

ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *Ocotea puberula* EN UN BOSQUE SECUNDARIO Y PRIMARIO DE LA SELVA MIXTA MISIONERA

POPULATION STRUCTURE OF *Ocotea puberula* IN A SECONDARY AND A PRIMARY MIXED FOREST IN MISIONES

Silvana Lucia Caldato¹ Norma Vera² Patricio Mac Donagh³

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue estudiar la estructura de la población de *Ocotea puberula* (Nees et Mart.) Nees (Lauraceae), en bosques de sucesión secundaria y primaria en el Nordeste de Misiones en Argentina, a 26° 15' S y 54° 15' W. Dos parcelas permanentes de muestreo de 3 hectáreas cada una fueron instaladas en el bosque secundario y primario, respectivamente. Cada parcela fue dividida en 75 subparcelas de 20 x 20 m, donde todos los individuos de *Ocotea puberula* de tamaño igual o superior a 20 centímetros de altura fueron registrados. Se estudió la estructura de tamaño y la distribución espacial. *Ocotea puberula* mostró ser una especie secundaria con un número abundante de individuos en la fase de regeneración natural en el bosque secundario, y solamente árboles adultos en el bosque primario. La especie presentó en ambos bosques un patrón agrupado de distribución espacial.

Palabras claves: *Ocotea puberula*, especie secundaria, estructura, distribución espacial.

ABSTRACT

The aim of this work was to study the population structure of *Ocotea puberula* (Nees et Mart.) Nees (Lauraceae), in a secondary and a primary forests Northeast of Misiones in Argentina, at 26° 15' S and 54° 15' W. Two permanent sampling plots of 3 hectares each were installed in the secondary and primary forest, respectively. Each sampling plot was divided into 75 subplots of 20 x 20 m. In each subplot all individuals of *Ocotea puberula* equal or greater than 20 cm of height were measured. The structure of size and spatial distribution was surveyed. *Ocotea puberula* was a secondary species, with a high number of individuals of natural regeneration in the secondary forest, and only adult trees in the primary forest. The species presented a clustered pattern of spatial distribution in both forests.

Key words: *Ocotea puberula*, secondary species, structure, spatial distribution.

INTRODUCCIÓN

Ocotea puberula (Nees et Mart.) Nees (Lauraceae), conocida por “laurel guaicá”, es una especie arbórea secundaria inicial, nativa de la selva misionera, que presenta interés económico y ecológico en la región. Las principales características son de una madera leve de color blanco-amarillento, que se utiliza en carpintería general, estructuras de muebles, en la industria del terciado y laminado. Tiene también un interés ambiental, siendo muy buscada por las aves, que son sus principales dispersoras. Presenta amplia distribución geográfica en la América del Sur, desde las Guayanas, Venezuela, Colombia, Brasil, Uruguay, Paraguay hasta Argentina. De acuerdo con Carvalho (1994), es una de las especies secundarias iniciales más comunes en la meseta del sur de Brasil, instalándose en fases iniciales de la sucesión, en los claros de bosques, donde domina determinadas formaciones secundarias. En la Argentina según Dimitri *et al.* (2000), se distribuye preferentemente en la Selva Misionera, extendiéndose hasta el noroeste de Corrientes en las formaciones de bosque en galería. También está presente en el sector norte de las Yungas.

Según Whitmore (1989), las especies pioneras y las secundarias o de la fase inicial de la sucesión, tal como el laurel guaicá, se distinguen de las especies arbóreas esciófitas o primarias, en su incapacidad para germinar en el sotobosque. Algunos de los grandes árboles de la selva tropical pueden ser

1. Ingeniera Forestal, M.Sc. em Silvicultura, Club de Campo, “La Eugenia”, Ruta 105, km 5, Garupa 3304, Posadas, Misiones, Argentina. rape@arnet.com.ar
2. Ingeniera Forestal, M.Sc., Docente Investigador área de Silvicultura, Facultad de Ciencia Forestales, UNaM, Posadas, Argentina.
3. Ingeniero Forestal, M.Sc., Docente Investigador área de Cosecha Forestal, Facultad de Ciencia Forestales, UNaM, Posadas, Argentina.

