

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E  
RECURSOS NATURAIS**

**DINÂMICA DE POPULAÇÃO DE *TAPIRIRA GUIANENSIS*  
AUBL.(ANACARDIACEAE), EM ÁREAS DE RESTINGA E CERRADÃO DO  
ESTADO DE SÃO PAULO**

**RAQUEL NEGRÃO BALDONI**

**SÃO CARLOS**

**2010**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E  
RECURSOS NATURAIS**

**DINÂMICA DE POPULAÇÃO DE *TAPIRIRA GUIANENSIS*  
AUBL.(ANACARDIACEAE), EM ÁREAS DE RESTINGA E CERRADÃO DO  
ESTADO DE SÃO PAULO**

**RAQUEL NEGRÃO BALDONI**

Dissertação apresentada pelo  
Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia e Recursos Naturais,  
como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestre em  
Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Dalva M.  
da Silva Matos

**SÃO CARLOS**

2010

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

N385dp

Negrão-Baldoni, Raquel.

Dinâmica de população de *Tapirira guianensis*  
AUBL.(Anacardiaceae), em áreas de restinga e cerrado do  
Estado de São Paulo / Raquel Negrão Baldoni. -- São Carlos  
: UFSCar, 2010.  
93 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São  
Carlos, 2010.

1. Ecologia da população. 2. Estrutura da população. 3.  
Dinâmica da população. 4. Plasticidade fenotípica. 5.  
Floresta de restinga. 6. Cerrado. I. Título.

CDD: 574.5248 (20<sup>a</sup>)

Raquel Negrão Baldoni

**DINÂMICA DE POPULAÇÃO DE *TAPIRIRA GULANENSIS* AUBL.  
(ANACARDIACEAE), EM ÁREAS DE RESTINGA E CERRADÃO DO  
ESTADO DE SÃO PAULO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

**Aprovada** em 03 de março de 2010

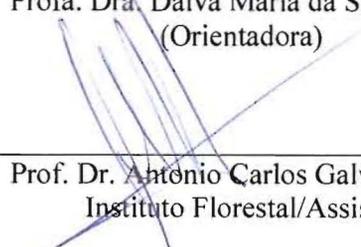
BANCA EXAMINADORA

Presidente



Prof. Dr. Dalva Maria da Silva Matos  
(Orientadora)

1º Examinador



Prof. Dr. Antonio Carlos Galvão de Melo  
Instituto Florestal/Assis-SP

2º Examinador



Prof. Dr. Waldir Mantovani  
USP/São Paulo-SP

## **Agradecimentos**

Agradeço á Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP, pela cessão da bolsa e financiamento do projeto.

Á querida Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos pela orientação, confiança, amizade diversão e bons momentos durante esses 7 anos, que seguramente um dia se tornarão um livro de memórias e aventuras, e será recorde de vendas em todo o mundo.

Ao Programa de Pós- Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Ufscar pelo apoio durante o curso.

Aos gestores Giselda Durigan e Antônio Carlos Melo, pelo apoio na Estação Ecológica de Assis e pela orima recepção me todos os encontros. Aos funcionários desta unidade, que se dedicaram em receber nossa equipe sempre da melhor forma e com dedicação, em especial à Dona Fátima e Marisa.

À Selmo Bernardo e Furlan pela identificação da espécie em campo, que grande ajuda tornou possível a realização deste trabalho.

Aos monitores Júnior, Noeli,IVALDO, Leandro, Antônio Ilso e Cláudio da Associação de Monitores Ambientais de Cananéia (AMOANCA), pelo acompanhamento em campo no Parque Estadual Ilha do Cardoso. Em especial a Juninho, Antônio,IVALDO e Leandro pela calorosa recepção, amizade e bons momentos de fandango e forró no Perequê, nestes dois anos de pesquisa. Também agradeço aos funcionários Vésli e Ari pelo apoio no alojamento do Parque Estadual Ilha do Cardoso e especialmente ao senhor Orlandino, pela amizade e ajuda na manutenção dos do alojamento.

Aos amigos do laboratório de Ecologia e Conservação e da Ufscar pela ajuda em campeonos boas discussões ecológicas: Adélcio Müller, Ana Carolina Abrão Neri, Isabela, Isabelle Blengini, Giordano Ciocheti, Mayla Willik Valenti, Marcelo Leite, Melina

Allcalá, Rafael Xavier, Pavel Dodonov , Talita Sampaio, Rafael(Química) e Rafael (Bariri)

Aos amigos moradores de Cananéia que nos abrigaram em suas casas em muitas noites antes de partir para a ilha ou chegar dela... : Letícia Quito, Mayra e Marina (Ninon).

Ao técnico da Ufscar, Luisinho Gatão (Luis Aparecido Joaquim), por nos conduzir e acompanhar em muitas viagens de campo de forma segura e muitooo divertida.

Finalmente, agradeço ao querido Giordano Ciocheti pelo amor paciente, pelo apoio, companhia, ajuda em uma terrível viagem de campo em época de chuva, mosquitos e mutucas, e também pelas boas discussões ecológicas e conservacionistas.

E à minha família pela especial contribuição durante toda minha formação e vida, pelo incentivo, compreensão e amor incondicional.

Dedico este trabalho à minha querida mãe Penha e à minha irmã Carolina, por tudo e à Dalva que é parte considerável deste trabalho!!!

## Resumo

A ecologia de uma população pode ser avaliada substancialmente por meio de um estudo demográfico, principalmente quando são realizados estudos da sua dinâmica, incluindo o acompanhamento da fecundidade dos indivíduos, recrutamento e taxa de mortalidade. Diante da peculiaridade das formações vegetais no Estado de São Paulo e do interessante ponto de vista de distribuição de *ochloespecies*, este trabalho tem o objetivo de avaliar a ecologia de duas populações de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma ocorrente em área de restinga, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso e outra em área de cerradão, na Estação Ecológica de Assis. Este projeto foi desenvolvido dentro das parcelas do projeto temático Parcelas Permanentes - BIOTA/FAPESP. Foram sorteadas 50 parcelas de 20m x 20m (totalizando uma área de 2 ha/ambiente), dentro das quais todos os indivíduos foram individualizados e medidos trimestralmente. Estabelecemos a estrutura da população por estádios ontogenéticos de acordo com o Modelo de Troll. Encontramos diferenças nas relações alométricas das populações, relacionadas com plasticidade fenotípica nos diferentes ambientes. Encontramos diferenças para a estrutura de população de *T. guianensis* na restinga e cerradão (t-test,  $p < 0.001$ ). A população de *T. guianensis* da restinga apresenta forma de “j invertido”, diferentemente da população de cerradão, que não apresenta esta distribuição na forma de “j invertido”. A diferença entre as populações está principalmente na ausência de plântulas no cerradão. A taxa de crescimento populacional indicou que tanto as populações da restinga ( $\lambda = 0.96$ ) quanto as do cerradão ( $\lambda = 0.91$ ) apresentam valores próximos de 1, portanto, estando as duas populações em estase. A dinâmica das populações de *T. guianensis* apresenta diferenças na restinga e cerradão estudados. Embora as taxas de crescimento populacionais sejam similares para as duas populações, as estratégias de crescimento são diferentes nos dois ambientes. Enquanto a população de *T. guianensis* que ocorre na restinga prioriza a sobrevivência, a população de *T. guianensis* no cerradão investe mais em crescimento. Portanto, podemos reconhecer diferenças nos parâmetros demográficos que compõem a dinâmica das populações de *T. guianensis* em diferentes ambientes. Este resultado, assim, pode demonstrar a ocorrência de plasticidade fenotípica em nível populacional para esta espécie, a partir do uso de estratégias diferenciadas de crescimento em ambientes diferentes de forma a alcançar estabilidade.

## Abstract

The situation of a population can only be assessed through demographic studies, considering its dynamics in terms of changes on fecundity, recruitment and mortality of individuals. Considering the peculiarities of the vegetation in State of Sao Paulo and the ability that some plant species have to occupy some of these different ecosystems, this study aims to assess the ecology of two populations of *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), in the restinga located at the Parque Estadual da Ilha do Cardoso and in the cerrado at the Estação Ecológica de Assis. This project was carried out within the permanent plots of the project funded by Biota. There, were randomly allocated 50 plots of 20m x 20m (total area of 2 ha/environment) and all individuals of *Tapirira guianensis* found within these plots were identified and measured. Individuals were classified into ontogenetic stages in accordance with the Troll's Model. We found allometric differences between the populations that might be related to the phenotypic plasticity to environmental variations. The population structure of *T. guianensis* was significantly different between restinga and cerrado (t-test,  $p < 0.001$ ). In the restinga, the structure shows the form of "j" reverse while in the cerrado, the population does not present this form of distribution. The difference between the populations is mainly due to the absence of seedlings in the cerrado. We found no differences between plant density and soil types, which suggest that *T. guianensis* is indifferent to soil characteristics. The population growth rate indicated that both populations from restinga ( $\lambda = 0.96$ ) and from cerrado ( $\lambda = 0.91$ ) are close to 1.0, so these two populations seems to be in equilibrium. However, we verified differences on demographic parameters between these populations. We suggest that variation between populations is related to phytogeographic conditions in restinga and cerrado, and to the interaction between various environmental factors.

Key words: Architectural Model, Structure Population, Dynamic Population, *Tapirira guianensis*, Restinga, Cerradão.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS .....	2
RESUMO/ ABSTRACT.....	4
CAPÍTULO 1- INTRODUÇÃO GERAL.....	6
CAPÍTULO 2- DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE.....	14
CAPÍTULO 3- DESCRIÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO.....	21
CAPÍTULO 4- RELAÇÕES ENTRE AMBIENTE E FENÓTIPOS POPULACIONAIS DE TAPIRIRA GUIANENSIS AUBL. (ANACARDIACEAE) EM ECOSSISTEMAS DE RESTINGA E CERRADÃO NO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL	
4.1 INTRODUÇÃO.....	32
4.2 MATERIAL E MÉTODOS .....	35
4.3 RESULTADOS.....	36
4.4 DISCUSSÃO.....	42
4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48
CAPÍTULO 5 - DINÂMICA DE POPULAÇÃO DE TAPIRIRA GUIANENSIS AUBL. (ANACARDIACEAE) EM ECOSSISTEMAS DE RESTINGA E CERRADÃO NO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL	
5.1 INTRODUÇÃO.....	53
5.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	55
5.3 RESULTADOS.....	58
5.4 DISCUSSÃO.....	65
5.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	78

## Capítulo 1: Introdução Geral

### Introdução

Muitos estudos sobre o passado geológico do planeta Terra apontam o efeito dos ciclos astronômicos de Milan-Kovitch como o principal fator causador de flutuações climático-vegetacionais, com ocorrências de glaciações relacionadas à retração das florestas, determinando a dinâmica global de distribuição de florestas tropicais e vegetações não-florestais durante o Cenozóico (Haffer 1992, Haffer & Prance 2002). Nesse processo as comunidades animais e vegetais também se fragmentaram e se reorganizaram de maneira individual, sendo que, provavelmente, apenas as espécies florestais ecológica e restritamente adaptadas tenham sido isoladas em refúgios (Haffer & Prance 2002). Por outro lado, é possível que populações de espécies ecologicamente mais flexíveis e, possivelmente, mais plásticas, tenham ocupado nichos disponíveis e se expandido por ambientes variáveis, para além dos limites dos refúgios, usando a conexão de florestas de galerias (Oliveira Filho & Fontes 2000, Haffer & Prance 2002).

