

AVALIAÇÃO DE UM MÉTODO DE ANÁLISE SILVIGÊNICA EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

EVALUATION OF A METHOD OF SILVIGENIC ANALYSIS IN A SEASONAL SEMIDECIDUOUS FOREST

Rejane Tavares Botrel¹ Kikyo Yamamoto² Ricardo Ribeiro Rodrigues³

RESUMO

Visando contribuir para a interpretação biológica de mosaicos silvigênicos obtidos pelo método de interceptação de linhas para inventariar árvores de dossel, este foi aplicado numa área de 5,12 ha de uma Floresta Estacional Semidecidual na Estação Ecológica de Caetetus (Gália, São Paulo). Análises estatísticas (Qui-quadrado e resíduos ajustados) foram aplicadas para verificar se categorias de ecounidades estão associadas à composição florística e/ou aos grupos sucessionais de espécies. O predomínio de ecounidades em equilíbrio 2A (composta por árvores do presente) combinado à baixa frequência de ecounidades em reorganização (clareiras) ou em desenvolvimento indicou que a floresta estudada se encontra em fase madura e é pouco perturbada. Foram encontradas algumas associações coerentes entre espécies pioneiras e secundárias iniciais com ecounidades formadas por árvores que possuem arquiteturas que permitem maior entrada de luz. Considerando os parâmetros ecofisiológicos usados para distinguir grupos sucessionais de espécies, muitas associações incoerentes foram encontradas entre espécies secundárias tardias e categorias de ecounidades que, presumidamente, representam fases iniciais da silvigênese. Esse tipo de resultado sugere que o método de análise silvigênico estudado não é adequado para descrever as fases de regeneração da floresta.

Palavras-chave: silvigênese; caracterização sucessional; mosaico silvigênico; Estação Ecológica de Caetetus.

ABSTRACT

Aiming to contribute to the biological interpretation of silvigenics mosaics obtained by line interception method for inventorying canopy trees, this was applied in an area of 5.12 ha of a semi deciduous forest at the Ecological Station of Caetetus (Gália, São Paulo state, Brazil). Statistical analyses (Chi-square and adjusted residues) were applied to verify whether the eco-unit categories are associated with floristic composition and / or successional species groups. The predominance of steady-state eco-units 2A (compound of present trees) combined with the low frequency of eco-units in reorganization (gaps) and development eco-units indicated that the studied forest is in mature phase and little disturbed. Some few coherent associations were found between pioneers and early secondary species with eco-units which defining tree architectures allow larger entrance of light. Considering the eco-physiological parameters used to distinguish the successional species groups, many incoherent associations were found between late secondary species with eco-unit categories that are presumed to represent the earlier phases of silvigenesis. This kind of result suggests that the studied method of silvigenic analysis is not adequate to describe phases of forest regeneration.

Keywords: Silvigenesis; successional characterization; silvigenic mosaic; Ecological Station of Caetetus.

1. Engenheira Florestal, Dr^a., Professora Adjunto do Departamento de Ciências Vegetais, Universidade Federal Rural do Semiárido, Av. Francisco Mota, 572, Bairro Costa e Silva, CEP: 59.625-90, Mossoró (RN). rtbotrel@yahoo.com.br

2. Bióloga, Dr^a, Universidade Estadual de Campinas, Professora Assistente do Departamento de Botânica, Caixa postal 6109, CEP 13081-970, Campinas (SP). kikyo@yahoo.com.br

3. Biólogo, Dr., Professor adjunto do Departamento de Ciências Biológicas, Caixa postal 9, CEP 13418-900, Piracicaba (SP). rrr@esalq.usp.br

Recebido para publicação em 8/04/2011 e aceito em 7/11/2011

INTRODUÇÃO

Parte importante das pesquisas sobre dinâmica da vegetação é baseada no paradigma de dinâmica de clareira, muitas delas compreendendo análises sobre espécies classificadas em grupos ecológicos como pioneiras, secundárias ou clímaxes segundo suas características ecofisiológicas (DENSLOW, 1980; HARTSHORN, 1980; SCHNITZER e CARSON 2001).

Numa abordagem alternativa do estudo de mosaicos florestais, Oldeman (1978) propôs analisar a dinâmica em florestas tropicais através de transformações arquiteturais dos indivíduos arbóreos, diferentemente de Whitmore (1975), que baseia a análise de tais mosaicos nas variações da composição florística e/ou dos parâmetros quantitativos das espécies na floresta. Segundo Oldeman (1978), a organização temporal e espacial de órgãos e a morfologia característica de uma espécie seguem um padrão próprio (geneticamente determinado) que, porém, pode apresentar variações quanto à quantidade de matéria viva a ser formada (ramos, flores, frutos), dependendo da entrada de energia no ecossistema. A premissa básica desta proposta é a de que a arquitetura arbórea pode ser interpretada como fruto das condições energéticas abaixo do dossel. Para Oldeman (1978, 1983), cada mancha dentro da floresta em um determinado estágio sucessional compreende uma ecounidade, e o conjunto de ecounidades em diferentes estágios sucessionais, com diferentes tamanhos e composições florísticas, compreende o mosaico florestal, o qual também denomina mosaico silvático, mosaico silvigênico ou, ainda, unidade silvática.

Para estudar o mosaico florestal nos termos propostos por Hallé et al. (1978) e Oldeman (1978), Torquebiau (1986) propôs um método de interceptação de linhas para inventário de árvores do dossel. Neste método, indivíduos do dossel interceptados por linhas equidistantes são categorizados segundo características como presença ou ausência de reitereção, altura total e altura do fuste, além da presença de sinais de senescência. Através do delineamento de árvores adjacentes de mesma categoria, o método mapeia manchas definidas como ecounidades, e produz uma representação esquemática do mosaico que o autor denomina silvigênico, adjetivo este que enfatiza a ideia de que as categorias de ecounidades representam fases da silvigênese. Portanto, diferencia-se de outros métodos de análise da dinâmica florestal por ser independente da taxonomia e de co-

nhecimentos autoecológicos das espécies (ENGEL, 1993).