Recebido para publicação em 6/06/2002 e aceito em 9/12/2002.

frecuentemente individuos adultos de especies secundarias, los cuales han permanecido en el área por un largo período, pero sin regenerar (Budowski, 1965; Swaine *et al.*, 1987).

La tercera etapa de la sucesión en los bosques está definida por la dominancia de los árboles heliófitos durables; se asume que dura hasta que estos empiezan a envejecer y son reemplazados por especies más tolerantes a la sombra (esciófitas) Finegan (1992).

En general, las poblaciones presentan dos patrones básicos de crecimiento, la forma de crecimiento en J invertida y la forma de crecimiento sigmoide, pudiendo los dos tipos modificarse, de acuerdo con las características de cada organismo o medio (Odum, 1988). Según Rollet (1980), en el bosque primario, las especies esciófitas presentan patrones de crecimiento en J invertida y las heliófitas en forma de recta.

El patrón de distribución de especies de bosques húmedos es el resultado de muchos factores que interactúan, entre ellos, el clima, suelo, relieve, geología y también el viento, animales y agua en la dispersión de semillas (Budowski, 1965). La heterogeneidad ambiental presente en el mosaico de regeneración afecta la densidad y la distribución espacial de las poblaciones (Hubbell y Foster, 1987). El patrón agregado ha sido descrito como un patrón común para la mayoría de las especies de árboles en bosques tropicales y subtropicales (Hubbell, 1979; Sakai y Oden, 1983). Algunas poblaciones con elevada densidad poblacional, como aquellas de *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae), *Cecropia obtusifolia* (Moraceae), entre otras, no se distribuyen a través de todo el mosaico de regeneración y tienen un patrón espacial agregado (Martinez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995). Las especies vegetales que pertenecen a los estadios iniciales de la sucesión y que habitan sitios con disturbios, como grandes claros y bordes de vegetación, parecen presentar un patrón de distribución agregado. Estas especies poseen un carácter agresivo, y están adaptadas a las variadas condiciones ecológicas (Nasi, 1993).

La distribución agregada es la causa de la sobrevivencia de pocas plántulas, probablemente debido a la cantidad de material acumulado (frutos, plántulas) atrayendo hongos patógenos e insectos en las proximidades (Janzen, 1970). Según el mismo autor, la composición de una comunidad de árboles adultos es en primer lugar una función de la habilidad competitiva de las plántulas y brinzales. Por otro lado, las especies vegetales que regeneran en manchas o agregados, poseen un reclutamiento de plántulas aparentemente adaptables a la intensa competencia junto a los individuos progenitores (Howe, 1989).

Otra particularidad de las especies heliófitas o secundarias es la de poseer semillas leves, dispersadas eficientemente por el viento y por un vector animal de dispersión; estas formas permiten una propagación más homogénea que posibilita colonizar las áreas abiertas donde son capaces de germinar con éxito (Kuusipalo *et al.*, 1996). La mayoría de las especies conspicuas colonizadoras de claros son ampliamente dispersadas por murciélagos y aves (Kubitzki, 1985).

Uno de los requisitos básicos para un manejo sustentable de los bosques naturales es el conocimiento de la estructura y dinámica de los mismos. Al manipular los recursos se debe promover o mantener el crecimiento poblacional, es decir que la población no se extinga; por lo tanto las técnicas de explotación deben considerar el conocimiento de la sensibilidad que tiene una población a un posible régimen de manejo (Martinez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995). Estudios en la Reserva de Guaraní con *Ocotea puberula*, realizados por Gartland *et al.* (1994), mostraron alta correlación existente entre la edad y el diámetro y los autores sugieren un turno teórico de corta a una edad promedio de 45 años.

Un gran porcentaje de los bosques neotropicales son bosques secundarios, con predominio de especies secundarias o heliófitas durables con altas tasas de crecimiento y en general con maderas de buena calidad (Finegan, 1992); estas formaciones constituyen importantes recursos tanto económicos como ecológicos. Sin embargo, las informaciones básicas sobre los patrones y procesos naturales en estos bosques son escasos, principalmente en bosques subtropicales de América del Sur (Grau *et al.*, 1997).

En este contexto se caracteriza la necesidad e importancia de los estudios sobre la dinámica de especies arbóreas. El presente estudio tiene por objetivo caracterizar la estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundario y primario de la Reserva de Uso Múltiple Guaraní.

