

ARTIGO DE REVISÃO

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS RELACIONADA AO MANEJO DE FLORESTAS NATURAIS¹

Nazarino Assunção do NASCIMENTO²

João Olegário Pereira de CARVALHO³

Noemi Vianna Martins LEÃO⁴

RESUMO: O conhecimento da distribuição espacial de cada espécie na floresta é de fundamental importância como base para o manejo do ecossistema. Na presente revisão bibliográfica são comentados vários aspectos ecológicos relacionados à distribuição espacial de espécies arbóreas em florestas tropicais, que poderão contribuir para o estabelecimento de planos de utilização sustentável dos recursos florestais.

TERMOS PARA INDEXAÇÃO: Distribuição Espacial de Árvores, Agregação de Espécies, Dispersão de Sementes, Fenologia Reprodutiva, Métodos de Quadrados, Métodos de Distância.

SPATIAL PATTERNS OF TREE SPECIES RELATED TO NATURAL FOREST MANAGEMENT

ABSTRACT: The knowledge of the spatial patterns of tree species in the forest is of basic importance to the ecosystem management. In this literature review some ecological topics related to spatial patterns of tree species in tropical forests are commented which may contribute to the establishment of plans for sustainable use of forest resources.

INDEX TERMS: Species Aggregation, Seed Dispersal, Reproductive Phenology, Quadrates Methods, Distance Methods.

1 INTRODUÇÃO

A distribuição espacial dos indivíduos arbóreos em uma floresta é uma das principais características da estrutura populacional das espécies. Determina a forma de ocorrência dos indivíduos de uma espécie na floresta, sendo influenciada pelo comportamento ecológico dos agentes de

fluxo gênico envolvidos, tais como: a dispersão de pólen, de sementes e a regeneração de plântulas.

O estudo da distribuição espacial é de grande interesse para a comunidade científica. O conhecimento da distribuição espacial de cada espécie, ou pelo menos das mais importantes do ponto de vista de sua

¹ Aprovado para publicação em

Trabalho gerado pelo Projeto Estrutura de Florestas (08.2000.024), Embrapa Amazônia Oriental.

² Engenheiro Florestal, M.Sc., Embrapa Amazônia Oriental, Caixa Postal 48, Belém, PA. E-mail: nazarino@cpatu.embrapa.br

³ Engenheiro Florestal, Ph.D., Embrapa Amazônia Oriental, Caixa Postal 48, Belém, PA. E-mail: olegario@cpatu.embrapa.br

⁴ Engenheira Florestal, M.Sc., Embrapa Amazônia Oriental, Caixa Postal 48, Belém, PA. E-mail: noemi@cpatu.embrapa.br

comercialização, não só facilita os programas de aproveitamento, como oferece valiosa informação, principalmente para o manejo, silvicultura, dendrologia e ecologia. Payandeh (1974) introduziu a distribuição espacial em modelos simuladores de crescimento, exploração mecanizada e estudos de desbastes.

O fato das espécies valiosas se encontrarem esporadicamente distribuídas aumenta consideravelmente os custos de extração (SILVA; LOPES, 1982). O estudo de padrões de distribuição espacial se faz necessário para determinar o índice de agregação ou agrupamento dos indivíduos de uma determinada espécie, visando facilitar o entendimento da sua ecologia, possibilitando informações básicas para o manejo ou conservação.

As florestas tropicais são caracterizadas por grande diversidade de espécies que determinam complexas relações ecológicas, constituindo-se em um modelo de difícil avaliação e entendimento geral. Nestas florestas, geralmente não ocorre dominância de determinada espécie, e quando existe é devido à presença de condições limitantes ou resultado de distúrbios.

Dessa maneira, o estudo da distribuição espacial das espécies arbóreas é de fundamental importância para gerar subsídios para o aproveitamento da floresta ou de uma determinada espécie. No entanto, os conhecimentos sobre a distribuição espacial de espécies do trópico úmido brasileiro são bastante limitados.

2 CONCEITOS E IMPORTÂNCIA DO CONHECIMENTO DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL

As distribuições espaciais exibidas por populações em seu ambiente natural incluem uma infinita variedade de padrões, que é uma característica extremamente difícil de descrever em termos precisos (CLARK; EVANS, 1954).

Os indivíduos de uma espécie ou população ocorrentes em uma área podem estar localizados ao acaso, ou em intervalos regulares, ou agrupados formando determinadas manchas. Dessa maneira, no estudo do arranjo espacial de plantas em populações naturais, tem sido possível distinguir três tipos de padrões básicos de distribuição dos indivíduos: o aleatório, o agregado ou agrupado, e o regular ou uniforme. Assim sendo, os indivíduos de uma determinada população possuem padrão aleatório quando a posição de cada indivíduo é independente da posição de todos os outros, de tal maneira que qualquer um tem uma chance igual e independente de ocorrer em qualquer ponto da área considerada. Quanto a populações com padrões agregados, cujas tendências dos indivíduos é de ocorrerem em grupos, a chance de ocorrência de um indivíduo aumenta pela presença de outros. Em populações que apresentam o padrão uniforme, as plantas são mais igualmente espaçadas do que com o padrão aleatório. Neste caso, é esperado que a ocorrência de um indivíduo impeça a de outro próximo (COTTAM; CURTIS, 1953; CURTIS; COTTAM, 1969; PIELOU, 1960, 1969).

A densidade dependente da mortalidade de sementes e plântulas tende a reduzir o estabelecimento próximo à árvore matriz. Ainda que sejam agrupadas em consequência da dispersão de sementes, o agrupamento tende a decrescer em floresta madura. Alguns autores afirmam que a escala espacial de distúrbios naturais e o tempo envolvido na recuperação tem um papel significativo na determinação da frequência de agrupamentos ou aleatoriedade na floresta. A abertura do dossel, por exemplo, devido à queda de árvores, permite a coexistência de espécies sucessionais e espécies clímax. Os processos da fase de clareira podem, então, resultar em padrões agrupados em florestas maduras (ARMESTO; MITCHELL; VILLAGRAN, 1986; HUBBELL, 1979).

Segundo Kershaw (1973) e Matteucci e Colma (1982), a distribuição espacial em vegetação é o arranjo espacial de indivíduos pertencentes a uma determinada espécie ou população em uma área ou habitat específico.

Ludwig (1979) define padrão espacial ou distribuição espacial como a descrição quantitativa da distribuição horizontal de indivíduos de uma espécie, dentro de uma comunidade vegetal. Segundo Greig-Smith (1961), alguns autores definem distribuição espacial como sendo o desvio da aleatoriedade do arranjo espacial, onde este desvio pode apresentar tendência ao arranjo uniforme ou agrupado.

Brower e Zar (1984) chamam de dispersão espacial ou distribuição espacial a maneira como os indivíduos de uma espécie são distribuídos em um habitat, e

afirmam que há um padrão para essa não aleatoriedade na vegetação. Comentam que quando esses indivíduos tomam a forma de uma agregação, a distribuição espacial é denominada de contágio, e se a distribuição é uniforme na área, diz-se que há certa regularidade.

O estudo da distribuição espacial das espécies de alto valor comercial e/ou ecológico possibilita uma adequada definição da forma da amostra nos trabalhos de inventário florestal (HEINSDIJK, 1965). Ressalta-se, ainda, que o estudo da biologia das populações, também, é facilitado pela determinação da distribuição espacial dos indivíduos jovens a adultos componentes das florestas.

