, tenderam a apresentar decréscimo de diâmetro em períodos de menor pluviosidade. Outra explicação possível seria a senescência dos indivíduos. Swaine *et al.* (1987a) observaram uma taxa de mortalidade significativamente maior entre indivíduos com decréscimo em diâmetro em comparação com os demais indivíduos amostrados. Contudo, Felfili (1995) observou que, entre 46 indivíduos com crescimento negativo em um período de três anos, 53 % retomaram o crescimento em amostragens subsequentes, o que enfraquece a hipótese de senescência. No presente estudo, não existem dados suficientes para explicar o decréscimo em diâmetro e, assim como em outros trabalhos (e.g. Primack *et al.* 1985; Milton *et al.* 1994), a possibilidade de ter ocorrido erros de amostragem não pode ser descartada.

A grande proporção de indivíduos (de 21,3% a 30,3%) de todas as três classes de tamanho que apresentaram diminuições da altura e comprimento (veja na metodologia a diferença entre as duas medidas) reflete a freqüente ocorrência de danos físicos nos

indivíduos de *A. polyneuron* na Mata de Santa Genebra. Estes podem ser causados pela queda de galhos ou árvores vizinhas, ou ainda, no caso de indivíduos maiores, pela infestação da copa por cipós, que freqüentemente acaba por ocasionar a quebra da copa ou parte dela. A importância e alta freqüência de danos físicos em plantas tropicais têm sido discutidas em diversos trabalhos (e.g. Aide 1987; Rankin de Merona *et al.* 1990; Hubbel e Foster 1990; Clark 1990; Clark e Clark 1991; Clark e Clark 1992; Martini 1996) e, quando não causa a morte, pode retardar ou reduzir a probabilidade de um indivíduo alcançar o estágio reprodutivo, principalmente se for uma espécie com baixo ritmo de crescimento como *A. polyneuron*. Nesses casos, além da demora para recompor a parte danificada, a permanência no sub-bosque aumenta a probabilidade de ocorrência de novos danos físicos (Clark e Clark 1991).

Embora tenha sido observado um potencial de crescimento maior em comprimento na classe jovens II com relação a jovens I, uma maior proporção de jovens II sofreu perdas mais intensas do comprimento com relação aos jovens I. Assim, a ocorrência de quebras faz com que o crescimento seja semelhante para as duas classes. O mesmo padrão foi observado por De Steven (1994).

Dinâmica populacional

A mortalidade de indivíduos com DAP ≥ 5 cm foi maior do que aquela documentada na literatura para espécies emergentes e de dossel. Clark e Clark (1996), por exemplo, obtiveram uma taxa de $0,5\% \text{ ano}^{-1}$ de indivíduos com DAP > 10 cm para cinco espécies emergentes na Costa Rica. No Panamá, a taxa de mortalidade de *Aspidosperma cruenta* variou de $0,57$ a $1,09\% \text{ ano}^{-1}$, dependendo do período e da classe de tamanho, mas sem

diferenças significativas entre as taxas obtidas (Condit *et al.* 1995). Em uma floresta de galeria no Distrito Federal, *Aspidosperma olivaceum* apresentou uma taxa de mortalidade de 2,5 % ao ano (Felfili 1995).

Clark e Clark (1996) observaram que em La Selva, espécies emergentes possuem taxas de mortalidade inferiores do que a comunidade como um todo, e sugeriram que este deveria ser um padrão comum em florestas tropicais. Na área de estudo, contudo, a mortalidade de adultos de *A. polyneuron* foi semelhante a das espécies não pioneiras (de 3,19 a 4,01% ano⁻¹) e da comunidade com um todo (3,79 % ano⁻¹) no período entre t_0 e t_1 (Santos *et al.* não publicado). Assim, a taxa relativamente alta obtida para *A. polyneuron* parece acompanhar uma tendência geral da área de estudo, que apresenta uma mortalidade maior do que a encontrada em outras florestas tropicais (Manokaram e Kochummen 1987; Swaine *et al.* 1987 a, b; Gentry e Terborgh 1990; Hartshorn 1990). Santos *et al.* (não publicado) sugeriram que essa alta mortalidade poderia estar relacionada ao fato da Reserva de Santa Genebra ser um fragmento pequeno e isolado. Martini (1996), por outro lado, sugeriu que o inverno frio e seco do local poderia estar ocasionando a maior mortalidade.