Apesar da praticidade implícita, o método de Torquebiau (1986), desenvolvido para um tipo de Floresta Ombrófila Densa na Indonésia (Floresta de Dipterocarpaceas), foi ainda pouco utilizado no Brasil. Dos três estudos em formações florestais brasileiras, um foi realizado no estado do Espírito Santo, em uma das principais seções de Floresta Ombrófila Densa na tipologia da Mata de Tabuleiros (ENGEL e PRADO, 1992), e os outros dois em Florestas Estacionais Semidecíduais, no interior do estado de São Paulo (CARDOSO-LEITE, 1995; OLIVEIRA, 1997). O uso do método nestas três pesquisas foi satisfatório no sentido em que permitiu descrever os mosaicos florestais e indicou o nível de perturbação das áreas de estudo. No entanto, dados sobre as espécies componentes dos mosaicos não foram envolvidos nestas análises. Como o próprio Torquebiau (1986) observa, o comportamento das ecounidades constituintes de um mosaico silvigênico pode depender de características individuais das espécies que, portanto, influenciariam a sucessão florestal. A arquitetura das árvores depende tanto de suas características intrínsecas, tais como aquelas que são expressas no modelo de crescimento que é geneticamente determinado (HALLÉ et al., 1978), quanto de características determinadas pelas condições ambientais, tal como o momento em que a árvore inicia a fase de formação de sua copa. Logo, é muito importante conhecer a composição florística das categorias de ecounidades. Além disso, o conhecimento sobre a classificação sucessional das espécies componentes de cada categoria de ecounidade é importante para avaliar o método de análise silvigênica, posto este que pressupõe a correspondência entre as fases de construção da floresta ou do ciclo silvigênico (categorias de ecounidades) com as séries sucessionais adotadas em outros tipos de estudos de dinâmica da regeneração florestal.

Sendo a resposta ecofisiológica ou morfológica das plantas em relação à luz o fundamento básico, tanto dos estudos de sucessão secundária, como de análises silvigênicas nos moldes propostos por Hallé et al. (1978) e Oldeman (1978), a questão sobre a fidelidade com que as categorias de ecounidades definidas pelo método de Torquebiau (1986) representam as fases do ciclo silvigênico ou os estádios sucessionais presumidos, é particularmente relevante quando se consideram as Florestas Estacionais Semidecíduais. Mas a aplicação de ambos os tipos de abordagem é complicada neste tipo

florestal devido à variação sazonal na quantidade e qualidade de luz decorrente da deciduidade sazonal das árvores do dossel.

Face ao exposto, este trabalho foi realizado com os objetivos de:

a) testar o método proposto por Torquebiau (1986) na caracterização do mosaico silvêstico de um trecho de floresta estacional Semidecidual na Estação Ecológica (E. E.) de Caetetus (SP) e compará-lo com outros mosaicos silvêsticos obtidos com o mesmo método visando identificar padrões que possam ajudar a interpretação dos mosaicos.

b) avaliar o mosaico silvêstico obtido quanto à correspondência entre as fases do ciclo silvêstico presumidas pelo método de Torquebiau (1986) e as fases de sucessão secundária sugeridas pela classificação das espécies componentes das ecunidades em grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias ou clímaxes).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A Estação Ecológica de Caetetus se caracteriza como um dos principais remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual do Planalto Ocidental do estado de São Paulo (Figura 1). No

interior da unidade de conservação, foi implantada uma parcela de 320×320 m, totalizando 10,24 ha, subdividida em 256 subparcelas contíguas de 20×20 m (400 m^2). Essa área representa uma das quatro parcelas estabelecidas pelo Projeto Temático *Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes* (Doravante referido apenas como Projeto Parcelas Permanentes) (FAPESP 99/09635-0) que integra o programa BIOTA/FAPESP. Para este trabalho, que integra este Projeto, foi utilizada metade da parcela permanente, correspondendo a 5,12 ha (Figura 1).

Caracterização silvêstica

O método de levantamento de dados no campo foi o de interceptação de linhas para inventário das árvores do dossel, descrito por Torquebiau (1986). Dentro da parcela estudada, foram dispostas linhas paralelas e distantes 10 m uma da outra. As árvores mais altas (dominantes) nos pontos de interceptação das linhas foram numeradas e tiveram anotados sua altura total (Ht), altura do fuste (Hf), diâmetro a altura do peito (DAP $\geq 4,8$ cm), e as coordenadas de localização e projeção horizontal (coordenadas x e y) utilizando-se as subparcelas de 20×20 m como referência. As clareiras que

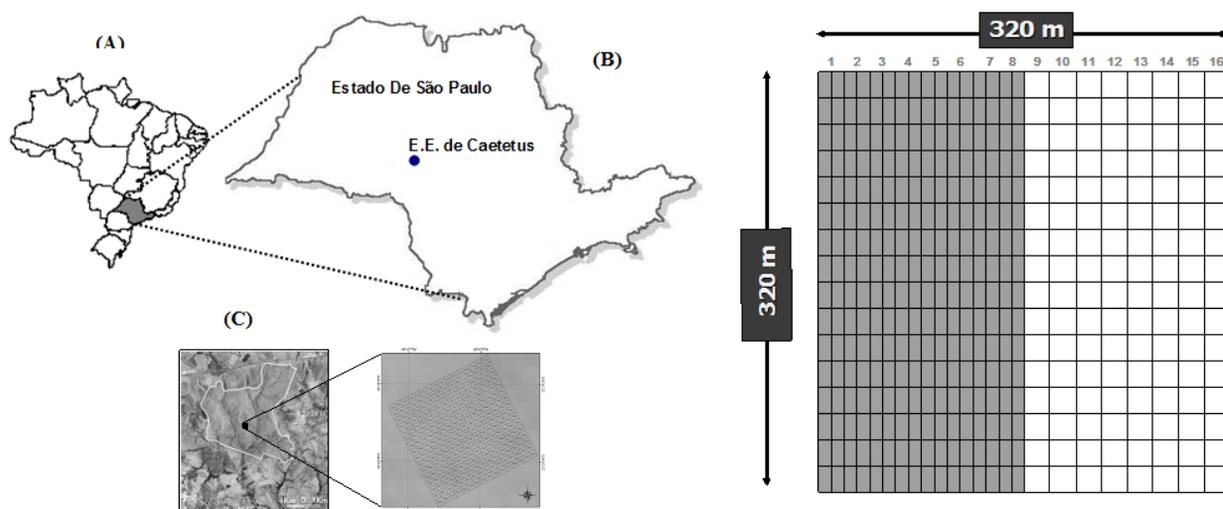


FIGURA 1: (A) Localização do Estado de São Paulo no Brasil; (B) localização da Estação Ecológica de Caetetus no Estado de São Paulo; (C) localização da parcela permanente dentro da Estação Ecológica de Caetetus; e (D) Área de estudo correspondente a 5,12 ha no interior da parcela permanente alocada na Estação Ecológica de Caetetus.