Solomon (1980), estudando o item de indivíduos e a distribuição, ressalta a importância e a necessidade do conhecimento das características biológicas das espécies para entender a dispersão e a densidade dos indivíduos numa população.

3 FATORES RELACIONADOS À DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL

Diversos fatores causais podem exercer influência em um determinado padrão de distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie ou população. Os processos que contribuem para o padrão espacial podem ser considerados tanto intrínsecos à espécie (reprodutivo, social, coativo) quanto extrínsecos (vetorial). Os fatores vetoriais são elementos resultantes da ação de forças ambientais externas, como vento, intensidade de iluminação e condições edáficas; os fatores reprodutivos são atribuídos ao método de reprodução dos indivíduos; os fatores sociais são

consequência do comportamento congênito (comportamento territorial); os fatores coativos são resultados de interações intra-específicas, dentre elas a competição; e os fatores estocásticos são devidos à variação aleatória em qualquer um dos fatores anteriores. Os processos intrínsecos podem ocorrer em uma escala menor de padrão do que as causas extrínsecas (GOLDSMITH; HARRISON, 1976; LUDWIG; REYNOLDS, 1988).

Em espécies com reprodução vegetativa existe certa tendência à formação de padrões agregados. Em se tratando de espécies com dispersão de sementes à curta distância, também poderá resultar em agregação dos indivíduos mais jovens, ainda que devido à eliminação por competição intraespecífica. Neste caso, o padrão poderá tender ao aleatório ou uniforme. Por outro lado, os indivíduos de uma determinada população podem também estar agrupados devido a partes mais favoráveis de um habitat. Quanto ao padrão uniforme, que tende a ocorrer em ambientes com recursos limitados, poderá ocorrer uma severa competição devido à saturação dos sítios disponíveis. Esse fato, também, pode ser causado por autotoxicidade ou inibição biológica. Os padrões aleatórios podem implicar em homogeneidade ambiental e/ou padrões comportamentais não seletivos (LUDWIG; REYNOLDS, 1988; MATTEUCI; COLMA, 1982).

Augsburger (1983), estudando o recrutamento de plântulas, notou a existência de relação dessa fase com a predação das plântulas, pois, quanto menor for essa predação, mais agrupada será a

espécie. Notou também que vários são os fatores de mortalidade que atuam sobre a densidade da regeneração natural e na distância da dispersão, dentre os quais destacou: patógenos, predadores de sementes pós-dispersão, herbívoros, alelopatia e a competição entre a descendência e a planta-mãe.

Com relação ao fator de exigência de habitat, Hubbel e Foster (1986) atribuem à aleatoriedade e/ou à raridade das espécies arbóreas as necessidades de clareiras para que ocorra a regeneração e, ainda, à especialização do habitat, como áreas com declives, alagados, etc. Nesse caso, as variáveis principais são a topografia e as condições edáficas pelas características do sítio (umidade e nutrientes) e pelas clareiras oriundas de queda das árvores (qualidade e quantidade de luz).

3.1 DISPERSÃO DE SEMENTES

Diversos autores vêm desenvolvendo trabalhos sobre a dispersão de sementes, enfocando os processos qualitativos e quantitativos nela envolvidos. Procuram determinar o número de sementes que caem, o tamanho e o peso dessas sementes, tanto para as espécies de zona temperada quanto para espécies de zona tropical, em relação à época de frutificação e à meteorologia (AUGSPURGER, 1986; AUGSPURGER; FRANSON, 1988; JACKSON, 1981; ROCKWOOD, 1985).

Jackson (1981) verificou a queda de sementes em uma floresta neo-tropical, no Estado do Espírito Santo, no período de um ano, usando 120 armadilhas. Coletou 22 000 sementes de 227 espécies e concluiu que as

espécies dispersadas pelo vento liberam sementes, principalmente, durante o final da estação seca e o início da estação chuvosa. Entretanto, as espécies não dispersadas pelo vento possuem sementes grandes que amadurecem, principalmente na estação chuvosa, e as espécies de sementes pequenas são muito menos sazonais. Outros autores relacionam a frutificação com a germinação, a época de ocorrência e a distância de dispersão que os propágulos atingem. Nesse caso, outro fator importante é o estudo sobre a determinação do agente dispersor.

De acordo com Flemming e Heithaus (1981), a dispersão de sementes exerce grande influência na distribuição espacial de indivíduos arbóreos em uma floresta, tendo em vista que é o fator que determina a distância que a semente atinge em relação à planta-mãe. Entretanto, outros fatores são essenciais para que a semente possa germinar e se estabelecer, como por exemplo, a pregação e a exigência de habitat (AUGSPURGER, 1983; HUBBEL; FOSTER, 1986).

Dessa maneira, a dispersão de sementes faz parte do processo de reprodução das árvores, e se caracteriza pelo desligamento do propágulo da planta-mãe e o seu transporte até determinado local, para o estabelecimento de uma nova árvore. Esse transporte varia entre espécies, estando relacionado a vários fatores como: fenologia reprodutiva, tamanho da semente, características de odor e sabor, morfologia e número de sementes.

Fahn e Werker (1972), através do estudo de diferentes tipos de mecanismo de dispersão de sementes, afirmam que os

fenômenos mais importantes nesta ação são a abscisão e a dispersão. Esses fenômenos são de sumária importância para que a planta-mãe libere sementes e frutos. A abscisão pode ser de diásporo, sementes e deiscência de frutos, enquanto que a dispersão pode ser classificada de acordo com o agente dispersor. Nesse caso, englobam-se a hidrocoria, a zoocoria e a anemocoria. A hidrocoria ocorre quando as sementes são dispersadas pela água (geralmente frutos pouco densos que flutuam nos rios) e a zoocoria, que é a dispersão realizada pelos animais, pode ocorrer de várias maneiras, dentre elas a endozoocórica, que é quando as sementes passam pelo trato digestivo dos animais predadores, que também fazem a dispersão, e os pássaros que regurgitam as sementes. Na anemocoria, as sementes são dispersadas pelo vento e parecem ter evoluído independente nas famílias de lenhosas tropicais.

Macedo (1977) estudou a disposição de plantar lenhosas na Amazônia, com o objetivo de conhecer os agentes dispersores específicos, e os classificou de acordo com o vetor de disseminação em: anemocórico, autocórico, barocórico, ornitocórico, primatocórico e quiropterocórico.

Os principais agentes responsáveis pela dispersão de sementes foram estudados por Howe e Smallwood (1982), que destacaram como disseminadores: os animais, o vento, a água e a autodispersão. Indicaram as modificações morfológicas e a maneira como ocorre a dispersão para cada tipo de disseminador.

Baker et al. (1983) estudaram métodos de dispersão de sementes, envolvendo vento,

água e animais que se alimentam dos frutos e/ou sementes, ou apenas os carregam como simples vetores. Comentaram que ocorre a queda de sementes próximo à árvore-mãe e, posteriormente, um animal as dispersa para outros sítios. Citaram como exemplo a dispersão feita através dos peixes.

Hopkins e Hopkins (1983), estudando a biologia do fruto e da semente de uma espécie do gênero *Parkia*, na Amazônia, observaram pequenas diferenças na morfologia e no comportamento dos frutos que refletiam diferentes mecanismos de dispersão. Por exemplo, vagens foram dispersadas através da água, por animais roedores e grandes herbívoros.