No Estado de São Paulo, atualmente encontramos apenas remanescentes florestais de Floresta Ombrófila densa, Restinga, Floresta Semidecídua e Cerradão (Eiten 1970). Esta distribuição fitogeográfica possivelmente ocorreu devido às características fisiográficas do Estado que permitiram o contato entre muitas espécies migrantes de diversas unidades do entorno (Prado & Gibbs 1993, Ivanauskas & Rodrigues 2000), resultando na constituição de formações vegetacionais com características estruturais e de composições próprias, determinadas pela inter-relação de fatores abióticos como, clima (temperatura e precipitação), água disponível (na atmosfera e solo), tipo de solo, altitude e relevo (BIOTA 2006).

A noção de que plantas podem responder morfológica e fisiologicamente às mudanças ambientais tem uma longa tradição (Schlichting 1986, Callaway *et al.* 2003). O potencial para plasticidade nas espécies garante vantagens a alguns indivíduos em relação aos demais indivíduos da população ou em relação aos demais indivíduos da comunidade em ambientes de transição, heterogêneos e/ou perturbados, permitindo a exploração dos nichos, tolerância ao ambiente e persistência (Via *et al.* 1995).

A plasticidade fenotípica focando interações de organismos com seus ambientes tem sido estudada à partir de fatores bióticos ou abióticos (predação, temperatura, luz) e de aspectos ecológicos relevantes de resposta fenotípica para esses fatores (Miner *et al.* 2005). Grande parte dos exemplos clássicos de plasticidade fenotípica se apóia em mudanças morfológicas, descrevendo variações foliares em plantas terrestres de acordo com exposição ao sol (Bradshaw 1965); em alteração do crescimento de raízes em resposta às diferentes concentrações de nutrientes, o que maximizaria o alcance de nutrientes essenciais em solos heterogêneos (Miner *et al.* 2005, Jiménez-Ambriz *et al.* 2006, Dechamps *et al.* 2006); e em estudos sobre plasticidade na alocação de recursos, como uma mudança na trajetória alométrica de uma planta em resposta ao ambiente (Weiner 2004). Além disso, encontramos exemplos de plasticidade produzindo efeitos indiretos como, “niche construction”, a partir do alongamento de internós de ramos em resposta ao sombreamento por plantas vizinhas, para alcance dos órgãos fotossintéticos desse organismo em uma posição de luminosidade mais favorável; e, na dispersão de sementes diferenciadas, como relatada para *Arabidopsis thaliana*, com densidade de dispersão dependente da densidade de coespecíficos (Donohue 2005).

Apesar de aumentar diretamente a aptidão individual, podendo ser uma desvantagem para otimização populacional em sistemas produtivos (Weiner 2004), a

plasticidade fenotípica pode afetar todos os níveis de organização ecológica, por consequências diretas e indiretas entre espécies, na estrutura das comunidades e nos parâmetros demográficos das populações. Neste caso, as respostas plásticas afetam a dinâmica e a estrutura das populações, sendo frequentemente densidade-dependente, onde a habilidade da plasticidade para estabilizar uma população é altamente dependente de um balanço entre o tempo de indução de uma resposta plástica e o tempo de mudanças ambientais (Miner *et al.* 2005).

Sendo assim, a plasticidade fenotípica tratada em nível de população, pode direcionar estudos populacionais para compreensão de respostas ecológicas relacionadas à estabilidade populacional (Silva Matos & Watkinson 1998) em diferentes ambientes (Grice *et al.* 2004) e em condições de variação ambiental. Portanto, esses estudos se tornam uma ferramenta eficaz para avaliar fatores de vulnerabilidade para espécies (Hutchings 1997, Silva Matos & Watkinson 1998, Silva Matos & Bovi 2002).

Estudos comparativos de populações de uma dada espécie em ambientes diferentes podem indicar o padrão de crescimento próprio da espécie ou efeito da plasticidade (Begon *et al.* 2007). Assim, considerando a diversidade de ecossistemas florestais no Estado de São Paulo e a ocorrência de uma espécie de distribuição ampla nesses ambientes, o objetivo do nosso estudo é conhecer a ecologia de duas populações diferentes de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma espécie de distribuição ampla, considerada ochloespécie, comum em área de restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) e no cerrado na Estação Ecológica de Assis (EEA).

Para alcançar nosso objetivo pretendemos identificar diferenças que indiquem possíveis variações fenotípicas, a partir da morfologia como variação na arquitetura de crescimento, nas relações alométricas e na estrutura das populações. Além disso, também

pretendemos conhecer diferenças na dinâmica dessas populações através de variação nas taxas de crescimento populacional, na sensibilidade e elasticidade dos parâmetros demográficos de cada estágio ontogenético, o que é uma estratégia interessante para quantificar efeitos de perturbações e respaldar estratégias de manejo.

Nesse sentido, nossa principal hipótese é de que as populações de *T. guianensis* ainda que estabelecidas em diferentes ambientes, apresentem dinâmicas próprias e portanto, diferenças demográficas, dependentes e relacionadas às condições fitogeográficas.

Apesar de muito conhecida e usada em ações de enriquecimento ambiental e manejo de áreas degradadas (Durigan & Silveira 1999, Lorenzi 2002), pouca informação (Boerger *et al.* 1998, Lenza & Oliveira 2005, Santana *et al.* 2009) existe na literatura sobre a biologia e a ecologia de *T. guianensis*. Detalhes sobre a espécie e as áreas de estudo são dados no Capítulo 2 e Capítulo 3 respectivamente.

No Capítulo 4 discutimos as relações entre ambiente e fenótipos populacionais de *T. guianensis* em ecossistemas de restinga e cerrado do Estado de São Paulo. Variações na estratégia de crescimento da espécie, relações alométricas e estrutura populacional de acordo com o tipo de ambiente são tratadas como forma de reconhecer plasticidade fenotípica para esta espécie em nível populacional.

A dinâmica das populações de *T. guianensis* na restinga e no cerrado está apresentada no Capítulo 5. Utilizamos parâmetros demográficos para o construir tabelas de vida horizontais. O crescimento populacional das populações de *T. guianensis* foram determinados por parâmetros demográficos, como medida do balanço entre sobrevivência e reprodução. Além disso, com base nas tabelas de vida, desenvolvemos modelos matriciais de transição, sensibilidade e elasticidade. Estes modelos nos permitem avaliar as taxas de

crescimento populacionais das populações e quantificar efeitos de perturbações sobre taxa de crescimento populacional (Caswell 1989).

Finalmente, no Capítulo 6 apresentamos uma conclusão geral sobre a ecologia destas populações, tratando do ponto de vista de conservação destes diferentes ecossistemas.

### **Referências Bibliográficas**

Begon, M; Colin, R. & Harper, J. L. 2007. **Ecologia, de Indivíduos a Ecossistemas**. Artmed Editora AS, 4a. Ed., Porto Alegre, 752p.

BIOTA (2006)- PARCELAS PERMANENTES BIOTA FAPESP. IV Relatório Temático do Projeto de Parcelas Permanentes – Parte II: Fatores Abióticos . Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php> >. Acesso em 2008, 2009, 2010.

Boerger, M.R, Alves, L.C, Negrelle, R.R.B. (1998) Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da florestas. **Biotemas 11**: 27-38

Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics 13**: 115-155

Callaway, R.M., Pennings, S.C., Richards, C.L (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology 84**: 1115-1128.

Caswell H (1989) **Matrix Population Models**. Sinauer Association, Southerland, Massachusetts.

- Dechamps, C, Lefèbvre, C, Noret, N, Meerts, P (2006) Reaction norms of life history traits in response to zinc in *Thlaspi caerulescens* from metalliferous and nonmetalliferous sites. **New Phytologist** **173**: 191- 198.
- Donohue, K. (2005) Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. **New Phytologist** **166**: 83–92
- Durigan, G, Silveira, E (1999) Riparian forest restoration in cerrado, Assis, SP, Brazil. **Scientia Florestalis** **56**: 135- 144.
- Eiten, G. 1983. **Classificação da vegetação do Brasil**. Brasília, DF: Conselho Nacional de Pesquisas - CNPq. 305
- Grice A.C., Campbell S.D., McKenzie J.R., Whiteman L.V., Pattison M., Headricks K., Andrew M.H. (2004) Problem population structure exemplified by the invasive tropical shrub *Parkinsonia aculeate* L. in Northern Australia. **Rangeland Journal** **26**: 237-248.
- Haffer, J. (1992) Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia. **Estudos Avançados** **6**: 7-39.
- Haffer, J.; Prance, G.T. (2002) Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **Estudos avançados** **16**: 175-206.
- Hutchings, M.J. (1997) **The structure of plant population**. In: Crawley, M.J.(org.)Plant Ecology. Blackwell Science Ltd.London
- Ivanauskas, N.M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R.R. (2000) Similaridade florística entre áreas de Floresta Atlântica no Estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology** **1**: 71-81.

- Jiménez-Ambriz, G, Pettit, C, Bourrié, I, Dubois, S, Olivieri, I, Ronce, O. (2006) Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi caerulescens* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France: role of gene flow, selection and phenotypic plasticity. **New Phytologist** **173**: 199-215.
- Lenza, E. And Oliveira, P.E. (2005) Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **28**: 179-190.
- Lorenzi, H. (2002) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, vol.1/4.ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Miner, BG, Sultan, SE, Morgan, SG, Padilla, DK, Relyea, RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution** **20**: 685- 692.
- Oliveira Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica** **32**: 793-810.
- Prado, D.E. and Gibbs, P.E (1993). Patterns of species distribution in the dry seasonally forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **4**: 902-927.
- Santana, WMS, Silva-Mann, R, Ferreira, RA, Arrigoni-Blank, MF, Blank, Poderoso, AF (2009) Morphology of fruits, flowers and seeds of pau-pombo (*Tapirira guianensis* Aublet. - Anacardiaceae) in São Cristóvão, SE, Brazil. **Scientia Florestalis** **37**: 47-54.
- Schlichting CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review Ecology and Systematics** **17**: 667–693.

- Silva Matos, D.M.S. & Watkinson, A.R. (1998) The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. **Biotropica** **30**: 595- 603.
- Silva Matos, D.M. & Bovi, M.L.A. (2002) Understanding the threats to biological diversity in the South-eastern Brazil. **Biodiversity and Conservation** **11**: 1747-1758
- Via S, Gomulkiewicz R, Dejong G, Scheiner SM, Schlichting CD, van Tienderen PH (1995). Adaptive phenotypic plasticity – consensus and controversy. **Trends in Ecology & Evolution** **10**: 212–217.
- Weiner J (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **6**: 207–215.