FIGURE 1: (A) Location of São Paulo State in Brazil; (B) Location of the Ecological Station of Caetetus in São Paulo state; (C) Location of the permanent plot in the Ecological Station of Caetetus; and (D) Study area corresponding to 5.12 ha permanent plot within the allocated Caetetus Ecological Station, São Paulo state, Brazil.

interceptaram as linhas também foram amostradas. Foram consideradas clareiras as aberturas verticais do dossel até o piso florestal com no mínimo 2 m de diâmetro (ENGEL, 1993; CARDOSO-LEITE, 1995).

As árvores, inventariadas entre 20/05/2003 e 09/10/2003, foram divididas quanto à sua arquitetura em árvores: do futuro (sem reiteração), do presente (com reiteração) e do passado (com sinais de senescência ou mortas em pé). Posteriormente, as árvores do presente foram subdivididas em categorias conforme sua altura total e a altura do fuste, que leva em consideração o ponto de inversão morfológica ($PI = H_f$ (altura do fuste)/ H_t (altura total)), que ocorre quando a árvore diminui seu crescimento em altura (OLDEMAN, 1978), além da superfície de inversão ecológica do dossel da floresta que corresponde à metade da altura máxima dos indivíduos do dossel (altura da floresta) e o ponto de inversão ecológica (metade da altura total da própria árvore) (TORQUEBIAU, 1986). Para a altura máxima do dossel, foram considerados somente os indivíduos com altura até 20 m,

pois, aqueles com altura superior foram considerados emergentes, principalmente por se encontrarem em número relativamente reduzido. Logo, seguindo Torquebiau (1986), a altura da superfície de inversão ecológica da floresta estudada foi estabelecida em 10 m. A posição do ‘ponto de inversão morfológica’ em relação ao ‘ponto de inversão ecológica’ arbitrado por Torquebiau (1986) indicaria as variações nas condições de luz sob as quais teriam ocorrido as reiteraões.

O mapeamento das ecounidades foi feito no programa Microsoft Excel, versão 2002, baseado nas coordenadas das copas das árvores registradas nas linhas de inventário. A união das copas de árvores de mesma categoria delimita cada uma das ecounidades. As categorias (Figura 2) foram definidas em ecounidades: a) em reorganização (clareiras); b) em desenvolvimento (árvores do futuro); c) em equilíbrio (árvores do presente): c.1) tipo 1A (árvores do presente 1A); c.2) tipo 1B (árvores do presente 1B); c.3) tipo 2A (árvores do presente 2A); e c.4) tipo 2B (árvores do presente 2B); e d) em degradação (árvores do passado).

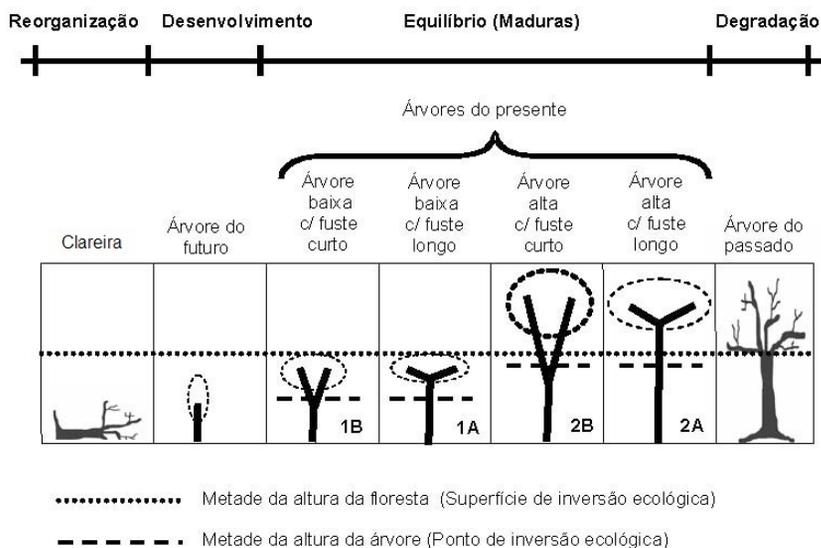


FIGURA 2: Esquema de identificação para ecounidades: equilíbrio 1 e 2 = primeiro e segundo níveis do dossel, A e B = níveis de inversão morfológica alto e baixo; reorganização = composta por clareiras; desenvolvimento = composta por árvores do futuro (sem reiteração); degradação = composta por árvores do passado (com sinais de senescência) (ENGEL, 1993, baseado em TORQUEBIAU, 1986).

FIGURE 2: Identification scheme for eco-units: steady-state 1 and 2 = first and second levels of the canopy, A and B = morphological inversion levels high and low, reorganization = consists of clearings; development = plans consisting of trees of the future (without repetition); degradation = composed of trees of the past (with signs of senescence) (ENGEL, 1993, based on TORQUEBIAU, 1986).

O mapa de ecounidades foi georreferenciado e finalizado por meio do programa TNTmips 6.8.

Levantamento florístico e fitossociológico

Os dados florísticos e os parâmetros fitossociológicos foram fornecidos pela equipe técnica do Projeto Parcelas Permanentes, que realizou um levantamento incluindo todos os indivíduos com DAP (diâmetro a altura do peito) igual ou superior a 4,8 cm contidos na área amostral. O levantamento produziu um mapa das espécies com DAP superior a 4,8 cm identificadas.

Classificação sucessional dos indivíduos arbóreos

As espécies inventariadas foram submetidas à classificação ecológica com base em dados disponíveis na literatura e informações das espécies obtidas pelo Projeto Parcelas Permanentes. As categorias consideradas neste trabalho seguem a proposta de Gandolfi (2000):

Pioneiras: mais dependentes de luz durante a germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência. Tendem a ocorrer preferencialmente nas clareiras, nas bordas dos fragmentos florestais, sendo pouco frequentes no sub-bosque.

Secundárias iniciais: apresentam dependência intermediária da luz em relação às demais categorias, em processos como germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência. Podem se desenvolver nas bordas ou no interior das clareiras, nas bordas de uma floresta e também no sub-bosque, onde tendem a ocorrer mais frequentemente em áreas menos sombreadas (espécies secundárias iniciais do sub-bosque), estando, em geral, ausentes nas áreas de sombra muito densa.

Secundárias tardias e/ou clímaxes: Menos dependentes de luz durante a germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência. Tendem a apresentar maior ocorrência, abundância e permanência no sub-bosque, inclusive em locais de sombra densa. Dentro desse grupo podem se encontrar dois comportamentos bem distintos: espécies que podem permanecer toda a sua vida no sub-bosque (espécies secundárias tardias ou clímaxes do sub-bosque) ou espécies que crescem e se desenvolvem no sub-bosque, mas que alcançam e vão compor o dossel florestal ou a condição de emergentes (espécies secundárias tardias ou clímaxes).

