

**Relações entre Crescimento Diamétrico e Idade em Populações de Espécies
Arbóreas Tropicais**

Autor: RUBENS KOLOSKI CHAGAS¹

¹ CHAGAS, R.K. Depto. de Ecologia do Inst. de Bioc. da USP. e-mail: rchagas@usp.br.

RESUMO

Estudos sobre crescimento e idade de árvores tropicais oferecem importantes informações sobre a dinâmica de populações. Existem quatro metodologias básicas para se determinar a taxa de crescimento e a idade, sendo uma direta e três indiretas: 1) datação por radiocarbono; 2) contagem de anéis de crescimento anuais; 3) estimativas através de medidas repetidas do diâmetro, e 4) aproximação matemática baseada nas estimativas das taxas de mortalidade. Todas as metodologias aplicadas para o estudo do crescimento e idade das árvores possibilitam um conhecimento amplo sobre a dinâmica, porém cada um dos métodos possui problemas devido à grande diversidade de espécies e ambientes, havendo uma necessidade de aprimoramento de cada um deles ou a interação entre todos.

Palavras-chave: Taxas de crescimento, idade, anéis de crescimento, dendrômetro, radiocarbono.

1. Introdução

O estudo da dinâmica populacional de espécies arbóreas em florestas tropicais pode abordar os mais diferentes aspectos. A ênfase pode abranger , a população em todos os seus diferentes estádios de desenvolvimento em uma determinada área, seja para fins demográficos (De Steven, 1994; Henriques e Souza, 1989; Ramirez e Arroyo, 1987), relacionando aspectos como a densidade populacional, taxas de mortalidade e natalidade, entre outros com variáveis ambientais (Clark e Clark, 1993, Condit, Hubbel e Foster, 1994) e ainda podem abranger aspectos relacionados ao manejo e a exploração comercial (Leite e Rankin, 1981; Leite, Rankin e Lleras, 1982 e Oliveira e Silva, 1993).

Os conhecimentos sobre o crescimento e a idade das árvores, fornecem importantes informações sobre a dinâmica de populações, determinação de perturbações recorrentes no ecossistema ao longo do tempo, práticas de manejo florestal visando o desenvolvimento sustentável e sobre o ciclo do carbono na floresta (Chambers, Higuchi e Schimel, 1998).

Ainda são poucos os estudos sobre taxas de crescimento e idade de árvores em florestas tropicais (Condit et al., 1993a,b, 1995; Fox, Ades e Huiquam, 2001; Herwitz e Young, 1994; Kohyama e Hara, 1989; Korning e Balslev, 1994; Lang e Knight, 1983; Lieberman e Lieberman, 1985; Vandermeer e Boucher, 1997; Welden et al., 1991; Worbes , 1997 e 1999). No Brasil os trabalhos que analisam as taxas de crescimento e a idade das árvores são muito restritos (Chagas, et al., 2001; Chambers, Higuchi e Schimel, 1998; Durigan, 1999; Felfili, 1995; Mozeto et al., 1988; Santos, 2000; Silva et al., 2002; Souza et al., 1993; Worbes et al., 1989).

2. Crescimento e idade das árvores

O crescimento pode ser definido como o aumento das dimensões (diâmetro, altura, área basal, volume, biomassa e outros) de uma ou mais árvores, em um dado período de tempo e restringindo-se às partes da planta (células, galhos, folhas ou raízes) pode-se expressar o crescimento pelo aumento da extensão destas. O crescimento de árvores depende de fatores como a

disponibilidade dos recursos ambientais (e.g. luz, água e nutrientes) e espaço físico (e.g. impedimentos por cipós), tamanho e constituição genética da árvore bem como sua história de desenvolvimento, cada um destes podendo afetar sozinho ou em conjunto o crescimento das árvores (Poorter e Bongers, 1993).

As taxas de crescimento de árvores são altamente variáveis. Existem grandes variações entre espécies, bem como entre árvores da mesma espécie, porém de diferentes tamanhos ou constituição genética, ou ainda estabelecidas em diferentes habitats. Em contraste, o crescimento de uma árvore individual durante períodos sucessivos é muito menos variável (Swaine, 1990).