Wikander (1984) estudou os mecanismos de dispersão de diásporos em uma floresta, na Venezuela, e determinou a porcentagem de ocorrência de diversos tipos, tais como: anemocoria (42%), zoocoria (30%), barocoria (19%) e autocoria (9%).

Coates-Estrada e Estrada (1986) estudaram a frutificação e frugívoros de uma espécie de *Ficus* em Los Tuxtlas, no México. Verificaram que a dispersão foi realizada através de pássaros e mamíferos, constatando vários tipos de dispersão.

Kageyama (1987) ressalta a necessidade do conhecimento do ciclo de vida das espécies, para que seja possível o estabelecimento de estratégias de conservação genética das florestas. Refere-se à biologia reprodutiva das espécies arbóreas tropicais, dando destaque aos escudos de sistema reprodutivo, dispersão de sementes e de pólen.

Harper, Jovell e More (1970) estudaram o número, a forma e o tamanho das sementes, e verificaram que o número e tamanho representam alternativas estratégicas na disposição dos recursos reprodutivos da espécie. O tamanho das sementes varia entre espécies, dentro da espécie, e dentro da planta, e é afetado pelo fator genético. A forma das sementes tem variação interespecífica (pode ter plumas, asas e ganchos etc.), variação intra-específica e controle genético. Esta ligada com a dispersão, aterrissagem e o estabelecimento das plântulas.

Em florestas tropicais, um grande número de predadores específicos de determinadas espécies causam grande mortalidade de sementes e mudas próximo à árvore-mãe, porém com menos efeito a maiores distâncias, podendo ser essa a razão principal para a dispersão das árvores da floresta tropical. Esse modelo de pregação mantém um padrão de distribuição regular com grandes distâncias entre árvores (JANZEN, 1970, 1980).

Smythe (1970) estudou as correlações entre a estação de frutificação e os métodos de dispersão de sementes, em uma floresta na ilha de Barro Colorado, no Panamá. Identificou variações sazonais no comportamento de animais roedores correlacionadas com a abundância de alimentos, que são frutos e sementes. Concluiu também, que vários fatores físicos ambientais podem exercer maiores importâncias para a determinação de estações de frutificação.

Segundo Hubbel (1979), há uma ocorrência maior de agrupamento em

espécies de sementes pesadas dispersadas por mamíferos, do que em espécies de sementes leves dispersadas pelo vento ou pássaros.

Grant (1980), estudando a dispersão de sementes e pólen, descobriu que elas apresentam um padrão comum, com as curvas de frequência da distância da dispersão sendo leptocúrticas e assimétricas, ou seja, uma alta proporção de unidades dispersadas é distribuída próxima à árvore-mãe e a curva cai rapidamente com a distância.

A dispersão de sementes pode ser classificada, de acordo com o agente dispersor, em: anemocoria: mecanismo de dispersão cujo processo ocorre através do vento; autocoria: processo de dispersão no qual o fruto é lançado através de pressão; hidrocoria: mecanismo de dispersão cujo processo ocorre através da água; e zoocoria: mecanismo de dispersão cujo processo ocorre através de animais.

Augsburger (1983) estudou a dispersão de sementes de *Platypodium elegans*, na ilha de Barro Colorado, no Panamá, e observou que elas são disseminadas através do vento, alcançando distâncias variáveis. Ainda na ilha de Barro Colorado, Howe (1983) estudou a variação anual da dispersão de sementes de *Virola surinamensis*, durante o período de três anos, e determinou que, dentre as 78 espécies de pássaros frugívoros e mamíferos existentes na floresta, somente seis espécies de pássaros e uma de macaco dispersaram as sementes dessa espécie.

No estudo de 365 espécies, realizado por Rockwood (1985) na Costa Rica,

Panamá e Peru, foi determinado o peso seco das sementes após a coleta, para verificar uma possível correlação entre o tamanho da semente, a forma de vida e aspectos do meio ambiente físico. Foi observado que a média do tamanho da semente de uma planta ou de uma população está relacionada com o fruto, com o tipo de dispersão e com a forma de vida, tanto quanto com o meio ambiente físico no qual ela se encontra.

Foster (1986), estudando o ritmo da sazonalidade de frutificação em uma floresta da ilha de Barro Colorado, no Panamá, encontrou dois picos e duas depressões no período de dispersão durante o ano. Observou que o ritmo da frutificação é dominado pelas árvores do dossel superior, e que a dispersão das plantas anemocóricas aproveita a época seca, quando ocorre a desfolha das árvores; porém, as plantas zoocóricas, ao contrário, dispersam as sementes nos dois picos. Segundo o autor, o tempo de frutificação representa um compromisso adaptativo para as sementes germinarem justamente no período chuvoso.

Nas regiões tropicais é de grande importância a dispersão de propágulos através do vento, que são levados a longas distâncias, proporcionando maior abrangência de ocorrência das espécies. A existência de diversos tipos diferentes de aparato de vôo nas sementes, tornando-as possíveis de serem dispersadas pelo vento, evidenciam o caráter evolutivo para as espécies, uma vez que cada morfologia deve apresentar um diferente alcance de vôo.

Fahn e Werker (1972) estudaram fatores relacionados com a anemocoria e verificaram que dois desses fatores

contribuem para o mecanismo de vôo e flutuação: a convergência no formato dos frutos e sementes; e a grande variedade de estruturas de frutos e sementes (asas, plumas etc.).

Augspurger (1986) estudou a morfologia e o potencial de dispersão de sementes através do vento em árvores, na ilha de Barro Colorado, no Panamá. Identificou seis grupos aerodinâmicos distintos: flutuante, planador, helicóptero, autogiro rolante, autogiro e saltador, encontrando diferentes alcances de vôo para cada tipo.

Augspurger e Franson (1988) estudaram a disposição de sementes de espécies dispersadas ou não pelo vento, dentro de clareiras e sub-bosque florestal intacto adjacente, durante onze semanas, na ilha de Barro Colorado, no Panamá. Encontraram 52 467 sementes dispersadas pelo vento, das quais 61% em sítios de clareira e 39% em áreas florestais. Esse fato representa uma densidade de 328 sementes/m² em clareira e 207 sementes/m² em áreas fechadas. Portanto, o alcance de vôo das sementes também tem sido objeto de estudo, com objetivo de determinar a distância que as sementes atingem, para relacioná-las com a capacidade de ocupação de clareiras na mata.

Ramirez (1986), estudando a dispersão anemocórica de sementes de paineira (*Chorisia speciosa* St. Hil.), em uma floresta natural, em Bauru (SP), encontrou que o processo de dispersão de sementes dessa espécie ocorre nos dois últimos meses da época menos chuvosa, terminando a

dispersão no início do período mais chuvoso da região. Observou, também, que o transporte das sementes ocorreu a uma distância superior a 160 m da árvore-mãe, o que permite supor que essa espécie poderá ocupar clareiras em uma área maior do que oito hectares ao redor da matriz.

O alcance de vôo de sementes dispersadas pelo vento nem sempre é tão longo, pois estudos sobre padrões de disseminação de uma espécie anemocórica (gonçalo-alves - *Astronium concinnum* Schott) demonstraram que a distância máxima de disseminação alcançada foi de 40 m, apresentando maior densidade na faixa entre 5 a 15 m da árvore-mãe, sendo que essas sementes foram dispersadas no período menos chuvoso da região (DANIEL, 1988).