MATERIAL Y MÉTODOS

Area de estudio

El estudio fue desarrollado en la Reserva de Uso Múltiple "Guaraní", perteneciente a la Universidad Nacional de Misiones (UNaM), que abarca 5343 ha de selva subtropical, ubicada al noreste de la Provincia de Misiones, Argentina. A su vez esta reserva forma parte de una zona de preservación de la biosfera mayor, denominada YABOTÍ. Las coordenadas geográficas son de 26° 15' de latitud Sur y 54° 15' de longitud Oeste de Greenwich.

La topografía en general es ondulada, presentando zonas de grandes pendientes. El campo experimental posee un paisaje muy montañoso con algunas pendientes escarpadas. El punto más alto es de 574 m sobre el nivel del mar en el sector sur. Hacia el sudoeste las alturas son inferiores, donde el promedio es de 180 a 200 m sobre el nivel del mar.

Los suelos se presentan como complejos cartográficos, conocidos localmente como 6a y 6b, y de acuerdo a la taxonomía del USDA, los órdenes más importantes son: Haplortoxes, Kaniudults, Kandihunults, Umbracualfs, Hapludalfs, Kandiudalfs, Argiudoles, Hapludoles, Haplumbrepts, Distrocrypts y Udortents (Soil Taxonomy, 1992).

El clima, según la clasificación de Köppen (1948), es el Cfa, húmedo, subtropical, con precipitación anual de 1700 - 2400 mm y una temperatura media de 28°C.

La región fitogeográfica es considerada de selvas mixtas, Selva Subtropical Oriental, comunidad climática de la selva "Laurel y Guatambú" (Cabrera, 1994). En particular la Reserva de Uso Múltiple "Guaraní", se encuentra cubierta por bosques nativos primarios y algunos manchones aislados de bosques secundarios, originados por las actividades productivas de la población indígena existente en la zona.

La composición florística del bosque primario del predio Guaraní presenta gran diversidad de especies. López Cristóbal *et al.* (1996), encontraron 89 especies distribuidas en 30 familias; las más representadas fueron Leguminosae, Lauraceae y Euphorbiaceae. El cociente de mezcla obtenido para este bosque fue de 1: 3,34, donde *Ocotea puberula* fue la especie con el mayor índice de valor de importancia 18,58% y la mayor dominancia relativa 10,9%.

López Cristóbal y Vera (1999) relatan que en el bosque secundario, ubicado en la misma reserva, *Ocotea puberula* aparece como dominante, representando el 20% de la dominancia total, duplicando el valor obtenido en el bosque primario.

Metodología

Fueron instaladas dos parcelas permanentes de 3 ha cada una, totalizando 6 ha de área de muestreo; éstas fueron distribuidas una en área de bosque secundario de aproximadamente 25 años de edad, y la otra en bosque primario. Las parcelas fueron rectangulares de 300 x 100 m, divididas en 75 subparcelas de 20 x 20 m. En cada subparcela todos los individuos de *Ocotea puberula* mayores a 20 cm de altura fueron registrados. Se clasificó como regeneración natural a los individuos de 20 cm de altura hasta 9,9 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Se adoptó como brinzales a los individuos de 20 a 150 cm de altura y como latizales a los mayores de 150 cm de altura hasta 9,9 cm de DAP. Fueron considerados en la categoría de árboles (adultos y pre-reproductivos) a los individuos iguales o mayores a 10 cm de DAP. De cada ejemplar fueron tomados datos de altura y/o diámetro a la altura del pecho (DAP) y sus coordenadas cartesianas.