Não caracterizadas: Espécies que não puderam ser enquadradas nas categorias anteriores, em geral, pela falta de informações sobre a espécie.

Análise dos dados

Visando verificar se há relação entre espécies e categorias de ecounidades, elaborou-se uma tabela a partir do cruzamento do mapa do mosaico silvigenico com o mapa de espécies arbóreas, por meio do programa TNTmips versão 6.8. Para esta análise foram consideradas espécies representadas por 10 ou mais indivíduos na área amostral. A tabela resultante do cruzamento continha as espécies arbóreas e suas densidades absolutas nas diferentes ecounidades componentes do mosaico silvigenico. Posteriormente, foi aplicado um teste de Qui-quadrado (X^2) para analisar uma possível associação entre as variáveis: mapa do mosaico silvigenico (distribuição espacial de ecounidades) e as espécies arbóreas (ZAR, 1999).

Inicialmente foi verificada a homogeneidade dos dados por meio do teste de normalidade. O teste de X^2 foi aplicado com o objetivo de testar a hipótese de que a frequência de ocorrência de uma variável (espécies arbóreas) é dependente da frequência da segunda variável (mosaico silvigenico). Quando o teste de X^2 apresentou resultado significativo, foi realizada uma análise de resíduos da tabela de contingência para analisar o comportamento das categorias de ecounidades em relação a cada espécie arbórea (PEREIRA, 2001). Tanto para verificar a associação entre as variáveis no teste de X^2 quanto para as categorias de variáveis na análise de resíduos, adotou-se o nível de significância de 1 %. Para este nível de significância, o resíduo ajustado deve ser superior a +2,58 (excesso de ocorrências: associação positiva) ou inferior a -2,58 (falta de ocorrências: associação negativa) para indicar associação entre variáveis.

Para analisar a distribuição espacial das categorias sucessionais dentro do mosaico silvigenico, foram repetidos todos os procedimentos descritos anteriormente para análise entre espécies arbóreas e categorias de ecounidades. Neste caso, como variáveis foram utilizados o mapa do mosaico silvigenico e o mapa com os indivíduos arbóreos identificados e classificados sucessionalmente.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Caracterização silvigenica

Na área estudada foram amostrados 734 indivíduos (143,35 ind/ha) distribuídos em 474 (64,57 %) árvores do presente, 68 (9,26 %) árvores do futuro, 192 (26,15 %) árvores do passado, além de 53 clareiras. As árvores do presente, como

já se esperava com base na interpretação atribuída a essa categoria (HALLÉ et al., 1978), ocorreram em maior número e dominaram arquiteturalmente a floresta. As 474 árvores do presente foram classificadas nas subcategorias 2A (273 indivíduos), 2B (118 indivíduos), 1A (42 indivíduos) e 1B (41 indivíduos). O predomínio de indivíduos do presente resultou numa clara preponderância de ecounidades em equilíbrio (76,73 %) (Tabela 1) que formaram uma matriz na qual as outras ecounidades estavam inseridas, de modo semelhante ao encontrado nas Florestas de Dipterocarpaceas estudadas por Torquebiau (1986). Em proporções muito menores, ocorreram as ecounidades em degradação (14,16 %), em reorganização (6,17 %) e em desenvolvimento (2,94 %) (Tabela 1). Dentre as ecounidades em equilíbrio, destacaram-se aquelas do tipo 2A (60,11 %). As áreas totais compostas por ecounidades dos tipos 2B, 1A e 1B correspondem, respectivamente, a 12,98 %, 1,64 % e 2 % da área amostrada.

A floresta estudada se encontra bem estruturada segundo interpretação sugerida por Lescure (1978), já que as árvores do presente se encontram organizadas em vários conjuntos estruturais, ou seja, em grupos de árvores que se diferenciam quanto às suas alturas e pontos de inversão morfológica. As árvores da categoria 2, que somam 82,48 % dos indivíduos do presente, são as mais

altas da floresta que, possivelmente em resposta ao diferenciado regime de luz nos quais se desenvolveram, possuem diferentes pontos de inversão morfológica, o que as distingue entre as subcategorias 2A e 2B. As árvores 2A (57,59 %) devem ter crescido em aberturas estreitas do dossel e por isso reiteraram acima da metade de sua altura total. Já as árvores 2B (24,89 %) provavelmente cresceram em ambiente mais aberto e reiteraram antes que seu fuste superasse a metade do que viria a ser a sua altura atual. A predominância de árvores 2A nos remete ao raciocínio de Torquebiau (1986) que relaciona a ocorrência de ecounidades em equilíbrio 2A a solos férteis e bem drenados e observa que tais ecounidades representam a clássica “fase madura” da floresta, ou seja, composta por árvores altas de longos fustes, várias camadas intermediárias no dossel e nível inferior sombreado com poucas plântulas. Logo, o mosaico silvigênico encontrado indica que o trecho estudado se encontra em fase madura.

As árvores das categorias 1A e 1B (17,52 % dos indivíduos), ao contrário das 2A e 2B, correspondem às árvores do presente mais baixas da floresta (altura abaixo da superfície de inversão ecológica). Estas se diferenciam pelo ponto de inversão morfológica, ou seja, indivíduos 1A ou 1B reiteraram acima ou abaixo da metade de suas respectivas alturas totais.

TABELA 1: Estrutura das ecounidades constituintes do mosaico silvigênico da Estação Ecológica de Caetetus.

TABLE 1: Eco-units structure constituent of the mosaic silvigenic of the Ecological Station Caetetus.

Ecounidade	Área mín (m ²)	Área máx (m ²)	Área média (m ²)	Área total (m ²)	Área total (%)
Equilíbrio 1A ¹	6,49	87,14	32,39	842,18	1,64
Equilíbrio 1B ¹	0,02	65,80	26,90	1022,02	2,00
Equilíbrio 2A ¹	*	*	*	30778,08	60,11
Equilíbrio 2B ¹	0,02	477,50	57,79	6645,98	12,98
Reorganização ²	0,02	487,82	65,79	3158,08	6,17
Desenvolvimento ³	3,85	96,18	32,00	1504,07	2,94
Degradação ⁴	0,02	380,48	61,96	7249,60	14,16

*Medidas não calculadas, pois as ecounidades em equilíbrio 2A corresponderam a uma matriz na qual foram inseridas as ecounidades restantes.