Oliveira-Filho *et al.* (1997) estudaram uma floresta semidecídua de 5,8 ha em Minas Gerais, também sujeita a variações climáticas sazonais, e obtiveram uma mortalidade de 2,06 % ano⁻¹ no setor do fragmento cuja fisionomia é comparável a da área amostrada na Reserva de Santa Genebra (denominada por Oliveira-Filho *et al.* (1997) de “floresta alta”). No fragmento como um todo, contudo, taxas de mortalidade variaram de 1,54 a 3,16 % ano⁻¹, com setores sujeitos a perturbação mais intensa apresentando maiores taxas de mortalidade. Assim, sob condições climáticas semelhantes, Oliveira-Filho *et al.* (1997) obtiveram taxas de mortalidade menores do que as encontradas na Santa Genebra, o que contraria a hipótese de Martini (1996). Por outro lado, seria esperado, de acordo com a

explicação proposta por Santos *et al.* (não publicado), que a floresta em Minas Gerais apresentasse uma maior taxa de mortalidade, por se tratar de um fragmento menor que a Santa Genebra. É possível, no entanto, que outras variáveis estejam ocasionando uma maior intensidade de perturbação antrópica na Santa Genebra, tais como grau de isolamento, tipo de uso da terra no entorno, exploração de madeira no passado, entre muitos outros, o que poderia explicar as altas taxas de mortalidade observadas nesse local.

A maior mortalidade na menor classe de tamanho observada para *A. polyneuron* foi também obtida em outros estudos de espécies arbóreas que consideram indivíduos com $DAP < 5$ cm (Lang e Knight 1983; Clark e Clark 1992; De Steven 1994; Condit *et al.* 1995; Alves 2000; Marques e Joly 2000). Condit *et al.* (1995) observaram esse padrão em 70 % das espécies estudadas que alcançam os estratos mais altos da floresta. Quando analisaram a associação das espécies com clareiras (medida pela fração de indivíduos jovens presentes nas mesmas), o padrão se manteve para as maiores árvores “colonizadoras”. No entanto, espécies consideradas não pioneiras, desde arbustos até as maiores árvores, não apresentaram diferenças entre as duas classes de tamanho ($1 < 10$ cm de DAP e $DAP \geq 10$ cm). Resultados semelhantes foram encontrados por Hubbel e Foster (1990) para indivíduos com $DAP > 1$ cm. Milton *et al.* (1994), por outro lado, acompanharam todas as árvores com $DAP \geq 19,1$ cm e encontraram, entre as espécies que não apresentaram recrutamento significativamente maior em clareiras, uma mortalidade menor nas maiores classes de tamanho. No presente estudo, a mortalidade foi maior apenas na classe de indivíduos com DAS até 1cm. Se apenas indivíduos com $DAP > 1$ cm tivessem sido considerados, a mortalidade dependente de tamanho não teria sido detectada. Assim, parte

das discordâncias na literatura devem ser devidas aos diferentes diâmetros mínimos e classes de tamanho considerados.

Condit *et al.* (1995) encontraram uma maior mortalidade de espécies pioneiras do que não pioneiras na menor classe de tamanho analisada (1 a < 10 cm de DAP). Essa classe corresponde no presente estudo aos maiores jovens II e aos menores adultos, os quais apresentaram mortalidade semelhante a das espécies não pioneiras (2 a 4 % ano⁻¹) no estudo de Condit *et al.* (1995). Os autores ressaltaram, contudo, que embora esse padrão tenha sido observado, algumas espécies com alta associação com clareiras apresentaram baixa mortalidade na menor classe de tamanho, indicando que esse tipo de generalização deve ser visto com cuidado.