Com base nos dados de Ramirez (1986) e Daniel (1988), é possível constatar que a espécie paineira pode ser considerada como anemocórica de longo alcance, enquanto que gonçalo-alves seria classificada como de curto alcance de vôo em relação à primeira. Entretanto, mais estudos são necessários nessa linha de pesquisa, visando a determinação dos diferentes padrões de alcance de vôo dos diversos morfotipos das sementes.

3.2 FLORESCIMENTO

A floração pode variar na época de ocorrência, na sua duração e intensidade e no modo como se distribui entre os indivíduos da população (BAWA, 1983).

O estudo de florescimento apresenta duas abordagens: a) comunitária, que interpreta as relações entre as espécies de

uma ou mais comunidades; e b) específica, que analisa o comportamento dos indivíduos de determinada espécie através de amostragem. Na abordagem comunitária são destacados, principalmente, os aspectos referentes à oferta de alimentos para prováveis polinizadores e/ou predadores, as relações inter e intra-específicas e as variações ao longo de um determinado gradiente de tempo (MEDWAY, 1972; HILTY, 1980; WHEELWRIGHT, 1985). A abordagem específica tem sido mais aplicada em manejo de florestas tropicais, onde são selecionadas as espécies de maior valor comercial, e os estudos são geralmente correlacionados a fatores abióticos (ALVIN; ALVIN, 1978; AGUIAR, 1990; SANTOS; LEÃO; PACHECO, 1992).

3.3 POLINIZAÇÃO

A produção de sementes é um evento decorrente da polinização, e os fatores ecológicos envolvidos nessa etapa de reprodução têm impacto direto sobre a quantidade e qualidade de sementes produzidas. O agente polinizador é o vetor responsável pelo transporte do pólen. Dessa maneira, seu comportamento, hábitos e exigências são determinantes da forma de ocorrência do fluxo gênico, via pólen, na população. Assim sendo, a polinização é um processo de reprodução sexuada em fanerógamas, que resulta na dispersão do pólen (função masculina) e na fertilização e formação de sementes (função feminina) (PINÃ-RODRIGUES; COSTA; PIRATELLI, 1992).

Entre os vários tipos de polinização pode-se citar: abiótica: é o processo mais simples de polinização, onde os grãos de

pólen são espalhados por fatores físicos do ambiente, como ventos e água. É um processo relativamente passivo e pouco preciso; e biótica: é o processo através do qual muitas espécies de vegetais dependem de animais para a polinização, sendo estas espécies denominadas de zoófilas. Nesse caso, o pólen é transportado ativamente por animais, dependendo mais deles do que de fatores abióticos, onde os principais recursos florais são néctar, pólen e óleos (SIMPSOM; NEFF, 1983). Muitos animais de diversos grupos taxonômicos participam da polinização das flores, entre os quais: abelhas, borboletas, beija-flores e morcegos.

3.4 FRUTIFICAÇÃO

Um dos maiores problemas para a obtenção de sementes florestais é a sazonalidade de produção de frutos, ou seja, o fato das espécies frutificarem periodicamente, em intervalos que podem ser regulares ou irregulares. Por outro lado, além da necessidade de se conhecer o período em que uma espécie produz sementes, é preciso entender os fatores que poderiam influenciar este comportamento.

Embora a sazonalidade de frutificação seja decorrente da sazonalidade de florescimento, existem mecanismos diferentes de pressão seletiva que, por sua vez, determinariam a época de frutificação distinta daquela verificada para o florescimento. Estudos de ecologia de comunidades têm demonstrado que fatores bióticos poderiam ter importante papel sobre o comportamento de frutificação das espécies.

Vinha e Lobão (1982), através de estudos de frutificação e germinação de espécies arbóreas nativas no Sudeste da

Bahia, constataram a existência do maior índice de frutificação no final do período menos chuvoso e início do período mais chuvoso, e a menor frutificação durante o período mais chuvoso.

3.5 PRODUÇÃO DE SEMENTES EM PERÍODOS IRREGULARES

A colheita de sementes em áreas naturais é difícil devido à irregularidade de frutificação entre anos e árvores, à baixa produção de frutos-sementes por indivíduo e à distribuição espacial das árvores na floresta.

A irregularidade de produção de sementes pode se manifestar em diferentes escalas como: a) espécies que produzem anualmente ou a intervalos regulares; b) as que apresentam longos períodos sem produção entre os anos produtivos; e c) aquelas em que ocorrem anos de picos de produção, seguidos de períodos com produção irregular (JESUS; PINÃO-RODRIGUES, 1991).

Os anos sem produção de sementes podem ser resultantes da necessidade da espécie em alocar recursos para o crescimento vegetativo (JANZEN, 1983). Esses intervalos seriam variáveis de espécie para espécie. Por exemplo, enquanto *Eugenia involucrata* (araçá) produz, anualmente, com intervalos regulares entre os anos de produção, *Cordia trichotoma* (louro) produz sementes a cada dois anos, no Espírito Santo.

Em se tratando de espécies que ocasionalmente apresentam anos de picos de produção, Janzen (1971) defende a hipótese de que esta seria uma estratégia de

escape de predadores, na qual a produção abundante de frutos saciaria o predador, permitindo que alguns escapassem da predação.

Por outro lado, as espécies também apresentam diferentes comportamentos quanto à produção de sementes de acordo com o grupo sucessional a que pertencem (PIÑA-RODRIGUES; COSTA; REIS, 1990). Espécies pioneiras produzem periodicamente grande quantidade de sementes, em relação às espécies de estádios sucessionais mais avançados. Por esse motivo, a produção de sementes de espécies pioneiras não é considerada um problema para a tecnologia de sementes florestais. Kageyama e Viana (1991) consideram que as espécies clímax apresentam maiores problemas quanto à produção de sementes, por ser mais irregular para este grupo ecológico.

Dessa maneira, a produção de sementes é um elo vital para o desenvolvimento de atividades no setor florestal, quer seja no manejo de florestas ou na recuperação e conservação de fragmentos e áreas degradadas. Portanto, entender as interrelações entre esse processo e o habitat, em especial com a fauna, torna-se essencial para qualquer ação.

4 PROCESSOS E MÉTODOS DE AVALIAÇÃO DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL

A distribuição espacial das espécies tropicais pode ser conhecida através de levantamento fitossociológico, em parcelas ou amostras, podendo variar em tamanho, forma, quantidade e métodos ou processos de amostragem.

Uma parcela ou unidade amostral pode ser quadrada, retangular, circular ou outra forma qualquer. A locação de cada unidade deve ser determinada por um método sistemático ou um processo aleatório padrão, tal como o uso de um ponto selecionado aleatoriamente como o centro da unidade. Dessa maneira, encontra-se o número de indivíduos através da contagem de cada espécie, ou outra(s) variável(eis) de interesse, em cada unidade de amostra, (BROWER; ZAR, 1984; PIELOU, 1969).

Solomon (1980), ao estudar a distribuição espacial de uma população na área em que ela ocupa, comentou sobre a necessidade de se ter um conhecimento prévio do padrão de dispersão da população, ao se decidir sobre o tamanho e número de amostras a serem utilizadas.

McGinnies (1934) estudou a relação entre a frequência e a abundância para aplicá-las no estudo de populações de plantas. Payandeh (1970) desenvolveu um método não aleatório, para determinar o grau de agregação das espécies, levando em consideração a relação entre a variância e a média do número de árvores em cada parcela.