1 Ecounidade em equilíbrio (árvores do presente com reiteração): tipo 1 composta por árvores altas; tipo 2: composta por árvores baixas; tipo A: composta por árvores que bifurcam acima da metade de sua altura total; tipo B: composta por árvores que bifurcam abaixo da metade de sua altura total;

2 Ecounidade em reorganização: composta por clareiras;

3 Ecounidade em desenvolvimento: composta por árvores do futuro (sem reiteração);

4 Ecounidade em degradação composta por árvores do passado (com sinais de senescência).

Quando se comparam os resultados encontrados nessa pesquisa com aqueles obtidos em outras florestas, há nítidas diferenças em relação às ecounidades da categoria 1. Por ordem crescente de porcentagem (soma dos percentuais das ecounidades 1A e 1B), temos 3,1 % na Floresta de Dipterocarpaceas (TORQUEBIU, 1986), 3,64 % na nossa área de estudo, média de 10,8 % obtida entre as três áreas estudadas por Cardoso-Leite (1995), 17,2 % na Mata de Tabuleiros (ENGEL e PRADO, 1992) e, por último, 26,98 % na área de estudo de Oliveira (1997) (Tabela 2). Destacam-se a semelhança de resultados entre a Floresta Estacional Semidecidual que estudamos e a Floresta Ombrófila Densa estudada por Torquebiau (1986), assim como o valor relativamente alto na área estudada por Oliveira (1997). Considerando-se os relatos desta autora de incêndios recentes em sua área; as proporções decrescentes de ecounidades 1A e 1B nas áreas A, B e C estudadas por Cardoso-Leite (1995) que, segundo a autora, possuem graus também decrescentes de perturbação (Tabela 2); e os relatos de distúrbios nas áreas de Floresta Ombrófila Densa causados por extração seletiva de madeira (ENGEL e PRADO, 1992; TORQUEBIU, 1986), sugere-se que não é somente o tipo florestal que influencia a proporção de ecounidades 1A e 1B e que, talvez, também a intensidade e o tipo de perturbação exerçam influência na ocorrência destas ecounidades.

As ecounidades em reorganização, formadas pelas clareiras, que indicam as partes da floresta em renovação, cobriram em nossa área de estudo superfície total semelhante àquelas encontradas por Cardoso-Leite (1995) e por Torquebiau (1986), pouco superior à registrada por Engel e Prado (1992) e inferior à encontrada por Oliveira (1997). A equipe do Projeto Parcelas Permanente responsável pela amostragem sistemática de solos na área deste estudo encontrou evidências que sugerem a existência de manchas de camada arenosa do solo que podem atingir muitas vezes até 1,0 m de profundidade na parcela (RODRIGUES, 2005), o que poderia dar menor capacidade de sustentação às árvores durante temporais. Essas situações explicariam o registro de clareiras no levantamento que, em sua maioria, foram originadas pela queda de árvores inteiras com raízes expostas.

Comparando as proporções relativas de ecounidades em degradação e em desenvolvimento entre a nossa área de estudo e outras em Floresta Estacional Semidecidual ou Ombrófila Densa (Tabela 2), nota-se uma grande disparidade. De longe, a maior proporção de ecounidades em degradação (14,16 %) e a menor proporção relativa de ecounidades em desenvolvimento (2,94 %) foram registradas na E. E. de Caetetus. Ou seja, a floresta estudada possui relativamente poucas árvores do futuro e muitas árvores do passado

TABELA 2: Distribuição de área (%) das ecounidades constituintes de mosaicos silvigenicos construídos através do método de inventário proposto por Torquebiau (1986), em diferentes tipos florestais.
TABLE 2: Distribution of area (%) of the constituent eco-units of silvigenic mosaic constructed using the method proposed by Torquebiau inventory (1986), in different forest types.

Ecounidade	FES ¹	FES ²	FES ³	FES ⁴	FES ⁵	FES ⁶	Mata de Tabuleiros ⁷	Floresta Úmida Dipt. ⁸
Equilíbrio 1A (%)	1,64	7,9	13,8	7,7	2,2	20,32	5,5	2,8
Equilíbrio 1B (%)	2,00	2,9	2,8	4,4	1,5	6,66	11,7	0,3
Equilíbrio 2A (%)	60,11	57,0	46,8	48,6	75,7	27,42	42,4	66,8
Equilíbrio 2B (%)	12,98	16,0	9,3	22,2	16,5	18,8	23,4	11,4
Reorganização (%)	6,17	5,3	6,4	8,3	1,2	10,9	3,2	4,8
Desenvolvimento (%)	2,94	6,36	14,5	3,9	0,7	10,8	9,4	12,4
Degradação (%)	14,16	3,46	5,7	2,5	2,2	5,1	4,3	1,4

1 Floresta Estacional Semidecidual (este estudo); 2 Floresta Estacional Semidecidual (Cardoso-Leite, 1995): média dos valores para as áreas de estudo A, B e C; 3 Área A de Cardoso-Leite (1995); 4 Área B de Cardoso-Leite (1995); 5 Área C de Cardoso-Leite (1995) 6 Floresta Estacional Semidecidual (Oliveira, 1997); 7 Floresta Ombrófila Densa (Engel e Prado, 1992); e 8 Média de três áreas em Floresta úmida de Dipterocarpaceas (Torquebiau 1986). Ecounidade em equilíbrio (árvores do presente com reiteração): tipo 1 composta por árvores altas; tipo 2: composta por árvores baixas; tipo A: composta por árvores que bifurcam acima da metade de sua altura total; tipo B: composta por árvores que bifurcam abaixo da metade de sua altura total;

em comparação com outras áreas, sugerindo, de acordo com as premissas da análise silvigênica, a existência de taxas baixas de renovação e um perfil 'mais desenvolvido'. Esse resultado sugere que a área de estudo não sofreu grandes distúrbios recentes e que a permanência em pé de árvores do passado (ao contrário daquelas que caem em solos mais arenosos e formam ecounidades em reorganização) podem ter levado à maior percentagem de ecounidades em degradação em relação aos outros trabalhos (Tabelas 2).

Durrieu de Madron (1993 apud PÉLISSIER, 1997), estudando florestas na Guiana, mostrou que quase 50 % das árvores com DAP > 10 cm não caem formando clareiras, mas morrem em pé e se decompõem sem criar uma grande abertura no dossel. Considerando situações deste tipo, Pélissier (1997) observa que podem existir diferentes tipos de silvigênese em função da dinâmica global de uma área florestal. Assim, a silvigênese poderia ocorrer a partir da regeneração em clareiras, seguindo o esquema geral do ciclo silvigênico proposto por Hallé et al. (1978), com início em clareiras, ou através da morte em pé de indivíduos do dossel superior que, mediante pequenas aberturas, proporciona o crescimento de indivíduos pré-existentes abaixo do dossel. Na E. E. de Caetetus, os dois tipos de silvigênese parecem estar ocorrendo.