## Capítulo 2: Descrição da Espécie

### Descrição da Espécie *Tapirira guianensis* Aubl.(Anacardiaceae)

A família Anacardiaceae ocorre principalmente em regiões subtropicais e tropicais e é representada predominantemente por espécies dióicas, sendo constituída por 80 gêneros e 600 espécies, ocorrendo no Brasil 13 gêneros e 68 espécies (Barroso 1991). Muito conhecidas pelo valor nutritivo, fibras e sabor, as espécies dessa família são amplamente usadas na dieta humana e tem alto valor econômico como: manga (*Mangifera indica*) originária da Ásia, caju (*Anacardium occidentale*), cajá (*Spondias cytherea*) e ciriguela (*Spondias purpurea*) originárias do Brasil e Pistache (*Pistacia vera*) nativa do sudoeste asiático (Ásia menor, Irã, Síria e Palestina) (Barroso 1991).

*Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) conhecida popularmente como peito-de-pombo, tapiririca, camboatá, cupiúva, e pau-pombo, tem ampla distribuição na América Central, Amazônia colombiana e venezuelana, Guianas, e Brasil (Lorenzi 1992). No Brasil, ocorre em quase todas as formações vegetais, principalmente em cerradões, formações florestais e particularmente em áreas de terrenos úmidos, nas matas ripárias (Lorenzi 1992, Oliveira-Filho & Ratter 1995, Durigan *et al.* 2004). É considerada uma ochloespécie por apresentar ampla distribuição exibindo ao longo de sua área de ocorrência uma unidade morfológica mais ou menos fixa, como presença de características geradas por barreiras reprodutivas que espelham um isolamento ambiental pretérito recorrente em épocas secas e úmidas (IBGE 1992)

Os indivíduos adultos possuem porte médio com altura variando entre 8 a 14m, tronco de 40 a 60 cm de diâmetro, folíolos membranáceos e ramos jovens glabrescentes

(Durigan *et al.* 2004, Lorenzi 1992). Entretanto, neste estudos observamos troncos com mais de 1m de diâmetro na altura do peito e com até 2 m de diâmetro na altura do solo no ambiente de restinga do Parque Estadual Ilha do Cardoso. As folhas são alternas, compostas imparipinadas com 3 a 13 folíolos elípticos, oblongos a oblanceolados (Figura 1).

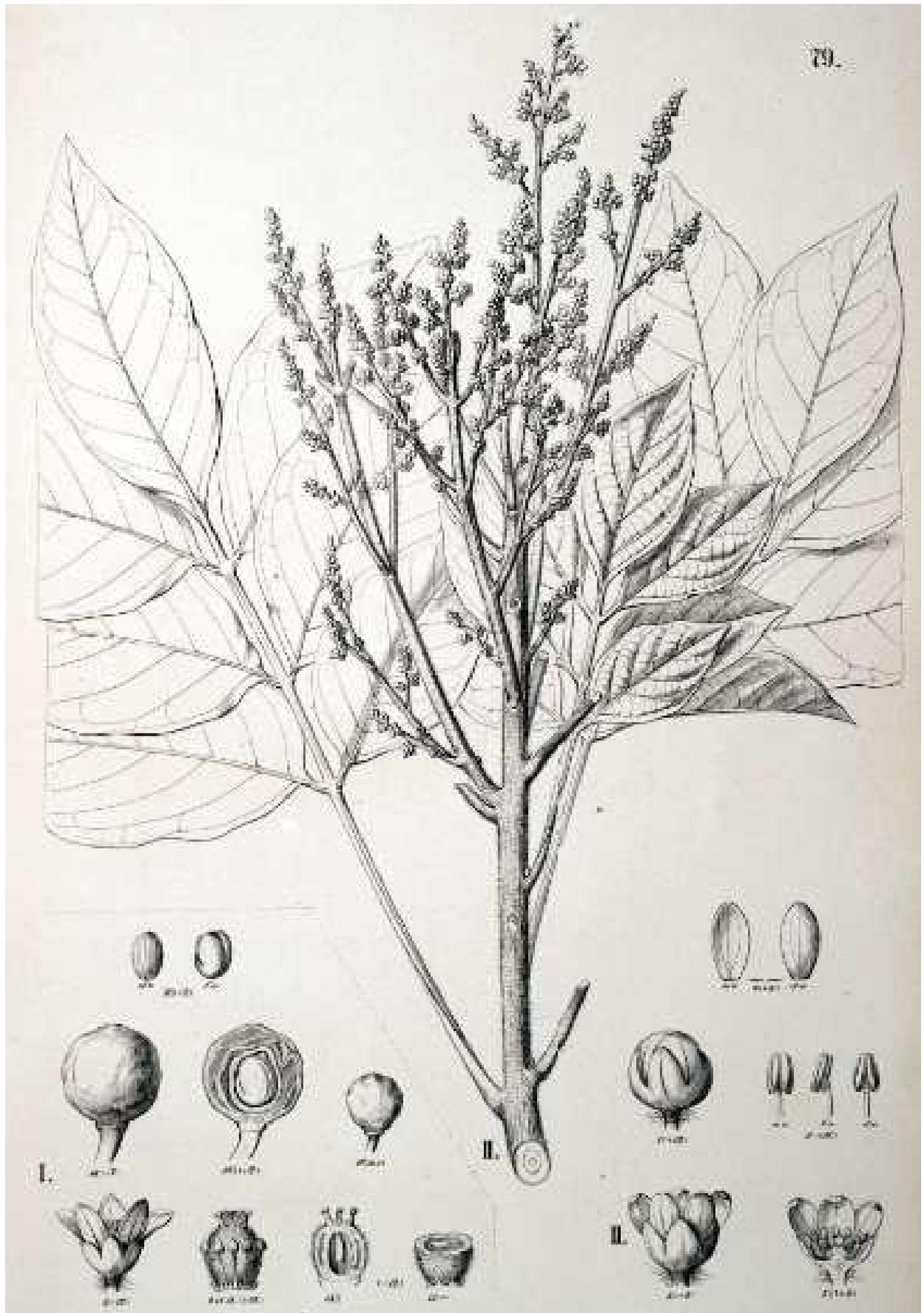
As Flores são unissexuais pequenas, amarelo-esverdeadas, em panículas terminais ou em axilares, florescendo durante os meses de agosto-setembro. As plantas masculinas apresentam maior número de flores por inflorescência e as femininas apresentam maior longevidade, provavelmente aumentando a possibilidade de polinização e conseqüentemente a produção de frutos (Lenza & Oliveira 2005).

*T. guianensis* é dependente de polinização por grande diversidade de insetos generalistas (Oliveira 1996) e tem dispersão zoocórica, principalmente por aves das famílias Columbidae, Tyrannidae, Muscicapidae e Emberizidae (Guimarães 2003). Os frutos são do tipo drupa elipsóide, verde a quase negros quando amadurecem, de janeiro a março. Santana *et al.* (2009) estudaram a morfologia de flores, frutos e sementes de *T. guianensis* e concluíram que a separação dos sexos nesta espécie pode ser relativamente recente e evoluída a partir da bissexualidade.

Boerger *et al.* (1998) estudaram alterações morfométricas em relação a altura do dossel para a espécie e observaram uma série de modificações como redução da área foliar, aumento da densidade estomática, da espessura total da folha e da cutícula e formação de uma nova camada de tecido paliádico dos adultos em relação a plântulas e jovens, como resultado da associação com fatores ambientais (temperatura, luz e umidade) que se diferenciam no gradiente vertical da floresta (Figura 2 e 3).

É uma espécie considerada de estágio sucessional avançando (Boerger *et al.* 2005), também considerada uma secundária inicial- tardia (Silva 2006). Sendo assim, *T. guianensis* cresce mais lento no início da vida, e nesta fase são tolerantes à sombra, mas posteriormente aceleram o crescimento em busca de luz no dossel das florestas.

Finalmente, *Tapirira guianensis* é frequentemente recomendada para reflorestamentos heterogêneos de áreas degradadas de preservação permanente (Vilela *et al.* 1993, Silva *et al.* 2004, Cardoso-Leite *et al.* 2004), graças ao fácil estabelecimento em ambientes úmidos e à produção de frutos comumente procurados pela fauna (Lorenzi 2002, Guimarães 2003).



**Figura 1.** Prancha de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), Sinonímia botânica: *Tapirira myriantha* Triana et Planch. extraída de “Flora Brasiliensis” (CRIA): <http://florabrasiliensis.cria.org.br/>



**Figura 2.** Fotografia de Parte de indivíduo adulto de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), da população de cerradão na Estação Ecológica de Assis, São Paulo.



**Figura 3.** Fotografia de plântulas e jovens de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), da população de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo.

## Referências Bibliográficas

- Barroso, G.M. (1991) **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. v.2. Imprensa Universitária, Viçosa.
- Boerger, M.R., Alves, L.C., Negrelle, R.R.B. (1998) Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da florestas. **Biotemas 11**: 27-38
- Cardoso-Leite, E., Covre, T.B., Ometto, R.G., Cavalcanti, D.C., Pagani, M.I. (2004) Fitossociologia e caracterização sucessional de um fragmento de mata ciliar, em RioClaro/SP, como subsídio à recuperação da área. **Revista do Instituto Florestal 16**: 31-41.
- Durigan, G., Baitelo, J.B., Franco, G.A.D.C., Siqueira, M.F. (2004) **Plantas do Cerrado Paulista: Imagens de uma paisagem ameaçada**. Páginas e Letras Editora e Gráfica.São Paulo. 475p.
- Guimarães, M.A. (2003) Frugivoria por aves em *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) na zona urbana do município de Araruama,estado do Rio de Janeiro, sudeste brasileiro. **Atualidades Ornitológicas 116**: 1-10.
- Lenza, E. and Oliveira, P.E. (2005) Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica 28**: 179-190.
- Lorenzi, H. (1992) **Árvores Brasileiras**, vol. 1. Editora Plantarum. Nova Odessa, São Paulo.

- Lorenzi, H. (2002) **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**, vol.1/ 4.ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum
- Oliveira, P.E. (1996) Dioecy in the Cerrado vegetation of Central Brasil. **Flora** **191**: 235-243.
- Oliveira-Filho, A. T.; Ratter, J. A. (1995) A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany** **52**: 141-194.
- Santana, W.M.S., Silva-Mann, R., Ferreira, R.A., Arrigoni-Blank, M.F., Blank, A.F., Poderoso, J.C.M. (2009) Morphology of fruits, flowers and seeds of pau-pombo (*Tapirira guianensis* Aublet. - Anacardiaceae) in São Cristóvão, SE, Brazil. **Scientia Florestalis** **37**: 47-54.
- Silva, M.; Siqueira, E. R. and Costa, J.L.S. (2004) Hidrólise de diacetato de fluoresceína como bioindicador da atividade microbológica de um solo submetido a reflorestamento. **Ciencia. Rural [online]** **34(5)**:1493-1496.
- Silva, C.R. (2006) Fitossociologia e avaliação da chuva de sementes em uma área de floresta alta de restinga, em Ilha Comprida, SP. Dissertação de mestrado. Ibot.
- Vilela, E.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Gavilanes, M.L. e Carvalho, D.A. (1993) Espécies de matas ciliares com potencial para estudos de revegetação do Alto Rio Grande, sul de Minas. **Revista Árvore** **17(2)**: 117-128.