Indivíduos arbóreos de um dado tamanho podem representar uma grande diferença de idades, concomitantemente, árvores de uma dada idade podem alcançar diferentes tamanhos, portanto, indivíduos de um dado tamanho ou idade podem estar crescendo em muitas diferentes taxas refletindo negativamente na estimativa da trajetória de crescimento e do tempo de vida (Terborgh et al., 1997).

3. Métodos para estimar a idade e o crescimento arbóreo em florestas tropicais

Existem quatro métodos básicos para determinação do tempo de vida de árvores, sendo um direto e três indiretos (Worbes e Junk, 1999).

- 1) Datação por radiocarbono;
- 2) Contagem de anéis de crescimento anuais;
- 3) Estimação através de medidas repetidas do diâmetro, e
- 4) Aproximação matemática baseada nas estimativas das taxas de mortalidade.

Este último método foi utilizado para 205 espécies na Ilha de Barro Colorado no Panamá, trata-se de uma estimação baseada em taxas de mortalidade (Condit, Hubbel e Foster, 1995) não sendo confirmada através de medições diretas ou comparados com outros experimentos (Workes e Junk, 1999).

3.1. Datação por radiocarbono

A datação por radiocarbono é um método indireto que baseia-se no decaimento do ^{14}C , isótopo radioativo do Carbono. Na atmosfera, os átomos de carbono 14 formados reagem quimicamente com o oxigênio para originar o gás carbônico (CO_2) e distribuem-se, a seguir por toda a atmosfera, hidrosfera e finalmente biosfera. Como os vegetais vivos formam a matéria orgânica (que contém carbono) através da fotossíntese absorvendo CO_2 atmosférico, a proporção de carbono 14 nos vegetais é a mesma da atmosfera (Suguio, 1999).

O método de datação pelo carbono 14 proposto por Libby et al. (1949) para estimar a idade das amostras antigas de troncos e folhas de árvores é válido desde que obedeça a duas condições: A primeira delas é a de não terem havido mudanças no estado de equilíbrio entre a taxa total de produção de carbono 14 na natureza e seu desaparecimento por desintegração radioativa (alteração nesse equilíbrio inutilizaria o método). A segunda exige que após a morte e o soterramento do ser vivo do qual se deseja datar o fóssil não ocorram trocas entre o carbono dos restos do vegetal e o do meio ambiente, isto é, que o sistema tenha permanecido quimicamente fechado, tais trocas mudariam a relação entre os isótopos levando a datações erradas (Suguio, 1999).

A interpretação da datação de radiocarbono em árvores pode ser problemática. Idades amostradas de madeiras entre 50 e 350 anos não podem ser datadas (Worbes e Junk, 1999). A alta variação atmosférica de radiocarbono durante os testes nucleares realizados nas décadas de 60 e 70 resultaram em erros de estimativas de até cinco possíveis idades acima da idade determinada por emissões de radiocarbono, assim a idade de uma árvore com trezentos anos poderia ser erroneamente estimada em mil e quinhentos anos (Stuiver e Becker, 1986).

A técnica utilizada por Mozetto et al. (1988) para determinação de taxas de crescimento em partes externas do fuste de árvores em dois segmentos do raio de igual distância, foi baseada na medição da atividade do ^{14}C , comparando com a atividade local de partículas radiativas liberadas de ^{14}C , encontrando idades superiores a 400 anos em árvores da floresta amazônica.

Para a datação usando a técnica de radiocarbono na floresta amazônica, Camargo et al. (1994) selecionaram partes do cerne de árvores de *Bertholetia excelsa* com DAP ≥ 233 cm, assumindo que o cerne não trocava carbono com o ambiente. Porém restringiu a análise a algumas árvores de *Bertholetia excelsa* que teoricamente representariam toda a população encontrada no local de estudos. Idades estimadas por radiocarbono para esta espécie foram iguais a 440 ± 60 anos e a respectiva taxa de crescimento em diâmetro foi de 0.6 cm/ano.

Utilizando a datação com radiocarbono para vinte árvores de grande porte na cidade de Manaus, Chambers, Higuchi e Schimel (1998) encontraram idades variando entre 200 e 1400 anos e taxas de crescimento médio em diâmetro variaram entre 1.0 e 6.4 mm/ano.