Mosaico silvigênico × fatores bióticos (florísticos e ecológicos)

Dentre as 47 espécies da Tabela 3, seis foram classificadas como Pioneira (P; 274 ind.), 22 como Secundária Inicial (Si; 3871 ind.), 13 como Secundária Tardia (St; 2040 ind.) e 6 não foram classificadas (NC; 131 ind.). Além disso, indivíduos mortos não identificados também foram registrados (181 ind.). O resultado do teste de X^2 para verificar a existência de associação entre as espécies ocorrentes na área de estudo e as categorias de ecounidades foi significativo no nível de 1 % (274,20), indicando que as variáveis são dependentes. No entanto, foram poucas as espécies que se mostraram associadas às categorias de ecounidades de acordo com a análise de resíduos ajustados (Tabela 4).

Dentre as espécies que mostraram associação com as categorias de ecounidades, a pioneira *Croton floribundus* apresentou associação positiva com ecounidades em reorganização e negativa com as ecounidades em equilíbrio. Esse resultado

preenche as expectativas do método e corrobora os resultados de vários autores (CERSÓSIMO 1993; DENSLOW et al., 1990; entre outros) que citam a clara associação de espécies pioneiras com as clareiras.

Albuquerque (1999) observa que existe consenso entre autores sobre a classificação de espécies como pioneiras, o que não ocorre quando se trata de espécies dos estádios sucessionais mais tardios, ou seja, neste último caso a classificação varia de autor para autor. De fato, *Casearia gossypiosperma*, *Cedrela fissilis*, *Savia dyctiocarpa* e *Trichilia clausenii*, classificadas neste trabalho (segundo GANDOLFI, 2000) como secundárias tardias, não apresentaram o comportamento esperado para este grupo ecológico na área de estudo. *Savia dyctiocarpa*, *Trichilia clausenii* e *Cedrela fissilis* se associaram positivamente com ecounidades em reorganização (clareiras). *Casearia gossypiosperma* se associou positivamente com ecounidades em degradação e negativamente com as ecounidades em equilíbrio. Esses resultados são contrários ao esperado, pois, como as ecounidades em equilíbrio devem possuir dossel mais fechado devido à presença de árvores com copas mais amplas e íntegras, estas deveriam abrigar preferencialmente as espécies de estádios sucessionais mais adiantados. *Esenbeckia leiocarpa*, também classificada como secundária tardia, associou-se positivamente com ecounidades em desenvolvimento e em equilíbrio corroborando com as observações de Furtado (2005), que verificou numa floresta estacional semidecidual em Campinas (SP), que a distribuição espacial desta espécie, que possui amplo espectro de tolerância à sombra, não é relacionada à abertura do dossel.

Syagrus oleracea se associou positivamente com ecounidades em reorganização, confirmando parte da definição das secundárias iniciais usada nesta pesquisa (GANDOLFI, 2000), isto é, de que elas podem também se desenvolver nas bordas ou no meio das clareiras. Mas a secundária inicial *Parapiptadenia rigida* não se associou positivamente a ecounidades em reorganização e sim negativamente às ecounidades em equilíbrio, que possuem dossel mais fechado, o que é também coerente com a definição de secundária inicial (espécies que tendem a ocorrer em áreas menos sombreadas) por Gandolfi (2000). Desta forma, a associação positiva da secundária inicial *Chrysophyllum gonocarpum* com ecounidades em desenvolvimento também é aceitável.

TABELA 3: Distribuição dos indivíduos das espécies (%) ocorrentes na Estação Ecológica de Caetetus (com 10 ou mais indivíduos) nas ecounidades que compõem o mosaico silvigenico e seus grupos ecológicos (GE) (P-Pioneira, Si-Secundária inicial, St-Secundária tardia, NC-Não classificada).

TABLE 3: Distribution of individuals of species (%) occurring in Ecological Station of Caetetus (with 10 or more individuals) in eco-units that make up the mosaic silvigenic and their ecological groups (GE) (P-Pioneer, Si- Initial secondary, St- late secondary, NC- Not classified).

Espécie	GE	Ecounidades				N. ind
		Degr	Desenv	Equil	Reor	
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	Si	7,14	0,00	85,71	7,14	28
<i>Actinostemon conceptionis</i> (Chodat & Hassl.) Hochr.	St	0,00	9,09	90,91	0,00	11
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	NC	8,00	0,00	68,00	24,00	25
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	St	13,65	2,54	73,65	10,16	315
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Si	14,29	0,00	78,57	7,14	112
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Si	10,67	1,78	80,44	7,11	225
<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.	NC	18,18	0,00	63,64	18,18	11
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg.	St	9,09	7,27	72,73	10,91	55
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze.	St	5,00	0,00	95,00	0,00	20
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	St	25,86	0,00	60,34	13,79	58
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	P	36,84	0,00	52,63	10,53	19
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	St	9,38	0,00	65,63	25,00	32
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	Si	15,38	5,13	72,65	6,84	234
<i>Chorisia speciosa</i> A. St.-Hil.	Si	4,35	0,00	95,65	0,00	23
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	Si	15,24	7,62	73,33	3,81	105
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	Si	16,00	2,00	78,00	4,00	50
<i>Croton floribundus</i> Spreng	P	13,43	2,49	66,17	17,91	201
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Si	15,38	0,00	84,62	0,00	13
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Si	6,06	3,03	84,85	6,06	33
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	St	7,29	7,29	83,33	2,08	192
<i>Eugenia florida</i> DC.	NC	18,60	0,00	76,74	4,65	43
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	Si	26,67	0,00	73,33	0,00	15
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	St	14,29	4,76	77,78	3,17	63
<i>Inga striata</i> Benth.	NC	21,43	0,00	64,29	14,29	14
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	Si	0,00	0,00	100,00	0,00	10
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	P	8,33	0,00	91,67	0,00	12
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	Si	11,76	5,88	70,59	11,76	17
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	P	18,18	0,00	63,64	18,18	11
<i>Machaerium stipitatum</i> [DC.] Vogel	Si	17,54	0,00	71,93	10,53	57
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	Si	13,12	2,62	76,34	7,93	2523
<i>Mollinedia widgrenii</i> A. DC.	NC	11,76	0,00	88,24	0,00	17
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez.	St	12,04	2,80	76,19	8,96	357
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Si	30,00	5,00	45,00	20,00	20
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Si	0,00	0,00	80,00	20,00	10
<i>Picramnia warmingiana</i> Engl.	Si	0,00	0,00	83,33	16,67	12
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A.St.-Hil.	NC	4,76	4,76	90,48	0,00	21
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.	Si	14,81	0,00	81,48	3,70	54
<i>Rhamnidium elaeocarpus</i> Reissek.	Si	16,00	4,00	72,00	8,00	25
<i>Savia dyctiocarpa</i> Muell. Arg.	St	16,22	0,00	60,36	23,42	111
<i>Seguiera floribunda</i> Benth.	Si	10,53	0,00	78,95	10,53	19
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	Si	13,27	4,08	66,33	16,33	98
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Si	12,23	5,32	77,13	5,32	188
<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	St	12,96	1,66	78,07	7,31	301
<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.	St	13,54	3,13	69,58	13,75	480
<i>Trichilia pallida</i> Swartz	St	15,56	2,22	73,33	8,89	45
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	P	11,11	0,00	88,89	0,00	18
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	P	30,77	0,00	69,23	0,00	13
Morta	NC	11,60	3,87	75,69	8,84	181