O recrutamento não foi suficiente para contrabalançar a mortalidade nas duas classes de jovens no período estudado. O mesmo está acontecendo na classe de adultos há aproximadamente 15,5 anos pelo menos. Como não existem dados sobre os jovens no período entre t_0 e t_1 , é difícil saber se o baixo sucesso no recrutamento acabou por ocasionar a diminuição dos adultos, ou se, em algum momento no passado, o recrutamento para a classe de adultos diminuiu, ocasionando a redução da densidade dos mesmos e conseqüentemente o baixo recrutamento de jovens.

Considerando o conjunto de dados obtidos para *A. polyneuron* neste estudo, três hipóteses gerais podem ser formuladas para explicar o decréscimo da espécie observado na área de estudo. Em primeiro lugar, o período amostrado poderia representar apenas uma fase de declínio decorrente de flutuações estocásticas do recrutamento de jovens. Nesse caso, é possível que os indivíduos que entraram na classe jovem II, causando o aumento da mesma, tenham germinado no último grande evento reprodutivo e estejam momentaneamente acumulados nessa classe. Esse evento teria acontecido há no mínimo

13,7 anos (estimativa calculada a partir do crescimento médio dos indivíduos que passaram de jovens I para jovens II entre t1 e t2). Embora *A. polyneuron* frutifique em intervalos irregulares supra-anuais, é pouco provável que o tempo entre grandes eventos reprodutivos seja tão longo. Connel e Green (2000) estudaram a demografia de *Chrysophyllum* sp. nov., uma árvore de dossel tolerante à sombra, durante mais de 30 anos e observaram que episódios de alto recrutamento de plântulas acontecem em intervalos de 4 a 10 anos, com baixo recrutamento entre estes episódios.

A segunda hipótese para explicar o declínio populacional seria de ocorrência de uma regulação dependente de densidade ou distância nos estádios após a germinação. Essa hipótese parece ser suportada pelos resultados obtidos sobre o padrão espacial (capítulo 2) e pela alta densidade de *A. polyneuron* na área de estudo. Como ressaltaram Condit *et al.* (1992), no entanto, detectar efeitos dependentes de densidade ou distância é condição necessária, mas não suficiente, para afirmar que a densidade da população está sendo efetivamente regulada por tais processos. Para verificar se os efeitos eram fortes o suficiente para regular a população, os autores usaram modelos espacialmente explícitos e compararam a demografia das espécies em áreas de diferentes densidades dentro dos 50 ha amostrados. Os dados do presente estudo não permitem a realização de nenhuma das duas análises. Estudos posteriores são assim necessários, tanto para identificar o processo densidade e/ou distância dependente que estaria atuando na população, como para verificar se ele é forte o suficiente para regular sua densidade.

A terceira hipótese, ao contrário das anteriores, envolve a influência de perturbações antrópicas e fornece um quadro preocupante sobre o futuro da espécie na área de estudo. No presente estudo, é possível que a ampla ocorrência de cipós na Reserva de Santa Genebra esteja impedindo que jovens II alcancem o estágio reprodutivo através de

infestação das copas e subsequente quebra, o que ocasionaria o declínio do número de adultos e conseqüentemente o decréscimo do recrutamento de jovens. A mortalidade relativamente alta de adultos pode ser decorrente, pelo menos em parte, do mesmo processo de infestação de copas por lianas, acelerando assim a diminuição da densidade dos mesmos. Essa hipótese é corroborada pela grande freqüência de diminuições intensas do comprimento de jovens II, pela alta riqueza e densidade de cipós na Reserva de Santa Genebra (Leitão-Filho 1995), e pela grande importância da permanência de jovens IIa na determinação do λ evidenciada na análise de elasticidade. É importante ressaltar, contudo, que altas elasticidades da permanência em estádios reprodutivos e pré-reprodutivos são comuns em espécies arbóreas, mesmo em populações estáveis em termos de números de indivíduos (West 1995; revisão em Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Batista *et al.* 1998). Adicionalmente, grandes elasticidades na permanência de indivíduos em suas respectivas classes de tamanho são esperadas em populações com baixos λ (Oostermeijer *et al.* 1996; De Kroon *et al.* 2000).