A técnica de radiocarbono pode ser considerada como uma alternativa para a estimativa da idade e taxas de crescimento. Porém, existem dificuldades na sua utilização como a necessidade de medir árvores de grande porte, considerar as taxas de radiocarbono na atmosfera constantes ao longo do tempo, as variáveis ambientais como estações secas ou excessivamente úmidas, fogo, doenças, etc podem influenciar diretamente na estimativa das taxas de crescimento diamétrico. Além de existirem problemas relacionados a precisão da idade estimada a datação por radiocarbono pode ser considerada como uma técnica muito cara para determinação em grandes populações de árvores.

3.2. Contagem dos anéis de crescimento anuais

A atividade cambial das árvores e, em conseqüência, a formação dos anéis de crescimento, é influenciada pelo seu genótipo e por fatores bióticos e abióticos. Um modelo teórico relaciona o efeito das variáveis climáticas mais importantes (precipitação e temperatura) com os processos fisiológicos (respiração, fotossíntese, fluxo de seiva orgânica e taxa de divisões celulares) e com a formação dos anéis de crescimento das árvores consistindo em um método direto de datação (Tomazello F^o, Botosso e Lisi, 2002).

Com relação à anatomia da madeira, a maior parte das espécies de coníferas (gimnospermas) apresenta distintos anéis de crescimento anuais, demarcados pelos lenhos inicial e tardio, resultantes

da sazonalidade da atividade cambial. Nas folhosas (angiospermas) observa-se uma complexidade maior e variação na formação das camadas de crescimento, em função da constituição genética e das fases fenológicas das espécies e das condições ambientais (Tomazello F^o, Botosso e Lisi, 2002).

No xilema das espécies de árvores tropicais podem ocorrer falsos anéis de crescimento ou anéis de crescimento incompletos, formados pela ocorrência de inundação, seca, geada, fogo, desfolha, brotamento esporádico que interferem na atividade de crescimento (Botosso, Vetter e Tomazello F^o, 2000).

Em regiões caracterizadas por clima temperado, os anéis de crescimento representam habitualmente o incremento anual da árvore. A cada ano, devido ao crescimento cambial, é acrescentado um novo anel ao tronco, razão por que são também denominados anéis anuais, cuja contagem permite conhecer a idade do indivíduo (Burger e Richter, 1991). Porém a maioria dos conhecimentos científicos nessa área estão concentrados em regiões com espécies florestais temperadas (Botosso, Vetter e Tomazello F^o, 2000).

Os anéis de crescimento são geralmente interpretados como sendo valores duvidosos nas estimativas das taxas de crescimento e idades em árvores tropicais em ambientes não sazonais, pois teoricamente nesses ambientes as árvores não formariam os anéis (Lang e Knight, 1983; Lieberman et al., 1985; Mozeto et al., 1988; Korning e Balslev, 1994; Terborgh et al., 1997; Chambers, Higuchi e Stchimmel, 1998).

Taxas de crescimento e idades de árvores analisadas através dos anéis de crescimento, por ocasião, geraram uma discussão controvertida que assumia a ausência de anéis de crescimento em árvores tropicais. Isto é um dos muitos mitos sobre esses ambientes, porque de fato a existência de anéis anuais em árvores tropicais está baseada em um clima sazonal com uma estação seca distinta, porém, amplamente encontrada também nos trópicos úmidos (Worbes e Junk, 1999).

A periodicidade anual no crescimento tem sido mostrada por inúmeras espécies arbóreas para várias regiões tropicais (Worbes, 1995). Dentre as espécies arbóreas brasileiras, algumas possuem informações sobre seu ritmo de crescimento e idade como por exemplo as das famílias

Anacardiaceae, Araucariaceae, Bignoniaceae, Lecythidaceae, Leguminosae, Meliaceae, Myristicaceae, Rutaceae e Sapotaceae (Tomazello F^o, Botosso e Lisi, 2002).

A técnica para determinação da idade e taxa de crescimento através dos anéis anuais esbarra em problemas como a falta de estações climáticas distintas, que permitam uma clara visualização dos anéis e conseqüentemente uma estimativa mais precisa da idade. O aparecimento de falsos anéis devido a vários tipos de interferências (bióticas e abióticas) no crescimento da árvore, induz a resultados errôneos na determinação da idade e do ritmo de crescimento. As estimativas da idade para árvores individuais são insuficientes e não representam a taxa de crescimento e a idade para populações de árvores.