TABELA 4: Lista das espécies que apresentaram valores de resíduos ajustados (RA) superiores a +2,58 e inferiores a -2,58 no cruzamento com as categorias de ecounidades na Estação Ecológica de Caetetus, Gália, SP. Valores superiores a +2,58 indicam excesso de ocorrências ou associação positiva e valores inferiores a -2,58 indicam falta de ocorrências ou associação negativa.

TABLE 4: List of species that had values of adjusted residuals (AR) greater than +2.58 and smaller than -2.58 at the junction with the categories of eco-units in Ecological Station of Caetetus. Values greater than +2.58 indicates excess occurrences or positive association and values smaller than -2.58 indicates a lack of occurrences or negative association.

Espécie	RA/Ecounidade			
	Degrad	Desenv	Equil	Reorg
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	-0,77	-0,85	-0,83	2,66
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	2,86	-1,29	-2,62	1,32
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	3,05	-0,74	-2,27	0,25
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	-0,64	-0,96	-1,25	3,21
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. e Eichler ex Miq.) Engl.	0,62	3,05	-0,43	-1,85
<i>Croton floribundus</i> Spreng	0,10	-0,25	-2,98	4,56
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	-2,46	3,87	2,67	-3,37
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	2,22	0,61	-3,12	1,75
<i>Savia dyctiocarpa</i> Muell. Arg.	0,95	-1,79	-3,63	5,42
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	0,02	0,80	-2,03	2,60
<i>Trichilia claussenii</i> C.DC.	0,23	0,49	-2,92	3,88

O cruzamento entre o mosaico silvigênico (categorias de ecounidades) e as categorias sucessionais também resultaram significativos no nível de 1 % (38,04) para o teste de qui-quadrado (X^2). Mas quando se procede à análise de resíduos ajustados (tabela 5), percebe-se que também ocorreram poucas associações.

Como já se esperava, a categoria Pioneira apresentou associação positiva com as ecounidades em reorganização. No entanto, a categoria Secundária Inicial apresentou associação negativa com esta categoria de ecounidade, apesar de *Syagrus oleracea*, espécie classificada nesta categoria sucessional, ter mostrado associação positiva com essa categoria de ecounidade.

Já a categoria Secundária Tardia se associou negativamente com ecounidades em equilíbrio 1B, que são aquelas formadas por árvores mais baixas que a metade da altura da floresta e que reiteram abaixo dos respectivos pontos de inversão ecológica. Essa associação pode ser explicada pela interpretação que Torquebiau (1986) faz de ecounidades 1B, isto é, de que elas correspondem às manchas formadas por árvores expostas recentemente por distúrbios ocorridos no dossel superior, e a reiteração destas árvores abaixo do ponto de inversão ecológica, ou seja, abaixo da metade de sua altura total indicaria que ocuparam o dossel a partir da ocorrên-

cia de uma maior disponibilidade de luz.

Em observações de campo percebemos que as espécies ocorreram preferencialmente nas ecounidades adjacentes às clareiras e muito pouco dentro delas. Ecounidades adjacentes às clareiras podem representar clareiras relativamente antigas (com idade suficiente para que as pioneiras atingissem $DAP \geq 4,8$ cm) que, pela arquitetura das árvores do dossel, foram categorizadas em nosso inventário como ecounidade em equilíbrio. Se este for o caso, tal como parece, há um sério problema de correspondência entre as categorias sucessionais adotadas e a etapa da silvigênese presumida nas categorias de ecounidades. Outra possível explicação, para a presença de pioneiras nas áreas adjacentes às clareiras, pode ser a ocorrência de espécies decíduas no dossel superior destas ecounidades em equilíbrio, conforme já constatado por Gandolfi (2000). Outros autores também já registraram maior penetração de radiação solar durante o inverno e o início da primavera em algumas formações florestais, provavelmente devido ao comportamento semidecíduo da vegetação arbórea (HERNANDES et al., 2004; CESTARO, 1988).

A dinâmica de clareiras em uma floresta tropical pode estar relacionada a um fenômeno natural conhecido como “criticalidade auto-organizada”, onde sistemas criticamente auto-orga-

TABELA 5: Cruzamento das categorias de ecounidades × categorias sucessionais com seus valores dos resíduos ajustados (RA - valores superiores a +2,58 e inferiores a -2,58 em negrito). na Estação Ecológica de Caetetus, Gália, SP. Valores superiores a +2,58 indicam excesso de ocorrências ou associação positiva e valores inferiores a -2,58 indicam falta de ocorrências ou associação negativa.

TABLE 5: Crossing eco-units categories × successional categories with values of adjusted residuals (AR - values greater than +2.58 and smaller than -2,58 in bold) at the Ecological Station of Caetetus. Values greater than +2.58 indicates excess occurrences or positive association and values smaller than -2.58 indicates a lack of occurrences or negative association.