Segundo os resultados da análise de sensibilidade, a melhor forma de reverter a situação seria aumentar as transições jovens IIa para jovens IIb, e destes para adultos. Isso poderia ser feito através do corte seletivo de cipós, caso essa terceira hipótese esteja correta. No entanto, alterando diretamente as transições, conclui-se que a reversão do quadro não é facilmente realizável. Se metade dos indivíduos jovens IIa que permanecem na mesma classe passarem para jovens IIb e metade dos indivíduos que permanecem em jovens IIb passarem para a classe de adultos, o λ médio passa a ser igual a 0,9855. O λ médio só passa a ser maior do que a unidade se, além disso, a transição de adultos para jovens I for três vezes maior, o que poderia ser conseguido através do plantio de mudas.

As análises realizadas no presente estudo através do modelo matricial, contudo, devem ser encaradas apenas como uma primeira aproximação. O λ , as elasticidades e as sensibilidades apresentadas, são relativos à dinâmica assintótica, ou seja, ao comportamento da população quando esta alcançar a distribuição estável de tamanho. Como foi mostrado, a população estudada não se encontra na distribuição estável de tamanho projetada pelo modelo, sugerindo que existe uma instabilidade dos parâmetros demográficos ao longo do tempo ou que as transições não foram adequadamente estimadas. Adicionalmente, as evidências obtidas de efeitos dependentes de densidade em jovens I sugerem a necessidade de inclusão de tais efeitos no modelo. Outras limitações dessa análise são a falta de informação precisa sobre o tamanho mínimo dos indivíduos reprodutivos, e a divisão arbitrária das classes de tamanho, o que pode influenciar as projeções obtidas (Caswell 1989; De Kroon *et al.* 2000). Apesar dessas limitações, é provável que o quadro geral de declínio não se altere com a modificação do modelo.

O declínio populacional de *A. polyneuron*, se realmente é devido à ocorrência de lianas, pode indicar que o fragmento como um todo esteja passando por um processo de degradação crescente, sugerindo a necessidade de alguma forma de manejo, mesmo nas áreas do interior consideradas como mais preservadas. Nave (1999), analisando fotografias aéreas da Reserva de Santa Genebra, observou que o efeito de borda vem avançando para o interior da mata desde 1972, principalmente na face nordeste, direção preferencial dos ventos na região. O mesmo quadro de crescente degradação tem sido documentado para outros fragmentos florestais da região, especialmente para aqueles de menor tamanho (Tabanez *et al.* 1997a; Viana *et al.* 1997; Tabarelli *et al.* 1999; mas veja Oliveira-Filho *et*

al. 1997) e o corte seletivo de cipós, juntamente com o plantio de mudas, têm sido recomendados (Tabanez *et al.* 1997b).

Na discussão sobre a estabilidade populacional de *A. polyneuron*, a escala espacial e temporal nas quais os dados do presente estudo foram coletados devem ser consideradas. Embora a escala temporal abrangida ainda seja relativamente pequena se considerada a grande longevidade da espécie, o declínio populacional ao longo de aproximadamente 15 anos observado para os adultos de *A. polyneuron* é alarmante e indica a necessidade de estudos adicionais. Se esse declínio, contudo, estiver ocorrendo apenas no hectare estudado, e em outras áreas do fragmento a população estiver aumentando, é possível que na Reserva de Santa Genebra como um todo a espécie esteja estável. De fato, a grande heterogeneidade espacial interna da Santa Genebra e de outros fragmentos de floresta semidecídua tem sido reconhecida na literatura (Leitão-Filho 1995; Oliveira-Filho *et al.* 1997; Viana *et al.* 1997). Como ressaltado por Schemske *et al.* (1994), conclusões sobre a estabilidade de populações, assim como a elaboração de propostas de manejo, devem se basear em informações ecológicas retiradas de mais de uma escala espacial. Estudos como este, no entanto, constituem um primeiro passo para investigar o *status* demográfico atual da população (ou seja, se apresenta declínio, acréscimo ou estabilidade do número de indivíduos), para identificar os estádios do ciclo de vida mais críticos na determinação dos parâmetros demográficos observados e para o levantamento de hipóteses que expliquem os processos que regulam a demografia desta e de outras espécies arbóreas em fragmentos florestais.