### Introdução

As diferentes condições geográficas definem as variações macroclimáticas regionais e, conseqüentemente, são determinantes para os processos biológicos. Em um país de grandes proporções como o Brasil, muitas condições geográficas afetam a distribuição da vegetação, e tem papel importante na ocorrência da espécies, como: a Latitude, que está associada a disponibilidade de radiação solar e fotoperíodo; Altitude, associada a condições térmicas do local; continentalidade/oceanidade, associados à distância ou proximidade do mar, determinando menor amplitude térmica próxima ao mar do que nas localidades no interior do continente; massas de ar que contribuem para chegada de frente frias no litoral e, chuvas mais regulares no litoral do Estado; e orografia, responsável por formação de chuvas orográficas que chegam na Serra do Mar (BIOTA 2006). A dinâmica desses fatores pode determinar diferentes condições climáticas nas diferentes regiões estudadas (BIOTA 2006)

### Parque Estadual da Ilha do Cardoso / Floresta de Restinga

O Parque Estadual Ilha do Cardoso faz parte do complexo estuarino lagunar de Iguape-Cananéia-Paranaguá, está situado no extremo sul do litoral de São Paulo, no município de Cananéia (entre 25°03' - 25°18'S e 47°53' - 48°05'W) e possui uma área de aproximadamente 22.500 ha, correspondendo a maior ilha do Estado (Figura 6). A ilha foi transformada em Parque Estadual pelo Decreto 40.319, de 1962 (BIOTA 2006), constituindo-se como um dos principais remanescentes protegidos de Mata Atlântica.

Segundo a classificação de Köppen (1948), situa-se sob o clima Tropical Chuvoso de Floresta (Af) (Melo & Mantovani 1994) com elevada umidade relativa e

pluviosidade anual variando entre 1800 e 2000 mm. A temperatura varia de 19 °C a 27 °C, e a precipitação anual varia de 1800 a 2000 mm (Melo 2000). De acordo com BIOTA (2006), de um modo geral, pode-se classificar o clima dessa região como sendo Tropical Super-Úmido.

A área corresponde à Baixada Litorânea, onde os terrenos não ultrapassam 70 m do nível do mar, apresentam sedimentos terciários e sedimentos costeiros mais novos com correspondência com os compartimentos Iguape-Cananéia. O relevo da região é formado pelo extenso complexo de planícies de maré, praias e dunas, de sedimentos de origem associada à transgressão Cananéia (Pleistocênica) e Santos (Holocênica) (BIOTA 2006).

Muitos trabalhos sugerem a ocorrência de tectônica na configuração do litoral paulista, devido às características morfológicas distintivas na configuração atual da Planície Costeira, durante e após o pleistoceno, e que mostram erosão diferencial sobre as rochas e as variações do nível marinho durante o Quaternário (BIOTA 2006). Nesse período a ação do clima teve grande influência no desenvolvimento dos processos morfogenéticos, pedogenéticos e no estabelecimento da cobertura florestal, influenciando a distribuição geográfica e evolução da biodiversidade na região litorânea do sul-sudeste (BIOTA 2006). Em consequência desses processos, encontramos uma variedade nas formas de relevo dessa região: topografia montanhosa, na porção central, podendo atingir até 800m de altura (Ivanauskas 2001, Capretz 2004); planícies onde são descritos solos do tipo podzol hidromórfico; meias encostas e morros isolados com predomínio do Latossolo Vermelho-Amarelo-Orto (LV); e encostas mais acidentadas compostas por Podzol Vermelho-Amarelo com transição para Latossolo Vermelho-Amarelo (PVL) (Pfeifer *et al.* 1989).

As comunidades vegetais são muito diversas, apresentando variadas fisionomias vegetacionais de acordo com o substrato, a saber: campos de altitude, nos altos dos morros onde os solos são rasos e as rochas afloram; vegetação de dunas próxima à zona de influência da maré; floresta de restinga nos podzóis hidromórficos da planície litorânea; manguezais nos solos lodosos das várzeas dos rios periodicamente inundados por água salobra e Floresta Ombrófila Densa nos morros e morrotes residuais (BIOTA 2006, Barros *et al.* 1991).

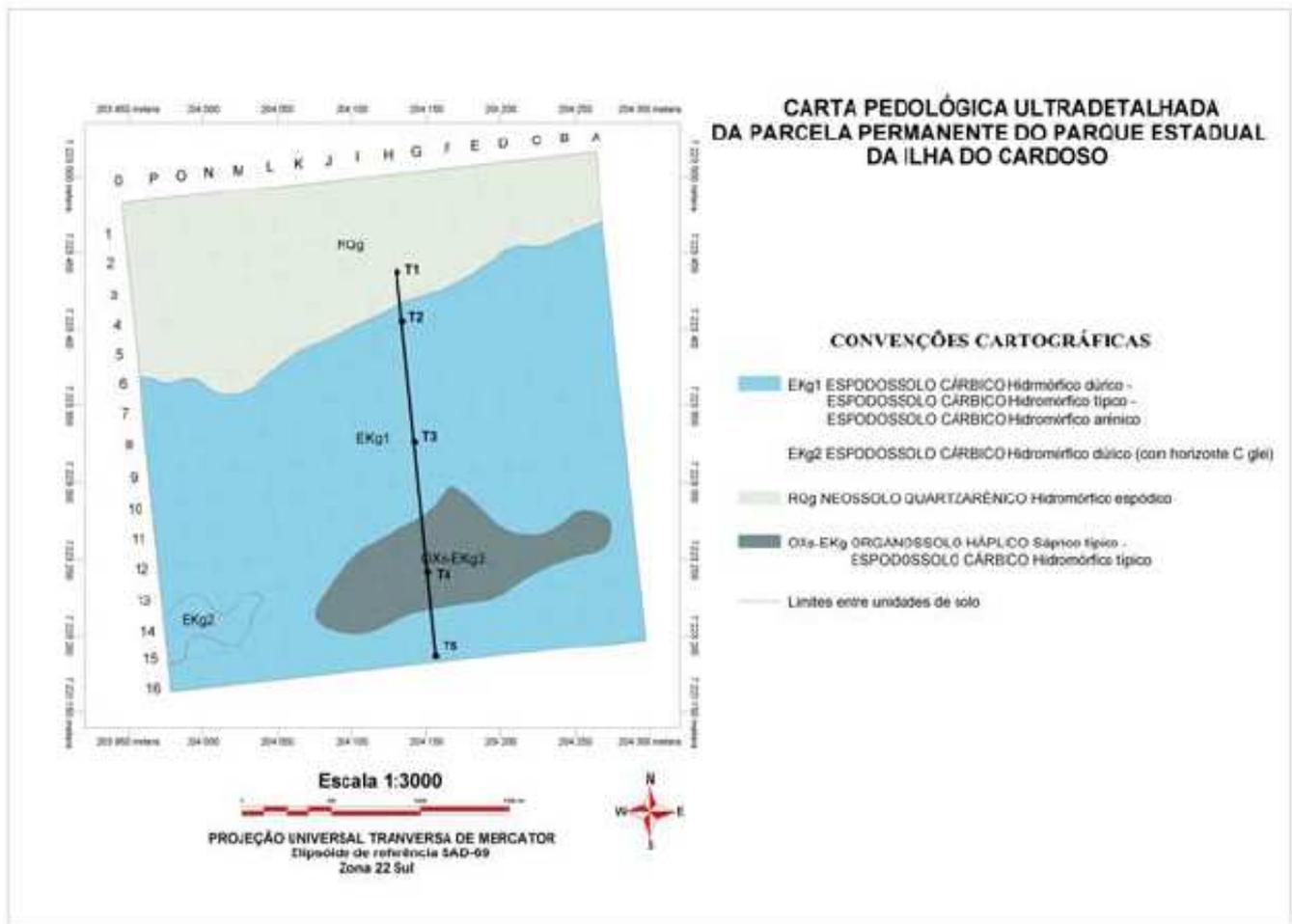
A vegetação de restinga está associada a presença de Espodossolos Ferrocarbico Hidromórfico, Gleissolo histico, Neossolos Quartzarênicos hidromórficos e Organossolos (Gomes & Vidal-Torrado 2005), sobre sedimentos marinhos quaternários compostos por areias quartzosas finas, micáceas, com restos de conchas. Esses sedimentos formam cordões regressivos entremeados por areias argilosas ricas em matéria orgânica nas depressões intercordões (BIOTA 2006).

Neste contexto, a área de estudo da Parcela Permanente da Ilha do Cardoso está implantada em solos associados às planícies marinhas planas ou pouco ondulados, formados por cordões baixos e por depressões intercordões parcialmente alagadas (BIOTA 2006). A área é muito heterogênea, intercalando área de várzea e floresta paludosa. Há uma distribuição dos solos segundo variação da topografia da parcela, onde mais ao norte, próxima a planície de maré, mais baixa e alagada, ocorre o Neossolo Quarzoarênico hidromórficos e mais para o interior da parcela, os solos hidromórficos com maior desenvolvimento de horizonte de eluviação (BIOTA 2006). Assim, quanto mais próximo do mar mais difícil é o processo de drenagem de água no solo, evidenciando que esses sedimentos são mais jovens que no interior da parcela, resultantes do caráter regressivo do mar nos últimos 5.000 anos (BIOTA 2006).

Os ambientes de restinga são recentes do ponto de vista geológico, apresentando idade estimada de 8 mil anos (Sampaio et al. 2004) e está associado a vegetação da Floresta Ombrófila Densa. A Floresta de restinga é representada por um conjunto diversificado de vegetações, que refletem as condições de solo, que por sua vez são influenciadas por salinidade, mobilidade do substrato, topografia e profundidade do lençol freático. Nos locais de deposição mais antiga de sedimentos na restinga, o solo rico em matéria orgânica favorece a formação de vegetação arbórea bem estruturada, com dossel alto, variando de 12 a 30m (BIOTA 2006).

A flora da área da parcela permanente da Floresta de Restinga é composta predominantemente por Myrtaceae (25 espécies), Lauraceae (16 espécies), Myrsinaceae, Arecaceae e Euphorbiaceae (5 espécies cada) (BIOTA 2006). Além de *Euterpe edulis* (Arecaceae), são abundantes indivíduos de *Xylopia langsdorffiana* (Annonaceae), *Amaioua intermedia* (Rubiaceae), *Schefflera angustissima* (Araliaceae), *Andira anthelmia* (Fabaceae), *Ocotea pulchella* (Lauraceae), *Ternstroemia brasiliensis* (Theaceae), *Pera glabrata* (Euphorbiaceae) e *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) (BIOTA 2006).