Uma exata determinação das taxas de crescimento e idade em árvores tropicais é absolutamente essencial para discussões sobre longos períodos de exploração. A análise dos anéis de crescimento proporciona o conhecimento sobre informações utilizadas em modelos silviculturais usados para desenvolver conceitos de exploração e períodos de rotação, podendo ser relativamente simples e rapidamente criados (Worbes, 1997).

3.3. Estimação através de medidas repetidas do diâmetro

3.3.1. Faixas dendrométricas

A avaliação contínua dos incrementos em circunferência do tronco das espécies arbóreas possibilita, a médio e longo prazo, uma determinação indireta do ritmo e da taxa de crescimento, da periodicidade da atividade cambial e da influência dos fatores climáticos. Dentre os equipamentos disponíveis para o acompanhamento do crescimento do tronco das árvores destacam-se as faixas dendrométricas, pela precisão e execução da leitura, facilidade de montagem, instalação e manutenção em condições de campo, além do baixo custo (Botosso e Tomazello F^o, 2002).

Entre os métodos dinâmicos para o estudo do crescimento das árvores tropicais, os mais promissores são os que induzem ferimentos das células da camada cambial, proporcionando a cicatrização dos tecidos e a formação de marcas no xilema (Botosso, Vetter e Tomazello F^o, 2000) e a determinação da data de aplicação da injúria (Botosso e Tomazello F^o, 2002). Geralmente as

marcações cambiais são realizadas uma vez por ano na estação seca ou de menor índice de precipitação pluviométrica, quando a atividade cambial das árvores diminuí ou cessa (Botosso, Vetter e Tomazello F^o, 2000).

O emprego das faixas dendrométricas associadas com as marcações anuais do câmbio das árvores, fornece informações sobre a atividade cambial, a determinação da época e o tipo de lenho formado e a sua sazonalidade em relação às condições climáticas, fundamentais para inúmeras áreas das ciências florestais e do ambiente (Botosso e Tomazello F^o, 2002)

A utilização de dendrômetros de metal tem mostrado vantagens em comparação com outros métodos, porém de acordo com Bower e Blocker (1966) e Cameron e Lea (1980) a desvantagem é a tendência de subestimar a primeira medição anual de crescimento em diâmetro, principalmente em regiões onde as mudanças sazonais são bem definidas (Keeland e Sharitz, 1993).

Uma limitação no método utilizado na floresta amazônica por Silva et al. (2002) foi a impossibilidade de medir crescimentos anuais acima de 20 mm de diâmetro sendo necessário, nesses casos, calibrar o dendrômetro no fuste da árvore por períodos de três meses. Os incrementos médios anuais encontrados em árvores da região amazônica foram de $1,64 \pm 0,21$ mm.

As faixas dendrométricas podem ainda apresentar medidas erradas em árvores que possuem um decréscimo no diâmetro em épocas mais secas do ano, necessitando um acompanhamento e manutenção periódicas das faixas. Os dendrômetros não fornecem informações diretas sobre a idade das árvores, sendo necessárias estimativas através de outros métodos convencionais como a análise dos anéis de crescimento, injúrias nas células da camada cambial e/ou estimativas de crescimento e idade através de cálculos matemáticos.

3.3.2. Estimativas de taxas de crescimento e idade através de cálculos matemáticos

As técnicas matemáticas determinísticas do crescimento e idade de árvores em florestas tropicais incluem vários métodos sendo as simulações das curvas de crescimento através do incremento periódico anual ou tempo de passagem do diâmetro um dos mais discutidos (Lieberman

e Lieberman, 1985a, 1985b, 1987; Terborgh et al., 1997; Condit, Hubbel e Foster, 1993a, 1995; Korning e Balslev, 1994; Souza et al. 1993; Agostinho et. al., 1993; Chagas et al. 2002).

A técnica para estimar as taxas de crescimento e a idade em árvores tropicais considera que o crescimento arbóreo é função do diâmetro, providenciando valores médios e máximos a partir de mensurações do incremento periódico em intervalos de tempo sucessivos.