Ecounidades	Classificação sucessional		
	P	Si	St
Equilíbrio 1A	0,32	1,24	-1,41
Equilíbrio 1B	0,59	2,42	-2,75
Equilíbrio 2A	-1,13	0,24	0,25
Equilíbrio 2B	-2,41	1,33	-0,32
Degradação	1,30	0,00	-0,57
Desenvolvimento	-1,01	-0,18	0,63
Reorganização	3,45	-3,60	2,19

Ecounidade em equilíbrio (árvores do presente com reiteração): tipo 1 composta por árvores altas; tipo 2: composta por árvores baixas; tipo A: composta por árvores que bifurcam acima da metade de sua altura total; tipo B: composta por árvores que bifurcam abaixo da metade de sua altura total;

nizados, ou no estado crítico, seriam aqueles em que todos os seus elementos constituintes podem influenciar uns aos outros, direta ou indiretamente (SOLE e MANRUBIA, 1995). Desta forma, algumas perturbações, independentes de sua escala, podem influenciar o sistema como um todo (BAK e CHEN, 1991). Em concordância com esta hipótese, Pélissier (1997), analisando a distribuição espacial de indivíduos arbóreos no mosaico silvigenico numa Floresta Ombrófila Densa na Índia, concluiu que cada indivíduo dentro da floresta é dependente de seus vizinhos mais velhos, que tanto podem cair formando clareiras, quanto morrer em pé e proporcionar o crescimento de indivíduos pré-existentes. A

perda sazonal de folhas de árvores de dossel da floresta estudada também deveria ser investigada, pois pode estar estimulando o desenvolvimento de indivíduos sob o dossel superior por meio do aumento na disponibilidade de luz.

CONCLUSÕES

Concluimos que o mosaico silvigenico gerado pelo método de Torquebiau (1986) permitiu evidenciar o estado geral da floresta estudada. No caso da Floresta Estacional Semidecidual da E. E. de Caetetus, evidenciou que o trecho florestal estudado encontra-se em fase madura de regeneração e sem a ocorrência de grandes distúrbios recentes.

Algumas associações entre categorias de ecounidades com espécies componentes comprometem uma premissa importante do método proposto por Torquebiau (1986), isto é, de caracterizar etapas da silvigenese com base apenas na arquitetura arbórea. Houve coerência na distribuição da espécie pioneira *Croton floribundus*, em ecounidades em reorganização. No entanto, associações contrárias ao esperado de espécies categorizadas como secundárias tardias, como, por exemplo, *Savia dyctiocarpa* e *Trichilia claussenii*, evidenciaram problemas no estabelecimento de correspondência entre as fases do ciclo silvigenico e as etapas da sucessão secundária baseadas em respostas diferenciadas das plantas à luz.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, G. B. de ; RODRIGUES, R. R. A vegetação do Morro de Araçoiaba, Floresta Nacional de Ipanema, Iperó (SP). *Scientia Forestalis* (IPEF), Piracicaba, v. 58, p. 145-159, 2000.
- BAK, P.; CHEN, K. Self-organized criticality. *Scientific American* January, 1991. p.26-33.
- BOTREL, R. T. **Análise silvigenica em floresta estacional semidecidual e em cerradão no estado de São Paulo**. 2007. 106 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.
- CERSÓSIMO, L. F. **Variações espaciais e temporais no estabelecimento de plântulas em floresta secundária em São Paulo, SP**. 1993. 98 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1993.
- CESTARO, L. A. Estudo microclimático do interior de uma mata de araucária na Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, RS. *Revista Árvore*, v. 12, p.

41-57, 1988.

DENSLOW, J. S. et al. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. **Ecology**, v. 71, p. 165-179, 1990.

DENSLOW, J. S. Gaps partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**, v. 12, p. 47-55, 1980.

ENGEL, V. L. Silvigênese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicais. **Série técnica florestal**, Botucatu v. 1, p.1-21, 1993.

ENGEL, V. L.; PRADO, P. I. K. L. Aspectos da silvigênese de uma Mata Pluvial Atlântica em Linhares, ES In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS NATIVAS, 2., São Paulo. **Anais...** Instituto Florestal: São Paulo, v. 4, p. 163-168, 1992.

FURTADO, A. G. **Estrutura de uma população de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa floresta estacional semidecídua no Sudeste do Brasil**. 2005. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas 2005.

GANDOLFI, S. **História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP, Brasil**. 2000. 520 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2000.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical Trees and forests: an architectural analysis**. Berlim: Springer-Verlag, 1978.

HARTSHORN, G. S. Neotropical rainforest dynamics. **Biotropica**, v.12, p. 23-30, 1980.

HERNANDES, J. L.; PEDRO JUNIOR, M. J.; BARDIN, L. Variação estacional da radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. **Revista Árvore**, v. 28, p. 167-172, 2004.

LESCURE, J. P. An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. **Vegetatio**, v. 37, p. 53-60, 1978.

MYERS, N. Florestas Tropicais e Suas Espécies, Sumindo, sumindo...? In: **Biodiversidade** (E.O Wilson, eds.). Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997. p.36-45.

NASCIMENTO, H. E. M. et al. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, p. 329-342, 1999.

OLDEMAN, R. A. A. Architecture an energy

exchange of dicotyledonous trees in the forest. In: **Tropical trees as living systems** (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds). University Press Cambridge, p. 535-560. 1978.

OLIVEIRA, R. E. **Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba-SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes**. 1997. 40 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 1997.

OLIVEIRA, R. J. **Variação da composição florística e da diversidade alfa das florestas atlânticas no Estado de São Paulo**. 2006. 138f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2006.

PÉLISSIER, R. Spatial heterogeneity and dynamics in a dense wet forest in the Western Ghats of India. Publications du département d'écologie (in French), 1997. 148 p.. v.37, (<http://pelissier.free.fr/Abstract.html>: acesso em dezembro de 2006).

PEREIRA, J. C. R. **Análise de dados qualitativos**. São Paulo: Edusp, 2001.

PROGRAMA DE GEOREFERENCIAMENTO TNTmips.versão 6.8 for Windows

PROGRAMA MICROSOFT EXCEL versão 2002 for Windows.

RODRIGUES, R. R. **Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes**. Piracicaba: LERF, ESALQ, USP, set. 2005. 3º Relatório Científico do processo FAPESP 1999/09635-0. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas/relatorio3.pdf>>. Acesso em: dezembro 2006.

SALIS, S. M.; SHEPHERD, G. J.; JOLY, C. A. Floristic comparison of mesophytic semideciduous forests of the interior of state of São Paulo, Southeast Brazil. **Vegetatio**, v. 119, p. 155-164, 1995.

SCHNITZER, S. A.; CARSON, W. P. Treefall gaps and maintenance of species diversity in a tropical forest. **Ecology**, v. 82, p. 913-919, 2001.

SOLÈ, R. V.; MARRUBIA, S. C. Are rainforests self organized in a critical state? **Journal of Theoretical Biology**, v. 173, p. 31-40, 1995.

TORQUEBIAU, E. F. Mosaic patterns in dipterocarp rainforest in Indonesia and their implications for practical forestry. **Journal of Tropical Ecology**, v. 2, p. 301-325, 1986.

ZAR, J. H.. **Bioestatistical analysis**. New Jersey, Prentice Hall. 1999, 663p.