Carvalho (1982) analisou a agregação de espécies na região do Tapajós comparando quatro métodos: a) índice de McGinnies e índice de Fraker & Brischle, que utilizam a relação entre densidade observada e densidade esperada; b) índice de Payandeh, também chamado de não-aleatorizado, que determina o grau de agregação através da relação entre a variância e a média do número de árvores por quadrado; e c) índice de Hazen, que

utiliza a relação entre a média do número de árvores por parcela.

Barros (1986) estudou a estrutura da vegetação de uma floresta tropical úmida, utilizando o índice de Morizita para a determinação dos padrões de distribuição espacial das espécies. Esse índice sofre pouca influência pelo tamanho das amostras.

O padrão de espécies individuais pode ser analisado através da utilização de qualquer medida adequada, como abundância, cobertura, produção ou frequência (GREIG-SMITH, 1961). Segundo Yarranton (1969), os estudos de distribuição espacial de plantas apresentam duas fases distintas: a detecção da não-aleatoriedade e a determinação da escala dessa não-aleatoriedade.

Budowski (1954) indica que dentro de uma floresta tropical úmida as espécies que integram as diferentes etapas de sucessão apresentam características definidas em sua distribuição, onde esses padrões de distribuição são os resultados de muitos fatores, como solo, relevo, geologia, etc. Existe ainda relativa tendência a uma associação estável ou instável, a qual dependerá da etapa de sucessão.

O florestal necessita de toda informação detalhada para poder delinear planos, um manejo técnico adequado em qualquer tipo de floresta. Um sistema que satisfaz os requisitos exigidos pelas práticas silviculturais é a análise estrutural. Um segundo sistema refere-se a uma análise da distribuição espacial, que também se apresenta como possível solução ao problema das florestas tropicais.

Dois métodos principais são utilizados para detectar e descrever o padrão de distribuição espacial de uma espécie ou população. O primeiro envolve a amostragem de parcelas ou unidades amostrais de área definida, e então os dados obtidos são comparados com a distribuição matemática. Já o outro procedimento não usa amostragem com parcelas, mas medidas de distâncias entre plantas e/ou de pontos aleatórios a plantas (BROWER; ZAR, 1984; GREIG-SMITH, 1983; LUDWIG; REYNOLDS, 1988).

Payandeh (1970) estudou a distribuição espacial das espécies tropicais, desenvolvendo um método não-aleatório, que determina o grau de agregação das espécies, considerando a relação entre a variância e a média do número de árvores em cada parcela. Considera os métodos de quadrados e de distância como as maneiras mais comuns para expressar a distribuição espacial dos povoamentos naturais. Estes métodos são baseados na suposição de que os elementos ocorrem em grupos e que o número de indivíduos por grupo possui distribuição específica.

4.1 MÉTODOS DE QUADRADO

A maioria dos métodos de quadrado utiliza geralmente distribuições tais como a binomial, Poisson e hipergeométrica.

McGinnies (1934) desenvolveu um método de quadrado para medir o grau de agregação entre indivíduos. Esse método considera as relações entre a frequência e a densidade, sendo factível determinar uma densidade esperada para qualquer frequência conhecida. Considera a relação

entre a densidade observada e a densidade esperada como um índice do grau de agregação.

Hazen (1966) realizou uma análise de distribuição espacial de Epífitas, utilizando a relação variância sobre a média; os resultados foram comparados a uma tabela de χ^2 (Qui-quadrado). Recomenda o uso deste método para populações florestais.

De acordo com Greig-Smith (1952), um dos métodos de quadrados mais simples é o índice não-aleatorizado que relaciona a variância e a média do número de árvores por quadrado.

Payandeh (1970) menciona que os resultados obtidos através do método dos quadrados são válidos, práticos, fáceis de aplicar e estatisticamente satisfatórios, entretanto suas estimativas podem variar com o tamanho do quadrado. Por outro lado, Greig-Smith, Austin e Whitmore (1967) sugerem o uso de dois ou mais tamanhos de quadrados para superar essa dificuldade.

Dance (1973) estudou as características de distribuição espacial de quinze espécies florestais de uma floresta úmida, levando em consideração cinco provas dos métodos de quadrado: Grau de agregação; Índice não-aleatorizado; Prova de assimetria; Prova do Qui-quadrado; e Índice de dispersão. Através destes métodos, pretendeu determinar as características das espécies na respectiva distribuição espacial, bem como fazer uma avaliação dos métodos empregados. Concluiu que as espécies estudadas apresentaram uma tendência sujeita a agrupamento. Os métodos analisados não apresentaram diferenças

significativas relativas aos resultados obtidos, no entanto, alguns métodos são mais simples que outros, tanto em sua aplicação, quanto nas bases estatísticas necessárias a interpretação.

4.2 MÉTODOS DE DISTÂNCIAS

A distância de um indivíduo a outro fornece uma variável para a mensuração do espaçamento que se contrapõe ao uso de parcelas amostrais e, portanto, elimina o efeito do tamanho dessas parcelas (CLARK; EVANS, 1954). Uma outra vantagem é não necessitar da demarcação de áreas amostrais com tamanho e forma perfeitamente definidos (BROWER; ZAR, 1984), o que na maioria dos casos economiza considerável tempo, porque as distâncias entre árvores são normalmente mais curtas e mais facilmente medidas que as bordaduras de uma área amostral (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974). De acordo com Cottam e Curtis (1956) esses métodos em relação ao de parcelas são mais eficientes em termos de resultados obtidos por homem-hora despendido; além disso, são mais rápidos, pois requerem menos equipamentos e menos trabalhadores, sendo muito mais flexíveis, já que não é necessário ajustar o tamanho amostral para uma densidade particular do tipo de vegetação em estudo.

Os métodos de distâncias foram desenvolvidos inicialmente para uma estimativa de densidade em estrato arbóreo da comunidade vegetal, onde as plantas são bem definidas e distintamente espaçadas (LUDWIG; REYNOLDS, 1988; MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974).

Basicamente, existem duas formas de procedimento para a investigação do padrão de pontos em um plano. Pode-se localizar pontos amostrais ao acaso em toda a área sob estudo e medir a distância a partir de cada ponto ao indivíduo mais próximo, ou, alternativamente, selecionar indivíduos aleatoriamente de toda a população e medir a distância de cada um desses indivíduos ao seu vizinho mais próximo. Os dados, então, consistem de uma distribuição de frequência empírica de uma variável contínua: a distância (PIELOU, 1969).

O método de medidas de distâncias em estudos de comunidades vegetais foi utilizado pela primeira vez em 1947, quando Grant Cottam apresentou um método de pares aleatórios para amostragem de árvores em uma área do Sudeste de Wisconsin. Posteriormente, os métodos de distância foram empregados na determinação da densidade e para o estudo da aleatoriedade de dispersão da população (COTTAM; CURTIS, 1949, 1956).

Segundo Greig-Smith (1983), L. R. Dice em 1952 parece ter sido o primeiro pesquisador a utilizar a distância entre vizinhos mais próximos na análise do desvio da aleatoriedade. Skellam (1952) sugeriu que a distância entre cada indivíduo na população e seu vizinho mais próximo poderia ser usada para estudar a aleatoriedade, através da comparação da distribuição observada de tais distâncias com aquela esperada teórica. Cottam e Curtis (1953) consideraram certas propriedades das distâncias entre pontos aleatórios e indivíduos mais próximos e as distâncias entre vizinhos mais próximos.