Los parámetros estructurales analizados fueron densidad (individuos por ha⁻¹), distribución de tamaños (incluyendo en la distribución de frecuencias diamétricas a la regeneración natural) y distribución espacial. Para analizar el patrón de distribución espacial se consideró el índice de dispersión de Morisita (1959). Una cualidad de este índice es que es poco influenciado por el tamaño de las parcelas y presenta excelentes cualidades para la detección del grado de dispersión de las especies. El índice puede asumir el valor de 1,0 en el caso de la dispersión al azar, el valor menor a 1,0 para la distribución uniforme y mayor a 1,0 para una distribución agregada, tal como se expresa en (1).

$$I_{Mor} = n \frac{\sum X^2 - N}{N(N-1)} \quad (1)$$

Donde: n = número de parcelas; $\sum X^2 = \sum f(X)X^2$ = suma de los cuadrados del número de individuos multiplicado por $f(X)$; $N = \sum f(X)$ = frecuencia total de individuos encontrados en todas las n parcelas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución de tamaños

Para el bosque secundario la densidad total de individuos de *Ocotea puberula* para la superficie de muestreo fue de 339 individuos (113 indiv.*ha⁻¹); de los cuales 263 pertenecieron a la regeneración natural (87,7 indiv.*ha⁻¹). De estos individuos 190 fueron ubicados en la categoría de brinzales, 73 en la categoría de latizales; y 76 como árboles de distintas clases de diámetros (25,3 indiv.*ha⁻¹). La distribución de la estructura de tamaños en ese bosque se encuentra representada en la Figura 1 (A), donde se obtuvo que el 77,6 % de la población de *Ocotea puberula* está compuesta por individuos en fase de regeneración natural, indicando que la especie presenta un potencial de regeneración continuo en dichas condiciones ambientales. También la mayor distribución de los árboles se encuentra en las clases diamétricas iniciales (10 y 20 cm de DAP) Figura 1 (A), demostrando que se trata de una población joven.

En el caso del bosque primario la densidad total de ejemplares de *Ocotea puberula*, en el área de muestreo fue de 37 individuos (6,2 indiv.*ha⁻¹), donde 34 pertenecen a categoría de adultos y 3 se encontraban muertos. La especie no presentó en este bosque de estadio de sucesión primario, individuos en fase de regeneración natural, como se observa en la Figura 1(B).

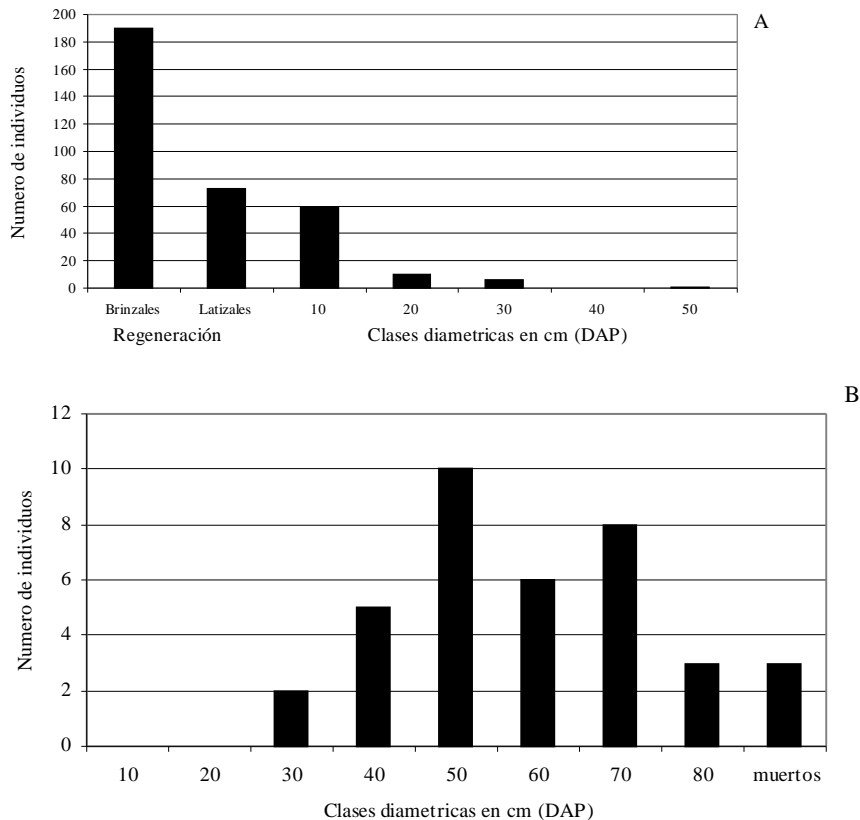


FIGURA 1: Distribución de los individuos de *Ocotea puberula* en clases de tamaños. A= individuos encontrados en bosque secundario; B = individuos encontrados en bosque primario, en el predio Guaraní – Argentina.