Estimativas do crescimento por longos períodos de tempo em árvores tropicais podem ser feitos através da extrapolação dos registros de crescimento realizados em curtos períodos. Métodos prévios para extrapolação envolvem estimativas de taxas de crescimento para amostras de árvores em diferentes classes de tamanho, em seguida, calcula-se o tempo que a árvore leva para crescer completamente, assumindo valores de crescimento médio a partir das observações nas distribuições do crescimento entre as classes diamétricas. (Condit Hubbel e Foster, 1993).

Porém, a grande variabilidade no crescimento entre árvores inevitavelmente conduz à qualquer caracterização do crescimento arbóreo fora das condições naturais da floresta, confundindo os esforços para produzir estimativas mais próximas possíveis da realidade . conseqüentemente, a determinação das taxas de crescimento médias e máximas tem sido substituída por vários cálculos estatísticos para determinar o crescimento arbóreo (Lieberman e Lieberman, 1985).

O crescimento arbóreo é um processo complexo e, apesar de metodologias de modelagem do crescimento estarem mais envolvidas com a descrição desse processo e com o desenvolvimento de processos baseados em modelos mecânicos, a vasta maioria dos correntes modelos permanece completamente simplificada, resultando numa grande quantidade de variáveis inexplicáveis (Fox, Ades e Bi, 2001).

Devido a essa complexidade no crescimento arbóreo, uma simples árvore não é suficiente para a simulação das curvas de crescimento. São necessários mais indivíduos arbóreos para simular as curvas de crescimento e providenciar mais informações sobre possíveis curvas de crescimento para as espécies (Korning e Balslev, 1994).

O crescimento e a idade das árvores baseados em simulações matemáticas possibilitam bons resultados a partir de modelos bem consistentes para cada ecossistema estudado, bem como, para as diversas populações de árvores. Porém, soluções para modelos de crescimento e idade ainda são muito incipientes e não possibilitam maiores inferências sobre o crescimento, a idade e conseqüentemente a dinâmica das populações de árvores em florestas tropicais, sendo necessário a validação de modelos mais acurados através da multidisciplinaridade entre a ecologia florestal e a matemática.

4. Conclusão

As metodologias aplicadas para o estudo do crescimento e idade das árvores em florestas tropicais, indubitavelmente, possibilitam um conhecimento amplo sobre a dinâmica, o manejo e conseqüentemente o uso sustentável da floresta. Porém quando analisadas separadamente essas metodologias apresentam limitações devido à grande diversidade de espécies e ambientes encontrados nesses ecossistemas.

Uma alternativa para diminuir os problemas inerentes a cada metodologia é a utilização conjunta dos métodos apresentados, ou seja, formulações matemáticas a partir de medições repetidas do diâmetro, utilizando faixas dendrométricas, com o acompanhamento do crescimento e a análise da idade das árvores através do ^{14}C e dos anéis de crescimento. Dessa maneira, a formulação de modelos teóricos que possibilitem entender melhor o crescimento e a idade das árvores tropicais torna-se mais próximo e verdadeiro.

5. Referencial bibliográfico

AGOSTINHO, L.P., ARAÚJO, P.^a; CAMPOS, J.C.C. & PAULA-NETO, F. Dinâmica de crescimento em diâmetro de uma floresta primária sem interferência: uma análise pelo tempo de passagem entre classes diamétricas. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 17, n. 2, p. 129-145, 1993.