Mawson (1968) experimentou a medição de distâncias de pontos de amostragem a indivíduos de uma população hipotética de árvores, com diferentes padrões de distribuição, e concluiu que a média da distância é um índice de densidade.

5 RESULTADOS DE ALGUNS ESTUDOS EM FLORESTAS TROPICAIS

Jack (1961) estudou a distribuição espacial de sete espécies comerciais importantes da floresta semiperene de Ghana, utilizando diversas formas e tamanhos de unidades de amostra. As espécies *Triplochiton scleroxylon*, *Khaya ivorensis* e *Entandrophragma cylindricum* apresentaram bom ajuste com a distribuição binomial negativa. *Entandrophragma utile* e *Mimusops heckelii* apresentaram tendência ao agrupamento, em unidades superiores a 2 ha, enquanto que *Clorophora excelsa*, com variações da superfície das unidades de amostra, apresentou-se entre o aleatório e o agregado.

Heinsdijk (1961) observou que a distribuição espacial de algumas espécies da Amazônia se aproxima do padrão de distribuição de Poisson, porém com muitas exceções quando as unidades de amostra apresentavam um número elevado de espécies.

Giudicelli et al. (1973) citam que em Camarões foi observada uma distribuição agrupada em *Triplochiton scleroxylon* e *Terminalia superba*, e uma distribuição aleatória em *Entandrophragma cylindricum*.

Armesto, Mitchell e Villagran (1986) compararam o padrão de distribuição espacial de espécies arbóreas em oito

florestas temperadas e tropicais e concluíram que o padrão agrupado foi predominante em florestas tropicais, que padrões aleatórios são comuns nos dois tipos e que padrões uniformes são raros.

Forman e Hahn (1980) estudaram o padrão espacial das 16 espécies mais abundantes de uma floresta tropical no Caribe e encontraram doze espécies com padrão agrupados e uma com padrão regular.

Malleux (1971/1974) estudou a distribuição espacial de dez espécies em floresta tropical peruana, utilizando quatro métodos diferentes, constatou que para algumas espécies há tendência ao agrupamento, enquanto que outras estão de fato desenvolvendo-se de forma agrupada.

Martins Netto (1993) avaliou o padrão de distribuição de quatro espécies em mata de galeria no Distrito Federal, concluindo que três ocorrem agrupadas e uma possui tendência a padrão uniforme.

Villanueva (1981) estudou uma floresta úmida em Iquitos (Peru), onde todas as 28 espécies analisadas apresentaram ocorrência agrupada ou com tendência ao agrupamento.

Silva e Lopes (1982) estudaram a distribuição espacial de onze espécies arbóreas na Floresta Nacional do Tapajós, no Pará, empregando o método do índice de não-aleatoriedade de Pielou, o qual baseia-se no processo de distâncias de pontos aleatórios para a planta mais próxima, e concluíram que nove espécies apresentaram distribuição agrupada e duas aproximadamente aleatória. Carvalho (1983), no mesmo local, estudou o grau de

agregação de *Aniba duckei*, utilizando métodos de quadrados, e verificou que plantas com altura inferior a três metros apresentaram tendência ao agrupamento, e as com altura superior a esse valor ocorreram em grupos.

Hubbell (1979) trabalhou com indivíduos jovens e adultos, utilizando o índice de Morisita para determinar a dispersão de árvores, abundância e a diversidade em uma floresta tropical seca. Concluiu que não é possível generalizar que as árvores tropicais ocorrem uniformemente na floresta. Verificou, ainda nesse estudo, que os indivíduos adultos da maioria das espécies não se encontravam dispersos uniformemente, pois apenas 28% apresentavam distribuição mais uniforme e o restante, ou seja, 72% das espécies, encontravam-se em agrupamentos. O autor cita, ainda, que a distribuição espacial das espécies arbóreas é influenciada pela dispersão de sementes e pelo recrutamento de plântulas nas populações. Nesse caso, é necessário considerar a ocorrência da predação das sementes após o processo de dispersão.

Carvalho (1982) estudou a distribuição espacial da regeneração natural em floresta tropical úmida na região do Tapajós (PA), e encontrou 21 espécies com distribuição em agrupamento, 29 com tendência a agrupamento e 56 espécies com distribuição aleatória ou uniforme.

Barros (1986), estudando 76 espécies na região de Curuá-Una, no Estado do Pará, encontrou 28 com distribuição agrupada, 17 com tendência ao agrupamento e 31 espécies com distribuição aleatória.

Thorington Junior et al. (1986), através do estudo da distribuição espacial de árvores adultas na ilha de Barro Colorado, no Panamá, encontraram 856 árvores representando 112 espécies. Desse total, 63 espécies eram mais comuns e 26 apresentaram a maioria dos indivíduos em um único hectare, ou seja, com distribuição restritamente agrupada.

Sterner, Ribic e Schatz (1986) estudaram os padrões espaciais de mortalidade de árvores tropicais de quatro espécies na Costa Rica. Confeccionaram mapas dos indivíduos e usaram modelos de agrupamento ou uniformidade para as diferentes classes de tamanho, comparando os juvenis e os adultos. Observaram que quatro espécies tinham indivíduos adultos e juvenis com distribuição aleatória. Acreditam que a sobrevivência pós-germinação conduziu a uma agregação uniforme.

As possíveis explicações para esses padrões devem ter suas origens nas características biológicas e ecológicas das espécies. Entretanto, a maioria dos trabalhos sobre fitossociologia de espécies arbóreas tropicais considera os índices matemáticos para determinação da agregação das espécies, sem considerar as implicações ecológicas que podem estar envolvidas nesse processo.

Em estudos realizados na Floresta Nacional do Tapajós, ficou evidente que uma distribuição agregada não está sempre correlacionada com a abundância, considerando que a maioria das espécies que ocorreram em grupos apresentava menos de sete árvores por hectare, e 15% destas estavam presentes com menos de um

indivíduo por hectare (CARVALHO, 1992; CARVALHO; SILVA; LOPES, 1993).

Nascimento (2000), estudando a distribuição espacial de 49 espécies arbóreas em 400 ha na Floresta Nacional do Tapajós, encontrou certa dificuldade na análise dos padrões de distribuição, principalmente devido à influência exercida nos resultados pelo tamanho das amostras. Sugeriu a intensificação de estudos sobre métodos para avaliar a distribuição espacial, assim como estudos envolvendo outros parâmetros ecológicos, como: época de frutificação e disseminação, tamanho, forma, dormência e longevidade de sementes, entre outros.

6 CONCLUSÃO

Em populações naturais de plantas existem três tipos de padrões básicos de distribuição dos indivíduos: o aleatório (quando a posição de cada indivíduo é independente da posição de todos os outros), o agregado ou agrupado (a tendência dos indivíduos é de ocorrerem em grupos, a chance de ocorrência de um indivíduo aumenta pela presença de outros), e o regular ou uniforme (as plantas são mais igualmente espaçadas do que com o padrão aleatório).

Os principais fatores que podem exercer influência em padrões de distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie são: vetoriais (elementos resultantes da ação de forças ambientais externas como vento, intensidade de iluminação e condições edáficas); reprodutivos (atribuídos ao método de reprodução dos indivíduos); sociais (consequência do comportamento congênito/comportamento

territorial); coativos (resultantes de interações intra-específicas, dentre elas a competição); e os estocásticos (devidos à variação aleatória em qualquer um dos fatores anteriores).