FIGURE 1: Size distribution for individuals of *Ocotea puberula*. A = individuals found in the secondary forest; B = individuals found in the primary forest, in the Guarani Reserve – Argentina.

La especie *Ocotea puberula* presentó una estructura de tamaños muy distinta en las dos áreas de bosques estudiadas (el secundario un área de sucesión inicial con 25 años de edad y el primario un sector de bosque maduro). En el bosque secundario, la gran mayoría de los individuos se encontró en la categoría de regeneración natural, formando una curva de distribución en J invertida. En el bosque primario la estructura de tamaños tuvo la tendencia de una curva de distribución normal, con predominio de árboles adultos y sin presencia de regeneración natural. Esto coincide con Caldato *et al.* (1999) en estudios de la estructura poblacional de *Ocotea porosa*, especie clímax del bosque Umbrófilo Mixto en Brasil, donde encontraron en el bosque primario para la fase juvenil de regeneración natural una estructura en forma de J invertida y para los árboles una tendencia de distribución normal.

La distribución de plantas juveniles de *Ocotea puberula* por clases de altura en forma de J invertida en el bosque secundario, reflejó un reclutamiento regular de nuevos individuos en la población; lo que es predecible para una especie secundaria que se desarrolla en áreas abiertas (Nascimento *et al.*, 1997).

En el bosque primario la ausencia de reclutamiento de plantas juveniles, sugiere que las condiciones de luminosidad en este sitio no son adecuadas para la regeneración de la especie; está demostrado que en los bosques primarios los claros grandes aparecen con una frecuencia mucho menor que los claros pequeños (Brokaw, 1985). Esta razón explica la ausencia de regeneración continua de las especies heliófitas en los bosques primarios poco perturbados. La tendencia, en una escala temporal de estas especies, es su reemplazo por especies más tolerantes que asumen la dominancia del bosque. De esta forma, las especies de este grupo ecológico se establecen y crecen como un grupo coetáneo, hasta que se vuelvan a producir nuevos disturbios de tal magnitud que generen las condiciones requeridas por éstas.

Distribución espacial

En el bosque secundario el índice de dispersión de Morisita para la especie fue 2,8 considerando la población total. Para la regeneración natural en la categoría brinzales el índice fue de 2,5, para latizales fue de 3,7 y para individuos adultos fue 3,8. Para la población presente en el bosque primario el índice encontrado fue 2,6. Estos valores demuestran que *Ocotea puberula* presenta un patrón de dispersión agregado en todas las fases de su vida, y en los dos estadios de sucesión del bosque estudiado Figura 2 (A) y (B).

Ocotea puberula presentó un patrón de distribución espacial agregado en todas las fases de tamaño, así como, en los dos estadios de bosque estudiados (secundario y primario). Resultados similares fueron presentados por Alvarez-Buylla y Martinez-Ramos (1992), en estudios de la especie pionera típica de bosques tropicales *Cecropia obtusifolia*, donde muestran algunos de los aspectos demográficos previamente atribuidos para este grupo de especies, una distribución espacial fuertemente agregada y una coincidencia de tamaños entre los individuos de claros de edad similar.

Varios factores pueden influenciar para definir un patrón de distribución agregado. Algunas poblaciones se encuentran agregadas en los sitios donde han ocurrido claros producidos por la caída de árboles, otras se agregan debido a pobres niveles de dispersión de semillas y baja depredación de las mismas, y otras muestran agregación en relación con hábitats topográficos y edáficos específicos (Martinez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995).

En el caso de *Ocotea puberula* en el bosque secundario, presentó mayor frecuencia y agregación aprovechando las condiciones del sitio de un bosque en estadio sucesional inicial, donde la disponibilidad de luz es mayor.