As parcelas amostradas no presente estudo, apresentam solos do tipo Neossolos Quartzarênicos (RQg), Espodossolos Cárbicos Hidromórfico (EKg1) e Organossolos Háplicos (Oxs-Ekg) e seguem um gradiente do norte, próximo a região sobre influência do canal até o interior, próximo ao limite com floresta ombrófila. Das 50 parcelas amostradas, 20 correspondem ao solo do tipo Neossolos Quartzarênicos (RQg); 22 ao tipo Espodossolos Cárbicos Hidromórfico (EKg1) e 8 estão em Organossolos Háplicos (Oxs-Ekg) (Figura 4).



**Figura 4.** Carta pedológica da Parcela Permanente do Parque Estadual Ilha do Cardoso, onde estão distribuídas aleatoriamente 50 parcelas do presente estudo. **Fonte:** BIOTA 2006. Disponível em: <http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>

### **Estação Ecológica de Assis / Savana Florestada (Cerradão)**

A Estação Ecológica de Assis localiza-se no centro-oeste do Estado de São Paulo, no município de Assis (entre 22°33'- 22°36'S e 50°23'-50°22'W), no chamado Médio vale do Paranapanema. Foi oficialmente, criada em 1992, inicialmente com área de 1.312,38 há, pelo Decreto Estadual 35.697, de 21 de setembro de 1992), e posteriormente em 2002,

ampliada para 1.760, 64 ha, pelo Decreto Estadual 47.097, a pedido da administração da Floresta Estadual de Assis (Figura 6).

Segundo a classificação de Köppen, o clima é temperado chuvoso e quente (Cwa), verão quente, chuvas de verão, sendo a precipitação em torno de 1400 mm anuais concentradas no verão, com temperaturas médias mensais oscilando entre 18,7°C e 25,2°C e inverno seco de maio a agosto . A região é isenta da oceanidade, predominando o efeito da continentalidade, o que associado à diminuição das chuvas durante o inverno, impõe uma disponibilidade de horas de insolação bem acima dos valores registrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (BIOTA 2006), onde a insolação chega a uma média anual de 6,3 horas por dia. Além disso, de acordo com Brando & Durigan (2004) podem ocorrer geadas esporádicas. Ainda, a região não apresenta redução do regime de chuva, porém, apresenta uma estação seca bem definida (BIOTA 2006). O período de excesso hídrico ocorre de dezembro a março, enquanto a redução hídrica ocorrem de abril a setembro (BIOTA 2006). Também são relatados períodos de estiagem mais prolongada, com deficiências hídricas acima dos índices normais (BIOTA 2006).

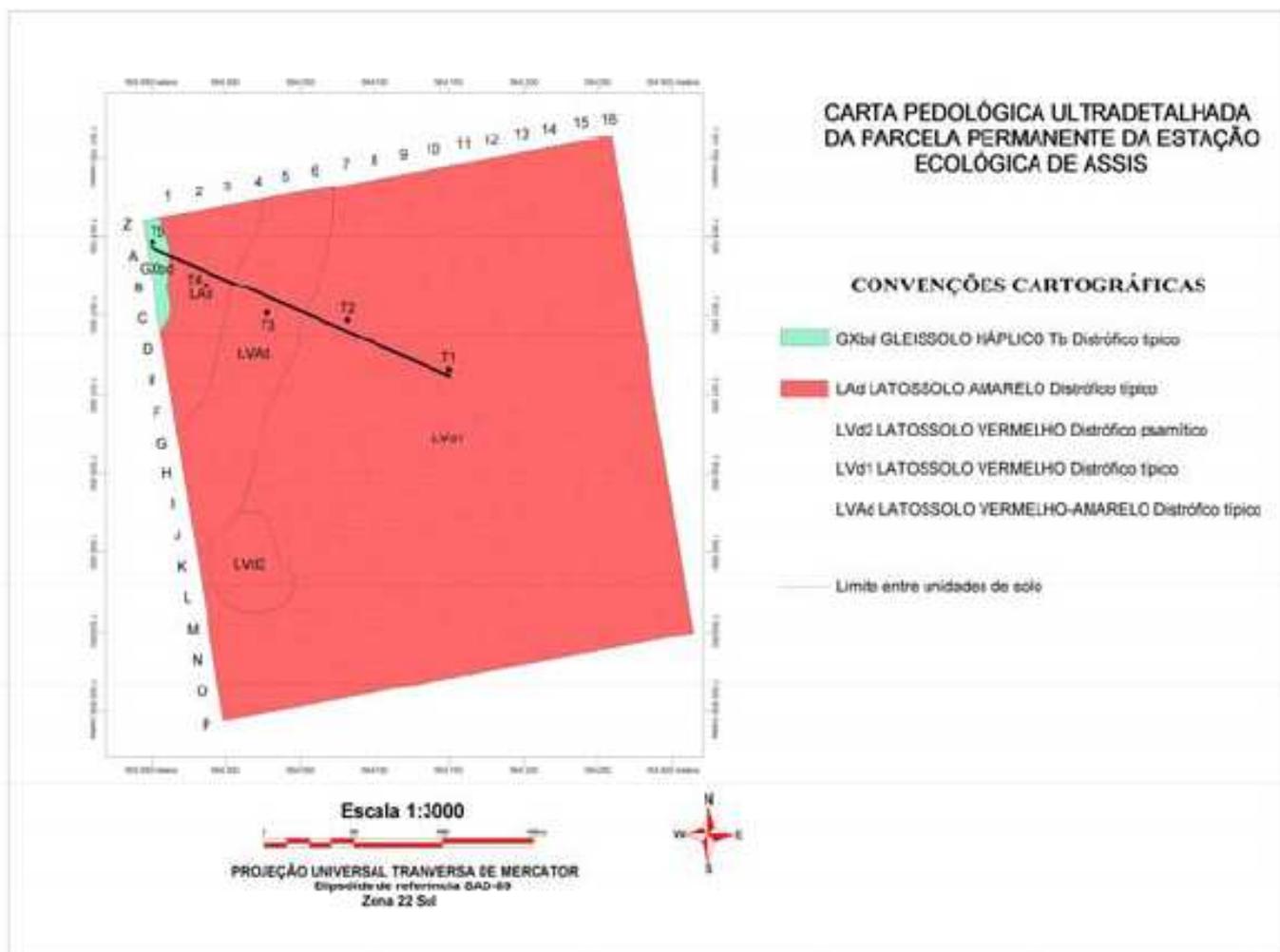
A Estação Ecológica de Assis faz parte do Planalto Ocidental, na área de influência do Planalto de Marília, de relevo com topos convexos ao longo do rio Paranapanema (BIOTA 2006). Assim, o relevo dessa área é constituído por espessas coberturas arenosas e argilo-arenosas terciárias e por basaltos. Apresenta altitudes de 600 a 400 m configuradas pelas colinas amplas do aplanamento inferior e colinas amplas com vales encaixados, que se diferenciam pelo tipo de substrato rochoso, pelo solo e comportamento da água no solo (BIOTA 2006). Além disso, nessa área ainda ocorrem planícies de inundação, estreitas e descontínuas.

As características dessas unidades de relevo apresentam relação direta com a distribuição da vegetação (BIOTA 2006). A vegetação da Estação Ecológica é composta por manchas de Cerrado *sensu stricto* e Cerrado lato-sensu com predomínio de cerradão (Kronka 1998), onde a Parcela Permanente da Estação Ecológica de Assis foi instalada.

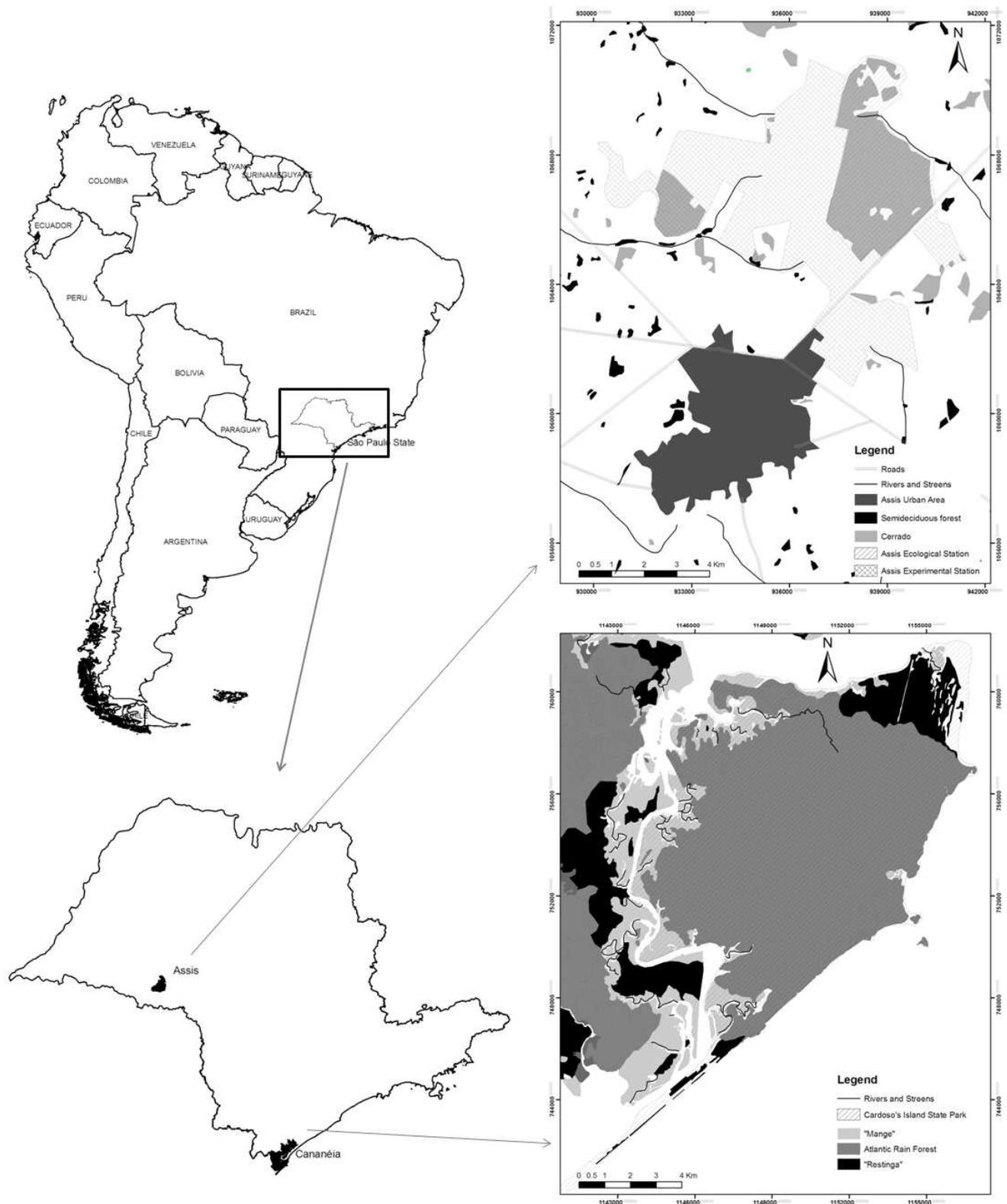
A vegetação da área que corresponde à parcela permanente de cerradão, é descrita pelos autores como cerradão maduro, estrato arbóreo contínuo, com altura do dossel de 12m (BIOTA 2006). A flora da área da parcela permanente do Cerradão é composta predominantemente por Myrtaceae com 16 espécies, Fabaceae (7), Lauraceae (6) e Euphorbiaceae, Mimosaceae e Vochysiaceae, com cinco espécies cada (BIOTA 2006). Considerando-se o número de indivíduos são abundantes indivíduos de *Copaifera langsdorffii* (Copaíba ou Pau d'óleo), *Vochysia tucanorum* (Tucaneiro ou Pau de tucano), *Myrcia guianensis* e *Myrcia multiflora*, *Xylopia aromatica* (Annonaceae), *Ocotea corymbosa* (Lauraceae) e *Machaerium acutifolium* (Fabaceae) (BIOTA 2006).