Os métodos de quadrados e de distância são os mais comuns para expressar a distribuição espacial dos povoamentos naturais. São baseados na suposição de que os elementos ocorrem em grupos e que o número de indivíduos por grupo possui distribuição específica.

O conhecimento da distribuição espacial das espécies arbóreas é de fundamental importância como base para o planejamento do manejo adequado e aproveitamento racional dos recursos florestais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, F.F.A. Observações preliminares sobre a fenologia de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil) em arboreto. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6., 1990, Campos do Jordão. *Anais...* São Paulo: SBS, 1990.
- ALVIN, P.T.; ALVIN, R. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: TOMLINSON, P.B.; ZIMMERMANN, M.H. (Eds.). *Tropical trees as living systems*. London: Cambridge University Press, 1978. p.464-465.
- ARMESTO, J.J.; MITCHELL, J.D.; VILLAGRAN, C. A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica*, v.18, n.1, p.1-11, 1986.
- AUGSPURGER, C.K. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany*, v.73, n.3, p.353-363, 1986.
- . Seed dispersal of the tropical tree, *Platygodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, v.71, p.759-771, 1983.

- AUGSPURGER, C.K.; FRANSON, S.E. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.4, p.239-252, 1988.
- BAKER, M.G.; BAWA, K.S.; FRANKIE, G.W.; OPLER, P.A. Reproductive biology of plants in tropical forests. In: GOLLEY, F.B. (Ed.). *Tropical rain forest ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, 1983. p.193-214.
- BARROS, P.L.C. de. *Estudo fitossociológico de uma floresta Tropical Úmida no Planalto de Curuá-Una, Amazônia brasileira*. 1986. 147p. Tese (Doutorado) – UFPR, Curitiba, 1986.
- BAWA, K.S. Patterns of flowering in tropical plants. In: JONES, C.E.; LITTLE, R.J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold, 1983. p.394-410.
- BROWER, J.E.; ZAR, J.H. *Field & laboratory methods for general ecology*. 2. ed. Dubuque: Wm.C. Brow, 1984. 226p.
- BUDOWSKI, G. *La identificación en el campo de los árboles forestales mas importantes de la América Central*. Turrialba: IICA, 1954. 325p. (Mimeografado).
- CARVALHO, J.O.P de. *Abundância, frequência e grau de agregação do pau-rosa (Aniba duckei Kostermans) na Floresta Nacional do Tapajós*. Belém: EMBRAPA-CPATU, 1983. 18p. (EMBRAPA.CPATU. Boletim de Pesquisa, 53).
- . *Análise estrutural da regeneração natural em floresta tropical densa na região do Tapajós no Estado do Pará*. 1982.128p. Dissertação (Mestrado) – UFPR, Curitiba, 1982.
- . *Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain forest*. 1992. 215p. Thesis (D. Phil.) – University of Oxford, 1992.
- ; SILVA, J.N.M.; LOPES, J. do C.A. Spatial distribution of tree species of a terra firme rain forest in Brazilian Amazon. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERI-
- CANO, CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. *Anais...* São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura: Sociedade Brasileira de Engenheiros Florestais, 1993. v.1. p.393-396.
- CLARK, P.J.; EVANS, F.C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, v.35, n.4, p.445-453, 1954.
- COATES-ESTRADA, R.; ESTRADA, A. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v.2, p.349-357, 1986.
- COTTAM, G.; CURTIS, J.T. A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. *Ecology*, v.30, n.1, p.101-104, 1949.
- ; ———. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecology*, v.34, n.4. p.741-757, 1953.
- ; ———. The use os distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, v.37, n.3, p.451-460, 1956.
- CURTIS, J. T.; COTTAM, G. *Plant ecology workbook: laboratory field and reference manual*. Minneapolis: Burgess, 1969. 139p.
- DANCE, J. *Análisis de dispersón de 15 espécies forestales de los bosque de requena, Peru*. 1973. 91p. Tese-Universidad Nacional Agraria, 1973.
- DANIEL, O. *Padrões de disseminação, qualidade fisiológica de sementes e sobrevivência inicial de Astronium concinum Schott (Gonçalo-Alves)*. 1988. 100p. Dissertação (Mestrado) – UFV, Viçosa (MG), 1988.
- FAHN, A.; WERKER, E. Anatomical mechanisms of seed dispersal. In: KOZLOWSKI, T.T, (Ed.). *Seed biology*. New York: Academic Press, 1972. v.1, p.151-221.

- FLEMMING, T.; HEITHAUS, E. Frugivorous bats, seed shadows and structure of tropical forest. *Biotropica*, v.13, n.2, p.45-53, 1981. Supplement.
- FORMAN, R.T.T.; HAHN, D.C. Spatial patterns of trees in a caribbean semievergreen forest. *Ecology*, v.61, n.6, p.1267-1274, 1980.
- FOSTER, R.B. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: LEIGH JUNIOR, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.M., (Ed.). *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Washington, D. C: Smithsonian Institution, 1986. p.151-172.
- GIUDICELLI, X.; LANLY, J.P.; QUAKAM, J.B.; PIETRI, M. Application de la theorie des processus aléatoires a l'estimation de la précision d'un inventaire forestier par échantillonnage systématique. *Annales des Sciences Forestiere*, v.30, n.2, p.98-108, 1973.
- GOLDSMITH, F.B.; HARRISON, C.M. Description and analysis of vegetation. In: CHAPMAN, S.B. (Ed.). *Methods in plant ecology*. Oxford: Blackwell Scientific, 1976. p.85-155.
- GRANT, V. Gene flow and the homogeneity of species populations. *Biol. Zbl.*, v.99, p.157-169, 1980.
- GREIG-SMITH, P. Data on pattern within plant communities. I. The analysis of pattern. *Journal of Ecology*, v.49, n.3, p.695-702, 1961.
- . *Qualitative plant ecology*. Oxford: Blackwell, 1983.
- . The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Annals of Botany*, London, v.16, p.293-316, 1952.
- . AUSTIN, M.P.; WHITMORE, T.T. The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association - analysis and principal component ordination of rain forest. *Journal of Ecology*, v. 55, n.2. p.483-503, 1967.
- HARPER, J.L.; LOVELL, P.H.; MORE, K.G. The shapes and sizes of seeds. *Review Ecology*, v.1 p.327-357, 1970. Supplement.
- HAZEN, W.E. Analysis of spatial pattern in epiphytes. *Ecology*, v.47, n.4, p.634-635, 1966.
- HEINSDIJK, D. *O diâmetro dos troncos e o estrato superior das florestas tropicais*. Belém: SPEVEA/FAO, 1965. 56p.
- . Forest survey in the Amazon valley. *Unasylva*, v.15, p.167-174, 1961.
- HILTY, S.L. Flowering and fruit periodicity in a premountain rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, v.12, p.292-306, 1980.
- HOPKINS, H.C.; HOPKINS, M.J.G. Fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia*. In: SUTTON, S.L.; WHITMORE, T.C.; CHADWICK, A.C. (Ed.) *Tropical rain forest: ecology and management*. Oxford: Blackwell, 1983. p.197-209.
- HOWE, H.F. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. In: SUTTON, S.L.; WHITMORE, T.C.; CHADWICK, A.C. (Eds). *Tropical rain forest: ecology and management*. Oxford: Blackweel, 1983. p.211-227.
- ; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.13, p.201-208, 1982.
- HUBBELL, S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, v.203, n.4387, p.1299-1309, 1979.
- ; FOSTER, R.B. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. In: SOULÉ, M.E. (Ed.) *Conservation biology - the diversity*. Sunderlands: Sinauer Associates, 1986. p.205-31.
- JACK, W.H. The spatial distribution of tree systems in a tropical high forest. *Empire Forestry Review*, v.40, p.234, 1961.
- JACKSON, J.F. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*, v.13, n.2, p.121-130, 1981. Supplement.