- BOTOSSO, P.C.; VETTER, E.R.; TOMAZELLO FILHO, M.. Periodicidade e taxa de crescimento de árvores de cedro (*Cedrela odorata* L., Meliaceae), jacareuba (*Calophyllum angulare* A.C. Smith, Clusiaceae) e muirapiranga (*Eperua bijuga* Mart. Ex Benth, Leg. Caesalpinoideae) de floresta de terra firme, em Manaus-AM. In: Dendrocronologia en América Latina (F.A. Roig., comp.); EDIUNC, Mendoza, Argentina, p. 357-380, 2000.
- BOTOSSO. P.C.; TOMAZELLO-FILHO, M. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: Indicadores Ambientais, p. 145-171, 2002.
- BOWER, D.R.; BLOCKER, W.W. Accuracy of hands and tape for measuring diameter increments. *Journal of Forestry*. 64, p. 21-22, 1966.
- BURGER, L.M.; RICHTER, G.H. Anatomia da madeira, São Paulo, Nobel, , 1991.
- CAMARGO, P.B., SALOMÃO, R.P.; TRUMBORE, S.; MATINELLI, A.. How old are large brazil-nut trees (*Bertholletia excelsa*) in the amazon. *Sci. agric.*, Piracicaba, v. 51, n.2, p. 389-391, 1994.
- CAMERON, R.J.; LEA, R. Band dendrometers or diameter tapes? *Journal of Forestry*, v. 78, p. 277-278, 1994.
- CHAGAS, R. K., OLIVEIRA-FILHO, A.T. VAN DEN BERG, E. & SCOLFORO, R.S. Dinâmica de populações arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais. *R. Árvore*, Viçosa-MG, v. 25, n. 1, p. 39-57, 2002.
- CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI, N.; SCHIMEL, J.P. Ancient tree in Amazonia. *Nature*. v. 391, p. 135-136, 1998.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A.. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica*, St. Louis, v. 25, n. 4, p.397-407, 1993.
- CONDIT, R.; HUBBEL, S. P.; FOSTER, R. B. Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology Management*, Amsterdam, v. 62, p. 123-143, 1993a.

- CONDIT, R.; HUBBEL, S. P.; FOSTER, R. B. Mortality and growth of a commercial hardwood “el cativo”, *Prioria copaifera*, in Panama. *Forest Ecology and Management*, Amsterdam, v. 62, p. 107-122, 1993b.
- CONDIT, R.; HUBBEL, S. P.; FOSTER, R. B. Density dependence in two understory tree species in a Neotropical forest. *Ecology*, Oxford, v. 75, n. 3, p. 671-680, 1994.
- CONDIT, R.; HUBBEL, S. P.; FOSTER, R. B. Demography and harvest potential of Latin American timber species: data from a large, permanent plot in Panama. *Journal of Tropical Forest Science*, v. 7, n. 4, p. 599-622, 1995.
- DE STEVEN, D. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 10, n. 3(8), p. 369-383, 1994.
- DURIGAN, G. Árvores gigantes e milenares nas florestas paulistas: mito ou realidade? *IF Ser. Reg.*, São Paulo, n. 20, p. 9-12, 1999.
- FELFILI, J. M.. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 11, n. 1(2), p. 67-83, 1995.
- FOX, J.C.; ADES, P.K.; BI, H.. Stochastic structure and individual-tree growth models. *Forest Ecology and Management*. v. 154, p. 261-276, 2001.
- HENRIQUES, R. P. B.; SOUSA, E. C. E. G. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in Northeastern Brazil. *Biotropica*, Washington, v. 21, n. 3, p. 204-209, 1989.
- HERWITZ, S.T.; YOUNG, S.S. Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on mount Bellenden-Ker, northeast Queensland, Australia. *Biotropica*, v. 26, n.4, p. 350-361, 1994.

- KEELAND, B.D.; SHARITZ, R.R.. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. *Canadian Journal of Forest Research*, v. 23, p. 2454-2457, 1993.
- KOHYAMA, T.; HARA, T. Frequency distribution of tree growth rate in natural forest stands. *Annals of Botany*, v. 64, p. 47-57, 1989.
- KORNING, J.; BALSLEV, H.. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, Aberdeen, v. 4, p. 77-86, 1994.
- LANG, G.E.; KNIGHT, D.H.. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap, formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*, v. 64, p. 1075-1080, 1983.
- LEITE, A. M. C.; RANKIN, J. M.. Ecologia de plântulas de *Pithecolobium racemosum* Ducke. 1 - número e distribuição de indivíduos. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 11, n. 1, p. 19-34, 1981.
- LEITE, A. M. C.; RANKIN, J. M.; LLERAS, E. Ecologia de plântulas de *Pithecolobium racemosum* Ducke. 2 - O comportamento populacional de plântulas. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 12, n. 3, p. 529-548, 1982.
- LIBBY, W. F. et al. Age determination by radiocarbon content: world-wide assay of natural radiocarbon. *Science*, v. 109, n. 2909, p. 227-228, mar. 1949.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology*, v. 66, n.2, p. 632-635, 1985a.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M.; PERALTA, R. & HARTSHORN, G. S. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, Aberdeen, v. 73, p. 915-924, 1985b.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. . Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology*, Aberdeen, v. 3, p. 347-358, 1987.