Na Estação ocorrem três tipos de solo: Latossolo Vermelho-Escuro álico, A moderado, textura média (LEd); Podzólico Vermelho-Amarelo Eutrófico abrupto, A moderado, textura arenosa média (PV-2); e Areia Quartzosa Hidromórfica (AQ). O relevo é suave-ondulado. As parcelas amostradas no presente estudo, apresentam solos do tipo Gleiossolo Háptico Distrófico Típico (Gxbd), Latossolo Vermelho Distrófico Típico (LVd1), Latossolo Amarelo Distrófico Típico (LAd), Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico Típico (LVAd) e Latossolo Vermelho Distrófico psamítico (LVd2). Das 50 parcelas amostradas, 1 apresenta solo do tipo Gleiossolo Háptico Distrófico Típico; 2 apresentam Latossolo Amarelo Distrófico Típico; 38 estão sobre o tipo Latossolo Vermelho Distrófico Típico; 6 são do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo

Distrófico Típico e 3 em Latossolo Vermelho Distrófico psamítico. As parcelas da área do cerrado apresentam grande homogeneidade (BIOTA) (Figura 5).



**Figura 5.** Carta pedológica da Parcela Permanente da Estação Ecológica de Assis onde foram distribuídas aleatoriamente 50 parcelas do presente estudo. **Fonte:** BIOTA 2006. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>



**Figura 6.** Mapa das Áreas de Estudo: Estação Ecológica de Assis, lado superior direito; e Parque Estadual Ilha do Cardoso, lado inferior direito.

## Referências Bibliográficas

- Barros F., Melo M.M.R.F, Chiea S.A.C., Kirizawa M., Wanderley M.G.L., Jung-Mendaçolli S.L. (1991) Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. *In Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso* (M.M.R.F. Melo, F. Barros, M.G.L. Wanderley, M. Kirizawa, S.L. Jung-Mendaçolli, & S.A.C. Chiea, eds.). Instituto de Botânica, São Paulo 1: 1-184.
- Biota (2006)-PARCELAS PERMANENTES BIOTA FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto de Parcelas Permanentes – Parte II: Fatores Abióticos.** Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em 2008, 2009, 2010.
- Biota (2006)-PARCELAS PERMANENTES BIOTA FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto de Parcelas Permanentes – Parte III: A Vegetação.** Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em 2008, 2009, 2010.
- Brando P.M., Durigan G. (2004) Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). *Plant Ecology* **175**:205-215.
- Gomes, F.H. & Vidal-Torrado, P. (2005) Mapa ultradetalhado de solos da parcela sob restinga do projeto "parcelas permanentes" do BIOTA. In: Simpósio Interno do Projeto: DIVERSIDADE, DINÂMICA E CONSERVAÇÃO EM FLORESTAS DE SÃO PAULO: 40 HA DE PARCELAS PERMANENTES, 3. Resumos. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz.
- Kronka, F. J. N. (1998) *Áreas de Domínio do cerrado no Estado de São Paulo*. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente
- Köppen W. (1948) Climatologia. Fondo de Cultural Econômica, México.

- Melo M.R.F, Mantovani W. (1994) Composição florística e estrutura fitossociológica da mata atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica 9**: 107-158.
- Melo M.R.F., Mantovani W. (1994) Composição florística e estrutura fitossociológica da mata atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica 9**: 107-158.
- Melo, M.M.R.F. (2000) Demografia de árvores em floresta pluvial tropical Atlântica, Ilha do Cardoso, SP, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Pfeifer R.M., Noffs M. e Silva D.A (1989) Correlação de características do meio biofísico do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. **Revista do Instituto Florestal 1**: 39-49.
- Rizzini, C.T. (1997) **Tratado de Fitogeografia do Brasil**. Âmbito cultural Edições. São Paulo. 747p.
- Sampaio, D. (2004) Levantamento das espécies arbóreas de uma parcela permanente em floresta de restinga do parque estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia São Paulo. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. 161 p.

### **RELAÇÕES ENTRE AMBIENTE E FENÓTIPOS POPULACIONAIS DE TAPIRIRA GUIANENSIS AUBL. (ANACARDIACEAE) EM ECOSISTEMAS DE RESTINGA E CERRADÃO NO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

#### **Introdução**

A noção de que plantas podem responder morfológicamente a mudanças ambientais tem uma longa tradição (Schlichting 1986, Callaway *et al.* 2003). As relações entre o ambiente e o fenótipo de um indivíduo ou grupo de indivíduos, podem levar a importantes variações comportamentais, fisiológicas, morfológicas ou de história de vida nos indivíduos de uma espécie (Miner *et al.* 2005). Por sua vez, a produção de múltiplos fenótipos de um mesmo genótipo dependendo das condições ambientais, designada como plasticidade fenotípica, permite também interações entre organismos e seu meio biótico e abiótico (Miner *et al.* 2005, Scarano 2009), especialmente em ambientes adversos (Jiménez-Ambriz *et al.* 2006, Dechamps *et al.* 2006).

A plasticidade fenotípica, focando interações de organismos com seu ambiente, tem sido estudada a partir de fatores abióticos, como clima, tipo e toxicidade do solo, intensidade de vento (Emery 1994, Jiménez-Ambriz *et al.* 2006), e de fatores bióticos e ecológicos da resposta fenotípica, como variação na herbivoria e na influência dos vizinhos (Callaway *et al.* 2003). Miner *et al.* (2005) relatam o caso de plantas que alteram o crescimento de suas raízes em resposta a diferentes concentrações de nutrientes, maximizando o alcance de nutrientes essenciais em solos heterogêneos. Por outro lado, Emery *et al.* (1994) estudaram plasticidade fenotípica na ação do etileno na

elongação de internós por crescimento vegetativo em populações de *Stellaria longipes* Goldie. de ambiente alpino e de pradaria, contrastantes para o fator vento. Ainda, a plasticidade foi tratada em efeitos indiretos como habilidade de construção de nichos, através do alongamento de internós de ramos como resposta ao sombreamento por plantas vizinhas (Miner *et al.* 2005) ou em interações indiretas como densidade de dispersão de sementes dependente da densidade de coespecíficos, relatada para a espécie *Arabidopsis thaliana*, (Donohue 2005). Portanto, a plasticidade fenotípica pode afetar todos os níveis de organização ecológica através de efeitos nas interações diretas e indiretas entre espécies, na estrutura da comunidade e nos parâmetros demográficos das espécies (Miner *et al.* 2005).

Apesar do aumento do fitness individual significar uma desvantagem para a otimização da população nos sistemas produtivos (Weiner 2004), a plasticidade fenotípica pode afetar todos os níveis da organização ecológica, pelas consequências directas e indirectas de espécies, estrutura da comunidade e os parâmetros demográficos da população. Vários autores (Arista 1995, Nascimento *et al.* 1997, Hay 2001, Silva Matos & Bovi 2002) consideram a forma em "J invertido", como a estrutura de uma população estável, com potencial de recrutamento constante, devido ao elevado número de plântulas. Além disso, para uma caracterização mais refinada de estabilidade da população é recomendada uma análise de distribuição dos indivíduos com base na espécie de história de vida, de forma mais próxima possível das características ontogenéticas, o que pode auxiliar no entendimento das estratégias evolutivas das espécies em determinadas condições ambientais (Hallé *et al.* 1978). Assim, estudos sobre plasticidade em nível populacional podem oferecer informações sobre a estabilidade de populações diferentes (Silva Matos & Watkinson 1998), e revelar

processos relacionados a respostas de fenótipos frente a variação ambiental, sendo também uma forma de avaliar sua vulnerabilidade (Hutchings 1997, Silva Matos & Watkinson 1998, Silva Matos *et al.* 1999).

A arquitetura da planta depende do equilíbrio entre os processos de crescimento endógeno e contraste exógeno exercido pelo ambiente. Assim, a história de vida e análise arquitetural pode auxiliar a identificar e compreender os processos de crescimento endógeno e a separá-los da plasticidade de sua expressão resultante de influências externas (Barthélémy & Caraglio 2007). Portanto, os estudos comparativos em diferentes ambientes de populações de uma espécie podem revelar características do padrão de crescimento das espécies (Begon *et al.* 2007) ou estratégias de crescimento resultantes da plasticidade pela “reaction norm”,. Assim, eles são uma forma de compreender o comportamento de um nicho espécie, típica espécie de ampla distribuição e que, aparentemente, apresenta características de variações morfológicas em suas áreas de ocorrência, nem sempre ligadas à área e ao clima (White, 1962)

Dadas as características *T. guianensis* e as peculiaridades de diferentes ecossistemas brasileiros, o objetivo deste estudo foi identificar as características de plasticidade fenotípica nas populações de *T. guianensis* relacionadas aos diferentes ecossistemas, como restinga, localizada na Ilha do Cardoso State Park, e cerrado (mata de cerrado), na Estação Ecológica de Assis. Nossa principal hipótese é que a prevalência da plasticidade fenotípica em *T. guianensis*, através das variações na estratégia de crescimento e na alocação de recursos, será refletido na forma de estrutura da população.

Para isso, pretendemos responder às seguintes perguntas: (1) Qual modelo arquitetural, daqueles propostos por Hallé *et al.* (1978), é mais adequado para *T. guianensis*? (2) As

relações alométricas de *T. guianensis* diferem entre as áreas? (4) Considerando a ampla distribuição de *T. guianensis*, as populações da restinga e cerrado diferem em abundância e estrutura?