- JANZEN, D.H. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In: FUTUYAMA, D. J.; SLATKIN, M. (Eds.). *Coevolution*. Sunderland: Sinauer Associates, 1983. p.232-262.
- . *Ecologia vegetal nos trópicos*. São Paulo: Ed. Pedagógica e Universitária, 1980. 79p.
- . Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, v.104, p.501-528, 1970.
- . Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.2, p.465-492, 1971.
- JESUS, R.M.; PINÃ-RODRIGUES, F.C.M. Programa de produção e tecnologia de sementes florestais da Floresta Rio Doce S.A.: uma discussão dos resultados obtidos. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE TECNOLOGIA DE SEMENTES FLORESTAIS, 2., 1989, Atibaia, *Anais...* São Paulo: Instituto Florestal, 1991. p.59-86.
- KAGEYAMA, P.Y. Conservação “in situ” de recursos genéticos de plantas. *IPEF*, Piracicaba, n.35, p.7-37, 1987.
- ; VIANA, V.M. Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE TECNOLOGIA DE SEMENTES FLORESTAIS, 2., 1989, Atibaia. *Anais...* São Paulo: Instituto Florestal, 1991. p.197-215.
- KERSHAW, K.A. *Quantitative and dynamic plant ecology*. 2. ed. London: Edward Arnould, 1973. 308p.
- LUDWIG, J.A. A test of different quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern In: CORMACK, R.M.; ORD, J.K. *Spatial and temporal analysis in ecology*. Fairland: International Co-operative Pub. House, 1979. p.289-304.
- ; REYNOLDS, J.F. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. New York: J. Wiley, 1988. 337p.
- MACEDO, M. Dispersão de plantas lenhosas de uma campina amazônica. *Acta Amazônica*, v.7, n.1, p.5-69, 1977. Suplemento.
- McGINNIES, W.G. The relationship between frequency index and abundance as applied to plant populations in a semi-arid region. *Ecology*, v.15, n.3, p.263-382, 1934.
- MALLEUX, J.O. Análisis de dispersión de 10 espécies forestales de um bosque húmido tropical. *Revista Forestal do Peru*, v.5, n.42, p.55-66, 1971/1974.
- MARTINS NETTO, D.A. Aspectos demográficos de quatro espécies florestais na mata de galeria da reserva genética do Tamanduá. Brasília: DF. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICA-NO, 1., CONGRESSO FLORESTAL BRASI-LEIRO, 7., 1993, Curitiba: *Anais...* Curitiba: SBS-SBEF, 1993. p.325-328.
- MATTEUCCI, S.D.; COLMA A. *Metodologia para el estudio de la vegetación*. Washington, D.C: OEA, 1982. 168p.
- MAWSON, J.C. A Monte Carlo study of distance measures in sampling for spatial distribution in forest stands. *Forest Science*, v.14, n.2, p.127-139, 1968.
- MEDWAY, L. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society*, v.4, p.117-146, 1972.
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: J. Wiley, 1974. 547p.
- NASCIMENTO, N. A. do. *Distribuição espacial de 49 espécies arbóreas em uma área de 400 hectares na Floresta Nacional do Tapajós, município de Belterra, PA*. 2000. 41 p. Dissertação (Mestrado) - FCAP, Belém, 2000.
- PAYANDEH, B. Comparison of methods for assessing spatial distribution of trees. *Forest Science*, v.16, n.3, p.312-317, 1970.
- . Spatial pattern of tree in the mayor forest types of Northern Antario. *Canadian Journal of Forest Research*, v.4, p. 8-14, 1974.

PIELOU, E.C. *An introduction to mathematical ecology*. New York: J. Wiley, 1969. 286p.

———. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *Journal of Ecology*, v.48, p.575-584, 1960.

PIÑA-RODRIGUES, F.C.M.; COSTA, L.S.; PIRATELLI, A.J. Ecologia de dispersão e germinação de sementes *Peschiera fuchsiaefolia*. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 9., 1992, Ilha Solteira. *Resumos* São Paulo: SBPC, 1992. p.38.

———; ———; REIS, A. Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6., 1990, Campos do Jordão. *Anais....* São Paulo: SBS, 1990. v.3, p.672-690.

RAMIREZ, C.A.C. *Dispersão anemocórica das sementes de paineira (Chorisia speciosa St. Hil.), na região de Bauru, Estado de São Paulo*. 1986. 140p. Dissertação (Mestrado) - ESALQ, Piracicaba, 1986.

ROCKWOOD, L.L. Seed weight as a function of life form elevation and life zone in neotropical forests. *Biometrica*, v.17, n.1, p.32-39, 1985.

SANTOS, S.H.M.; LEÃO, N.V.M.; PACHECO, N.A. Fenologia reprodutiva de *Couratari oblongifolia* Smith. In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS NATIVAS, 2., 1992, São Paulo. *Anais....* São Paulo: Instituto Florestal, 1992. p.241-244.

SILVA, J.N.M.; LOPES, J. do C.A. *Distribuição espacial de árvores na Floresta Nacional do Tapajós*. Belém: Embrapa-CPATU, 1982. 14 p. (Embrapa-CPATU. Circular Técnica, 26).

SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L. Evolution and diversity of floral rewards. In: JONES, C.E. ; LITTLE, R.J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Scientific and Academic Editions, 1983. cap. 6, p.142-159.

SMYTHE, N. Relationship between fruiting season and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist*, v.104, p.25-35, 1970.

SOLOMON, M.E. *Dinâmica de populações*. São Paulo: EDUSP, 1980. 14p.

SKELLAM, J. G. Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern. *Bimetrika*, v.39, p.346-362, 1952.

STERNER, R.W.; RIBIC, C.A.; SCHATZ, G.E. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, v.74, n.3, p.621-633, 1986.

THORINGTON JUNIOR, R.W.; TANNENBAUM, B.; TARAK, A.; RUDRAN, R. Distribution of trees on Barro Colorado Island: a five hectare sample. In: LEIGH JUNIOR, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.M. *The ecology of tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Washington, D.C: Smithsonian Institution, 1986. p.83-94.

VILLANUEVA, A. G. *Avaliação estrutural e quantitativa de uma floresta úmida em Iquito - Peru*. 1981. 144p. Dissertação (Mestrado) - UFPR, Curitiba, 1981.

VINHA, S.G. da; LOBÃO, D.E.V.P. *Frutificação e germinação das espécies arbóreas nativas do sudeste da Bahia*. Ilhéus: CEPLAC, 1982. 19p. (CEPLAC. Boletim Técnico 94).

WHEELWRIGHT, N.T. Competition for dispersers and the timing of flowering and fruiting of a guild of tropical trees. *Oikos*, v.44, p.465-467, 1985.

WIKANDER, T. Mecanismos de dispersión de diásporas de uma selva decídua em Venezuela. *Biotropica*, v.16, n.4, p.276-283, 1984.

YARRANTON, G.A. Pattern analysis by regression. *Ecology*, v.50, n.3, p.390-395, 1969.