Bibliografia

- Aide, T.M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica* 19:284-285.
- Alvarez-Buylla, E.R. e Banuet, L V. 1991. Lamda Program v.2.0. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, México.
- Alvarez-Buylla, E.R. e Slatkin, M. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 221-224.
- Alvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. E e Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:387-421.
- Alves, L.F. 2000. Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Banco de Dados Tropicais 1998. Atlantic Rain Forest. <http://www.bdt.org.br/bdt/sma/probio/mata>
- Batista, W.B., Platt, W.J. e Machiavelli, R.E. 1998. Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandiflora*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology* 79:38-53.
- Benton, T.G. e Grant, A. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 467-471.
- Bernacci, F.C. e Leitão-Filho, H.F. 1996. Flora fanerogâmica da floresta da fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 19: 149-164.
- Carvalho, P.E.R. 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa-CNPQ/SPI, Colombo, PR.
- Castelani, T.T. e Stubblebine, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 181-203.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. *In: Bawa, K. e Hadley, M.(eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants*, pp. 291-315. Unesco, Paris.
- Clark, D.B. e Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.

- 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. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80: 235-244.
- Condit, R., Hubbell, S.P e Foster, R.B.1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: change within limits. *Bioscience* 42: 822-828.
- Condit, R., Hubbell, S.P. e Foster, R.B.1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.
- Connel, J.H. e Green, P.T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 81: 568-584.
- Dalling, J.W., Winter, K., Nason, D., Hubbell, S.P, Murawski, D.A. e Hamrick, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82: 933-945.
- De Kroon, H., Plaiser, A., Groenendael, J.V, Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- De Kroon H., Groenendael, J.V e Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- De Steven, D. 1994. Tropical seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10: 369-383.
- Felfili, J.M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11: 67-83.
- Felfili, J.M. 1997. Diameter and height distributions in a gallery forest tree community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-19991). *Revista Brasileira de Botânica* 20: 155-162.
- Ferson, S 1991. Ramas/Stage: generalized stage-based modeling for population dynamics. *Applied Biomathematics*, Setauket, New York.
- Finegan, B., Camacho, M. e Zamora, N.1999. Diameter increments patterns among 106 tree species in a logged and siculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121: 159-176.

- Foster, R.B. 1990. Long-term change in the successional forest community of the Rio Manu foodplain. In: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests, pp. 565-572. Yale University Press, New Haven and London.
- Gentry, A.H. e Terborgh, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu “mature” foodplain forest. In: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests, pp. 542-564. Yale University Press, New Haven and London.
- Gomes, E.P.C. 1998. Dinâmica do componente arbóreo de um trecho de mata em São Paulo. Tese de doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suplemento 7): 23-30.
- Hartshorn, G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. In: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests, pp. 585-599. Yale University Press, New Haven and London.
- Hubbel, S.P. e Foster, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley (ed). *Plant Ecology*, pp. 77-96. Blackwell Scientific Publications, London.
- Hubbell, S.P. e Foster, R.B. 1990. 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 Haven and London.
- IBGE 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. Divisão gráfica, Rio de Janeiro.
- Kattan, G.H. e Alvarez-López, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. In: Schelhas, J. e R. Greenberg (eds.). *Forest patches in tropical landscapes*, pp. 3-18. Island Press, Whashington, DC.
- Killen, T.J., Jardim, A. Mamani, F. e Rojas, N. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chaquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803-827.
- Kitajima, K e Augspurger, C.K. 1989. Seed and seedling ecology a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* 70: 1102-1114.
- Lang, G.E. e Knight, D.H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- Laurence, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de-Merona, J.M. e Laurence, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- Leitão-Filho, H.F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. In: Leitão Filho, H.F. e L.P.C. Morellato (eds.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*:

- Reserva de Santa Genebra, p. 19-29. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lieberman, D. e Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. e Hartshorn, G.S. 1985a. Mortality patterns and stand turnover rate in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915-924.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G.S. e Peralta, R. 1985b. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 97-109.
- Lieberman, D., Hartshorn, G.S., Lieberman, M. e Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Station, 1969-1985. *In: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests*, pp. 509-521. Yale University Press, New Haven and London.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, São Paulo.
- Mack, A.L., Ickes, K., Jessen, J.H., Kennedy, B. e Sinclair, J.R. 1999. Ecology of *Aglaia mackiana* (Meliaceae) seedlings in a New Guinea rain forest. *Biotropica* 31: 111-120.
- Maltez, H.M. 1997. Estrutura genética de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. - Apocynaceae (Peroba Rosa) em uma floresta estacional semidecidual no estado de São Paulo. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Manokaran, N. e Kochummen, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.
- Marques, M.C.M. e Joly, C.A. 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 107-112.
- Martini, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Matos, D.M.S., Freckleton, R.P. e Watkinson, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- Milton, K., Laca, E.A. e Demment, M.W. 1994. Successional pattern of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82: 79-87.

- Morelato, P.C. e Leitão-Filho, H.F. 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species: Going, going...? *In*: Wilson, E.O. e F.M. Peter (eds.). Biodiversity, pp. 28-35.. National Academic Press, Whashington, DC.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. e Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nave, A.G. 1999. Determinação de unidades ecológicas num fragmento de floresta nativa, com auxílio de sensoriamento remoto. Dissertação de mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Oliveira, A.A. 1997. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas. Tese de doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Oliveira-Filho, A.T., Mello, J.M. e Scolforo, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131: 45-66.
- Oostermeijer, J.G.B., Brugman, M.L., De Boer E.R. e Den Nijs, H.C.M. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *Journal of Ecology* 84: 153-166.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M. e Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Primack, R.B., Ashton, P.S., Chai, P. e Lee, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* 66: 577-588.
- Rankin-De-Merona, J.M., Hutchings, R.W. e Lovejoy, T.E. 1990. Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the central Amazon. *In*: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests, pp. 573-584. Yale University Press, New Haven and London.
- Rodrigues, R.R. 1995. A sucessão florestal. *In*: Leitão Filho, H.F. e L.P.C. Morelato (eds.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra, pp. 19-29. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Santin, D.A. 1999. A vegetação remanescente do município de Campinas (SP): mapeamento, caracterização fisionômica e florística, visando a conservação. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Rodrigues, R.R. e Shepherd, G.J. (não publicado) The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, SE, Brazil.
- Schemske, D.W., Husband, B.C, Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M. e Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P. e Adler, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Souza, A.F. 2000. Aspectos da dinâmica de populações da palmeira *Attalea humilis* Mart. ex. Spreng. em fragmentos de floresta atlântica sujeitos ao fogo. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Swaine, M.D. e Lieberman, D. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* 3: ii-iii.
- Swaine, M.D., Hall, J.B. e Alexander, I.J. 1987a. The population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 331-346.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. e Putz, F.E. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- Tabanez, A.A.J., Viana, V.M. e Dias, A.S. 1997a. Conseqüências da fragmentação e do efeito de borda sobre a estrutura, diversidade e sustentabilidade de um fragmento de floresta de planalto de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia*. 57: 47-60.
- Tabanez, A.A.J., Viana, V.M. e Nascimento, H.E.M. 1997b. Controle de cipós ajuda a salvar fragmentos de floresta. *Ciência Hoje* 22: 58-61.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. e Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Turner, I.M. e Corlett, R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Vandermeer, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia* 32: 79-84.
- Viana, V.M. e Tabanez, A.A.J. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. *In: Schelhas, J. e R. Greenberg (eds.). Forest Patches in Tropical Landscapes*, pp. 151-167. Island Press, Whashington, DC.
- Viana, V.M., Tabanez, A.A.J. e Batista, J.L.F. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the brazilian Atlantic Moist Forest. *In: Laurence, W.F. e Bierregard Jr,*