## **Material e Métodos**

### *Método de Análise*

Desenvolvemos este estudo nas áreas do projeto Parcelas Permanentes, inserido no Programa de Pesquisas em Caracterização, Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade do Estado de São Paulo, (BIOTA/FAPESP). Nos ecossistemas de restinga e cerrado, sorteamos 50 parcelas de 20m x20m por ambiente (totalizando uma área de 2 ha em cada fitofisionomia estudada) dentro das quais identificamos todos os indivíduos de *T. guianensis* com plaquetas numeradas e medimos seu diâmetro (no nível do solo e do peito) e altura total em um período de 2 anos (2008-2010), em intervalos trimestrais para medição de jovens e intervalos anuais para medição dos adultos.

De acordo com a chave de identificação de 23 modelos arquiteturais propostos por Hallé *et al.* (1978), por meio de comparações com características registradas em campo e com bibliografia disponível sobre a espécie, identificamos o modelo arquitetural de *T. guianensis*, e caracterizamos os indivíduos em estádios ontogenéticos.

Além disso, a fim de verificar as diferenças nas relações alométricas de duas populações, aplicou-se análise de covariância (ANCOVA), e teste de Sidak a posterior para comparações múltiplas entre as linhas, usando SPSS V13 (Zar 1999).

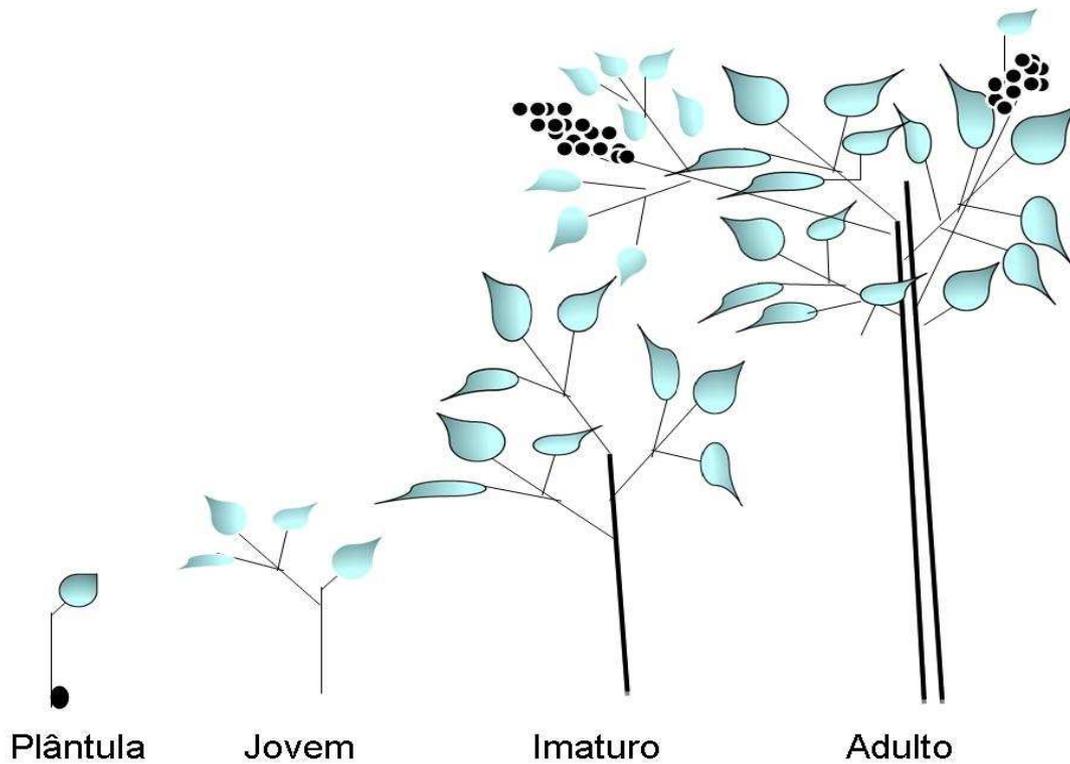
Para avaliar o efeito da plasticidade em nível da população, foi comparada a estrutura das populações de *T. guianensis*, à partir da distribuição de indivíduos segundo seu estágio ontogenético, em diferentes ambientes, utilizando o teste t (Zar 1999).

## Resultados

### *Arquitetura de T. Guianensis e Estádios Ontogenéticos*

De acordo com metodologia proposta por Hallé *et al.* (1978), a espécie *T. guianensis* foi caracterizada de acordo com o Modelo de Troll, cujos indivíduos apresentam desenvolvimento de eixo simpodial plagiotrópico, porém, com frequente desenvolvimento, de um eixo ortotrópico nas fases de plântula e juvenil, perdido após a transmissão do eixo. Neste caso, o segmento ortotrópico é evidente em eixos epicotiledonares, podendo ser reconhecido de 15 a 30 cm de comprimento e com até 10 folhas, incluindo o cotilédone. As inflorescências são terminais, e o crescimento é simpodial em direção a periferia da copa.

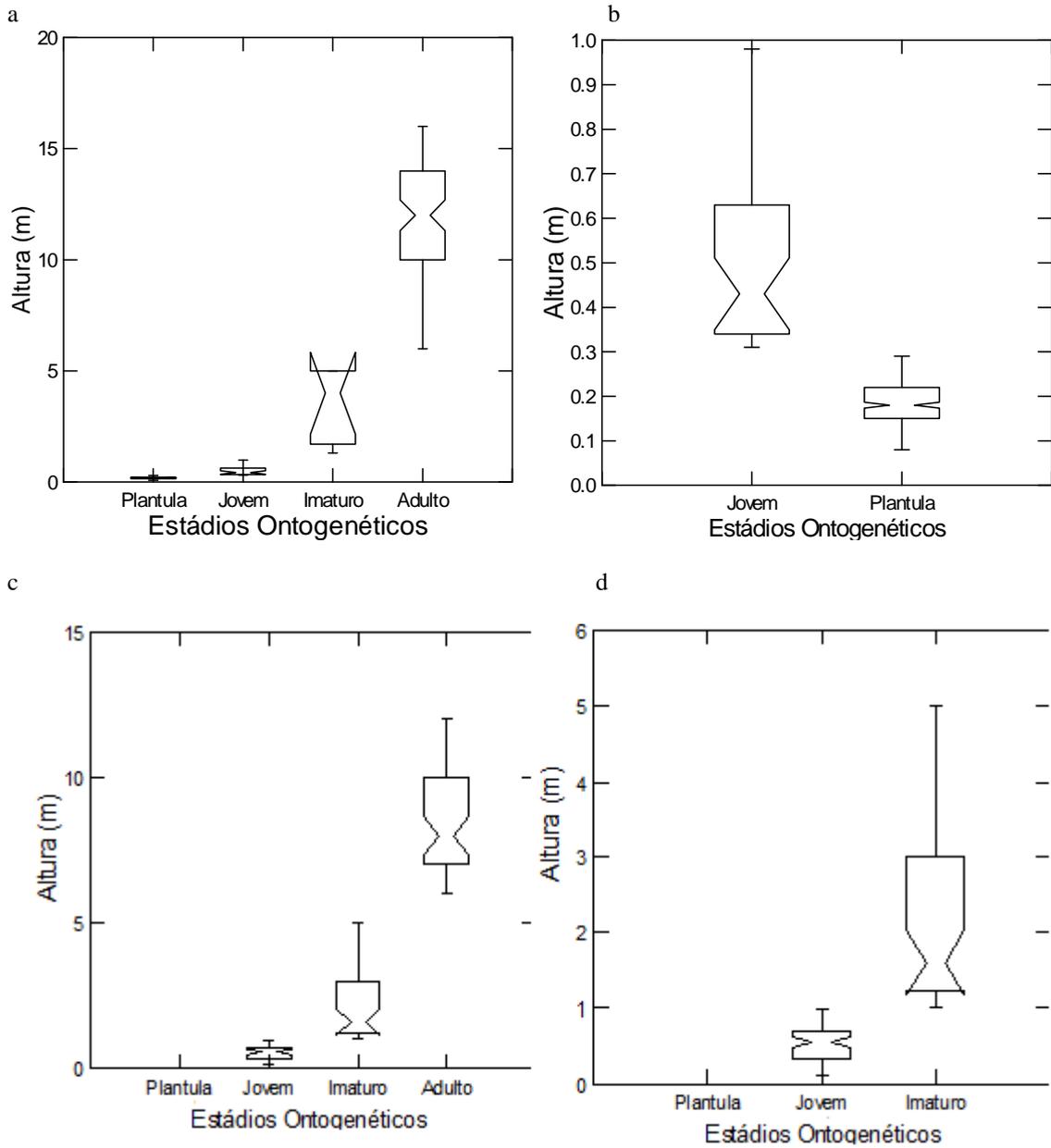
Podemos classificar os indivíduos das populações de *T. guianensis* em 4 estádios ontogenéticos (Figura 9), denominados: *Plântula*, indivíduos apresentando coletilédones ou eixos epicotiledonares ortotrópicos com comprimento de 0,08 a 0,30m de altura e folhas simples; *Juvenil*, indivíduos que superaram a condição de eixo ortotrópico e apresentam eixo plagiotrópico, folhas compostas com terminação imparipinada, que permanecem ao longo do desenvolvimento e altura variando de 0,31 a 1m; *Imaturo*, indivíduos com mais de 10 folhas, normalmente não reprodutivos e altura variando de 1,01 a 5m; e *Adultos*, arquitetura constituída por superposição continuada, através de um eixo principal, ramos da parte proximal ereta com folhas perdidas secundariamente e ramos laterais não eretos, normalmente indivíduos reprodutivos com inflorescências terminais e axilares, grande número de folhas e os indivíduos apresentando altura a partir de 5,5 m.