- MOZETO, A.A., FRITZ, P.; MOREIRA, M.Z.; VETTER, E.; ARAVENA, R. SALATI, E. & DRIMMIE, R.J. Growth rates of natural amazonian forest trees based on radiocarbon measurements. *Radiocarbon* v. 30 n. 1. p. 1-6, 1988.
- OLIVEIRA, L. C.; SILVA, J. N. M.. Crescimento e regeneração natural de *Vochysia maxima* Ducke em uma floresta secundária no estado do Pará. In: I CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1993, Curitiba. Anais... Curitiba: SBS-SBEF, 1993. p.
- POORTER, L.; BONGERS, F. Ecology of tropical forests. Wageningen Agricultural University, 1993, 223 p.
- RAMIREZ, N.; ARROYO, M. K.. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae en Venezuela). *Biotropica*, Washington, v. 9, n. 1, p. 32-39, 1987.
- SANTOS, F. A.M. Growth and leaf demography of two *Cecropia* species. *Rev. Bras. Bot.* vol. 23, no. 2, p. 133-141, June 2000. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-84042000000200003&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 13 nov. 2002.
- SILVA, R. P., SANTOS, J.; TRIBUZY, E.S.; CHAMBERS, J.Q.; NAKAMURA, S. & HIGUCHI, N. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in central amazon, Brazil. *Forest ecology and Management*. v. 166. p. 295-301, 2002.
- SOUZA, A. L.; ARAÚJO, P. A.; CAMPOS, J. C. C.; NETO, F. P.. Dinâmica de crescimento em diâmetro de uma floresta primária sem interferência: uma análise pelo tempo de passagem entre classes diamétricas. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 17, n. 2, p. 129-145, 1993.
- SUGUIO, K. Na poeira do tempo. *Revista Ciência Hoje* [online]. v. 125, n. 146, p. 76-77, jan/fev 1999. Disponível em: <<http://www.uol.com.br/cienciahoje/ch/ch146.htm>>. Acesso em: 10 de nov. 1999.

- STUIVER, M.; BECKER.. high-precision decadal calibration of the radiocarbon time scale AD 1950-2500 BC. *Radiocarbon*, v. 28, p. 863-910, 1986.
- SWAINE, M. D.. Population dynamics of tree species in tropical forests In: NIELSEN, L. B. H.; NIELSEN, I. C.; BALSLEV, H. (eds.). *Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. San Diego: Academic Press, p. 3-101, 1990.
- TERBORGH, J., CESAR FLORES, N.; MUELLER, P. & DAVENPORT, L. Estimating the ages of successional stands of tropical trees from growth increments. *Journal Tropical Ecology*. v. 14, p. 833-856, 1997.
- TOMAZELLO-FILHO, M.; BOTOSSO, P.C.; LISI, S.C.. Análise e aplicação dos anéis de crescimento das árvores como indicadores ambientais: dendrocronologia e dendroclimatologia. *In* Indicadores ambientais. p. 117-143, 2002.
- VENDERMEER, J.; BOUCHER, D.. Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua. *Biotropica*, v. 29, n. 2, p. 151-161, 1997.
- WELDEN, C.W.; HEWETT, S.T.; FOSTER, R.B.. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, v. 72, n. 1, p.35-50, 1991.
- WORBES, M.; JUNK, W.. Dating tropical trees by means of ^{14}C from bomb tests. *Ecology*. v. 70, n. 2, p. 503-507, 1989.
- WORBES, M.. How to measure growth dynamics in tropical trees – a review. *IAWA journal*, v. 16, n. 4, p. 337-351, 1995.
- WORBES, M.. A study of forest dynamics and wood production in flooded forests (várzea) in the amazon basin, Brazil, using growth ring analyses for developing sustainable management systems. *In* Natural Resources and Development, Institute for Scientific Co-operation, Tübingen, Federal republic of Germany, v. 45/46, p. 54-75, 1997.

WORBES, M.; JUNK, W. J.. How old are tropical trees? The persistence of a myth. IAWA Journal.
v. 20, n. 3, p. 255-260, 1999.