- R.O. (eds.). Tropical Forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities, pp 351-365. The University of Chicago Press, Chicago.
- West, C.J. 1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*- dominated forest in New Zealand – population prediction based on transition matrix models analysis. Australian Journal of Botany 43: 51-71.
- Wiegand, K., Ward, D., Thulke, H.H. e Jeltsch, F. 2000. From snapshot information to long-term population dynamics of Acacias by a simulation model. Plant Ecology 150: 97-114.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. Journal of Ecology 87: 391-403.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De uma forma geral, as estruturas de tamanho e espacial foram mais variáveis no espaço do que no tempo. Com exceção da distribuição de indivíduos com DAP < 5 cm em classes de tamanho, as demais estruturas populacionais analisadas permaneceram temporalmente constantes, sugerindo que os processos que as originam também são estáveis, ao menos na escala de tempo abrangida pelo presente estudo. Duas conseqüências importantes desses resultados devem ser ressaltadas.

Em primeiro lugar, isso sugere que a variação espacial encontrada não é simplesmente decorrente de variações temporais não sincronizadas entre as três áreas estudadas. Estudos posteriores que incluam medidas das condições abióticas nesses locais, como qualidade e intensidade luminosa no sub-bosque, descrição das características edáficas, e um acompanhamento da dinâmica populacional da espécie nos mesmos, são essenciais para tentar elucidar os fatores que ocasionam tais diferenças entre áreas próximas e semelhantes.

Em segundo lugar, uma atenção especial deve ser dada à estabilidade temporal da estrutura de tamanho dos indivíduos com DAP ≥ 5 cm. Como a distribuição de indivíduos em classes de tamanho observada na primeira amostragem (t_0) era decorrente de processos que aconteceram em anos anteriores, esse resultado sugere que o decréscimo observado do número desses indivíduos em um período de aproximadamente quinze anos deve estar ocorrendo há mais tempo, o que fornece um quadro preocupante sobre a estabilidade da espécie na área estudada. A grande variação das estruturas de tamanho dentro do fragmento, em comparação com as diferenças encontradas entre fragmentos, poderia

indicar que esse decréscimo estaria ocorrendo apenas em pequena escala (0,5 ha), e que no fragmento como um todo, *A. polyneuron* estaria conseguindo se regenerar. No entanto, na área da Reserva de Santa Genebra onde dados referentes à dinâmica populacional não foram amostrados (SG2), a regeneração da espécie parece estar ainda mais difícil, dado o pequeno número de indivíduos jovens I e adultos. Além da continuidade do acompanhamento da dinâmica populacional de *A. polyneuron*, seria interessante verificar, em estudos posteriores, possíveis relações das taxas de recrutamento, mortalidade e crescimento (inclusive de crescimento negativo) com variáveis bióticas e abióticas, tais como luminosidade e abundância de cipós, o que revelaria as condições adequadas para a regeneração da espécie.

Se o declínio populacional observado ocorre devido a uma crescente degradação da mata, parece que as medidas necessárias para reverter o quadro devem ser enérgicas, incluindo tanto o plantio de mudas como o corte de cipós. Tendo em vista a grande longevidade da espécie, não se pode excluir a possibilidade de que a escala de tempo abrangida seja relativamente pequena, e de que esta seja apenas uma fase de declínio em um ciclo natural de flutuações do número de indivíduos, embora essa hipótese pareça pouco provável. Esse, contudo, é um problema dificilmente solucionável quando se está estudando espécies arbóreas com ciclos de vida longos e não é fácil afirmar quanto tempo de acompanhamento é necessário para que os dados sejam considerados conclusivos, especialmente no caso de populações em declínio. Conjuntamente com outras evidências sobre a degradação da mata, no entanto, os resultados do presente estudo podem ser considerados como um alerta, indicando a necessidade de intervenção para que se possa manter as características florísticas e estruturais do maior remanescente de floresta semidecídua da região.