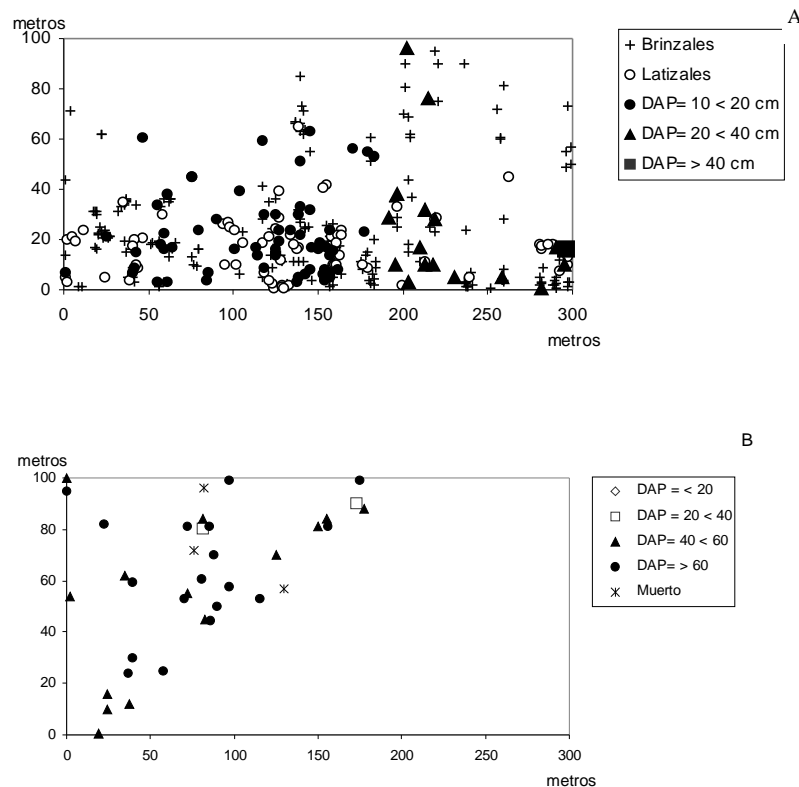


FIGURA 2: Distribución espacial de *Ocotea puberula*. A = individuos en un área de bosque secundario. Círculo cerrado = individuos ≥ 10 cm de DAP; Círculo abierto = individuos en regeneración natural. B = individuos encontrados en un área de bosque primario en la Reserva Guarani – Argentina.

FIGURE 2: Spatial distribution of *Ocotea puberula*. A = individuals in a secondary forest. Solid circles = individuals ≥ 10 cm of DBH; Open circles = individuals in natural regeneration. B = individuals found in the primary forest in the Guarani Reserve – Argentina.

CONCLUSIONES

La especie *Ocotea puberula* presenta un alto patrón de distribución agregado tanto para las diferentes categorías de tamaño consideradas así como en los dos bosques estudiados, colonizando ambientes en fase de sucesión inicial o claros de superficie considerable. Su comportamiento basado en la estructura de tamaño encontrada en ambos bosques sugiere que se trata de una especie secundaria, que cuando se reúnen las condiciones requeridas se establece con un gran número de individuos. En el transcurso de los distintos estadios sucesionales disminuye significativamente el número de individuos de regeneración natural de su población, siendo reemplazada por especies más tolerantes a la sombra, hasta la ocurrencia de nuevas perturbaciones.

Dadas las particularidades de *Ocotea puberula*, se sugiere que en bosques primarios sometidos a aprovechamiento que contemple la extracción de esta especie, se asegure la existencia de regeneración adecuada en áreas secundarias circundantes.

AGRADECIMIENTOS

El estudio fue financiado por el Centro Internacional de Investigaciones Forestales (CIFOR) y la Universidad Nacional de Misiones (UNaM). Los autores agradecen a estos Organismos y también al becario

de investigaciones Juan Suares da Silva por la participación en estudio de campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ-BUYLLA, E.R.; MARTINEZ-RAMOS, M. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. **Journal of Ecology**, v. 80, p. 275-290. 1992.
- BROKAW, N. V. L. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. S. (Ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Orlando: USA. Academic Press. p. 53-69. 1985.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v. 15, p. 40-42, 1965.
- CABRERA, A. Regiones fitogeográficas Argentinas. In: ENCICLOPEDIA ARGENTINA DE AGRICULTURA Y JARDINERÍA. 1994. t. 1, fascículo 1.
- CALDATO, S. L.; LONGHI, S. J.; FLOSS, P. A. Estructura populacional de *Ocotea porosa* (Lauraceae) em uma Floresta Ombrofila Mista, em Caçador, SC. **Ciência Florestal**, v. 9, p. 89-101. 1999.
- CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Colombo: EMBRAPA-CNPQ; Brasília: EMBRAPA- SPI, 1994.
- DIMITRI, M. J., LEONARDIS, R. F. J., BILONI, J. S. **El nuevo libro del árbol: especies forestales de la Argentina oriental**. 3. ed. Buenos Aires: El Ateneo. 2000.
- FINEGAN, B. **El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas**. Costa Rica: CATIE - COSUDE, 1992.
- GARTLAND, M.; AMARILLA, L.; VILLALBA, R.; BORHEN, A.; NOZZI, D. Determinación de edades, ritmos de crecimiento y turnos de corta teóricos de especies forestales nativas de Misiones. **Revista Forestal Yvyretá**, v. 5, p. 29-32, 1994.
- GRAU, H. R.; ARTURI, M. F.; BROWN, A. D.; ACEÑOLAZA, P. G. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forest. **Forest Ecology and Management**, v. 95, p. 161-171, 1997.
- HOWE, H. F. Scatter and clump dispersal and seedling demography hypothesis and implications. **Oecologia**, v. 79, p. 417-426, 1989.
- HUBBELL, S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. **Science**, v. 203, p. 1299-1309, 1979.
- HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B. La estructura espacial en gran escala de un bosque tropical. **Revista de Biología Tropical**, v. 35: p. 7-22, supl. 1987.
- JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501-528, 1970.
- KÖPPEN, W. Las zonas del clima. In: ____ . **Climatología**. México: Fondo de Cultura Económica, 1948. p. 145-227.
- KUBITZKI, K. The dispersal of forest plants. In: PRANCE, GHILLEAN T.; LOVEJOY, THOMAS E. (Eds.). **Amazonia, key environments**. Oxford: 1985. Pergamon Press. p. 192-206.
- KUUSIPALO, J.; JAFARSIDIK, Y.; ADJERS, G.; TUOMELA, K. Population dynamics of tree seedlings in a mixed dipterocarp rainforest before and after logging and crown liberation. **Forest Ecology and Management**, v. 81, p. 85-94, 1996.
- LÓPEZ CRISTÓBAL, L. L.; GRANCE, L.A.; MAIOCCO, D.C.; EIBL, B. Estructura y composición florística del bosque nativo, en el predio Guaraní. **Revista Forestal Yvyretá**, v. 7, p. 30-36, 1996.
- LÓPEZ CRISTÓBAL, L. L.; VERA, N. La diversidad florística del bosque nativo secundario y primario de la Reserva de Guaraní, Misiones, Argentina. **Revista Forestal Yvyretá**, v. 9, p. 92-99, 1999.
- MARTINEZ-RAMOS, M.; ALVAREZ-BUYLLA, E. R. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. **Boletín de la Sociedad Botánica de México**, v. 56, p. 121-153, 1995.
- MORISITA, M. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. **Mem. Fac. Science**, Kyushu, v. 2, p. 215-235, 1959.

NASCIMENTO, A. R. T.; CORTELETTI, J. M.; ALMEIDA, S. S. Distribuição espacial de sementes e juvenis de *Astrocaryum aculeatum* (Arecaceae) em floresta Amazônica de Terra Firme. In: LISBOA, P. L. B. **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi/CNPq, 1997. p. 287-296.

NASI, R. Analysis of the spatial structure of a rattan population in a mixed dipterocarp forest of Sabah (Malaysia). **Acta Oecologica**, v. 34, p. 73-85, 1993.

ODUM, E. P. **Fundamentos de Ecologia**. 4. ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian. 1988. 927p.

ROLLET, B. UNESCO/ CIFCA Organización. In: ____ . Ecosistemas de los bosques tropicales: informe sobre el estado de los conocimientos. Madrid: 1980. p. 126-162.

SAKAI, A. K.; ODEN, N. L. Spatial patterns of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. **American Naturalist**, v. 122, p. 489-508, 1983.

SOIL TAXONOMY. **Key to Soil Taxonomy. Soil Survey Staff**. Virginia: AIDS. USDA. SMSS; Virginia Polytechnic Institute and State University. 1992. 541p. (Technical Monograph n. 19).

SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, p. 359-366, 1987.

WHITMORE, T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**, v. 70, p. 536-536, 1989.