**Figura 9.** Esquema de estádios ontogenéticos atribuídos para *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae)

#### *Análise Alométrica*

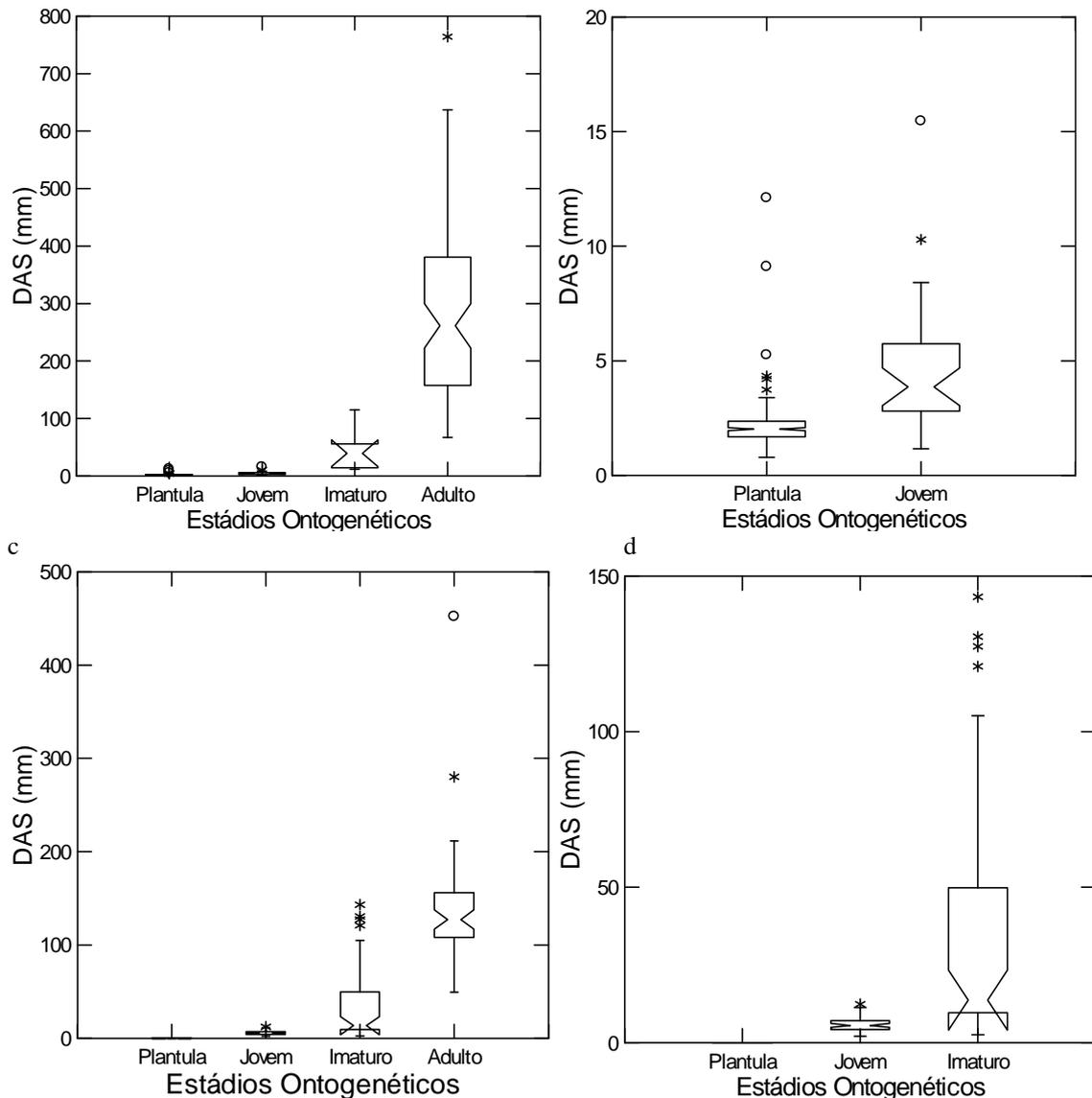
O tamanho em altura e diâmetro dos indivíduos aumentou progressivamente de acordo o desenvolvimento ontogenético, ou seja, o estágio jovem foi maior que plântula e assim sucessivamente (Figura 10 e Figura 11) nas duas áreas.



**Figura 10.** a,b : Box-plot da altura (m) por estágio ontogenético para população de *Tapirira guianensis* do Parque Estadual Ilha do Cardoso. c,d: Box-plot da Altura(m) por estágio ontogenético para população de *Tapirira guianensis* da Estação Ecológica de Assis. As barras verticais indicam a amplitude total da distribuição, as barras horizontais indicam os limites superiores e inferiores, o maior estreitamento do box indica a mediana e a região ao redor da mediana indica o intervalo de confiança de 95%.

a

b



**Figura 11.** a,b: Box-plot do diâmetro na altura do solo (mm) por estágio ontogenético para população de *Tapirira guianensis* do Parque Estadual Ilha do Cardoso. c,d: Box-plot do diâmetro na altura do solo (mm) por estágio ontogenético para população de *Tapirira guianensis* da Estação Ecológica de Assis. As barras verticais indicam a amplitude total da distribuição, as barras horizontais indicam os limites superiores e inferiores, o maior estreitamento do box indica a mediana e a região ao redor da mediana indica o intervalo de confiança de 95%.

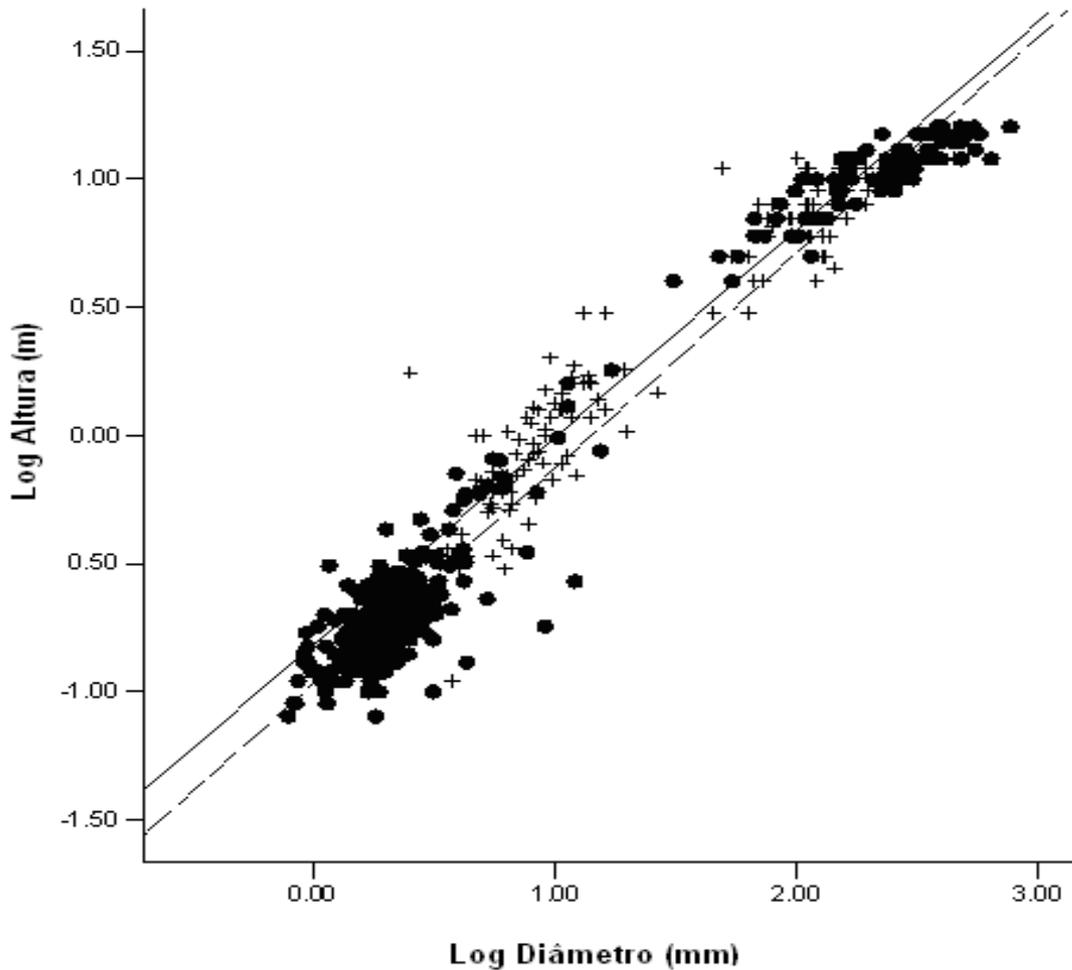
Os diagramas box-plot, que representam o tamanho dos indivíduos de *T. guianensis* por estádios ontogenéticos indicam maior altura e diâmetro médio de indivíduos da população de restinga, com exceção da fase jovem (respectivamente,

Figura 2 e Figura 3). Assim, os juvenis na população cerradão apresentam maior tamanho médio, altura e diâmetro, em relação aos jovens da população restinga.

Foi encontrado elevado coeficiente de determinação da relação alométrica entre o diâmetro e a altura, para ambas as populações, tanto da restinga ( $R^2 = 0,97$ ) quanto do cerradão ( $R^2 = 0,90$ ) (Figura 4, Tabela 1). No entanto, as relações alométricas entre altura e diâmetro encontradas para as populações dos dois ecossistemas foram diferentes, sendo as inclinações significativamente diferentes entre si (ANCOVA,  $F = 35,69$ ,  $p = 0,0001$ ). A população de restinga apresentou o menor angular b "coeficiente" (Figura 4, Tabela 1).

**Tabela 1.** Parâmetros das regressões lineares  $\log_{10}$  diâmetro (DAS) (mm) e  $\log_{10}$  altura (m) para populações de *Tapirira guianensis* no Parque Estadual Ilha do Cardoso e na Estação Ecológica de Assis. N= Número de indivíduos, a= Intercepto, b= coeficiente angular,  $R^2$  = Coeficiente de determinação e p= significância das regressões.

Área	N	a	b	$R^2$	p
PEIC	419	-0.9707	0.8422	0.969	0.0001
EEA	145	-0.8163	0.8096	0.908	0.0001



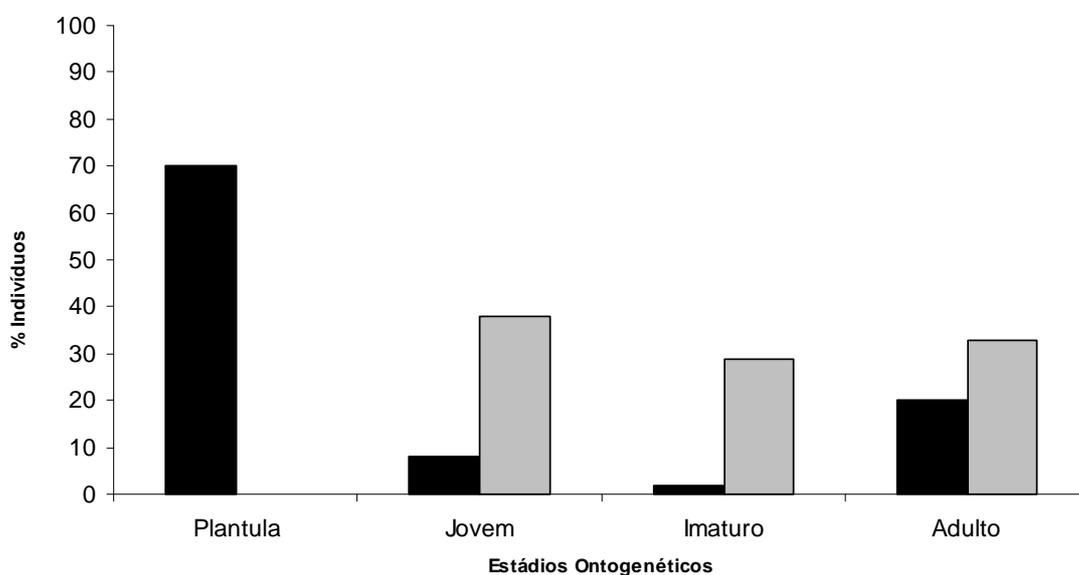
**Figura 12.** Gráfico representando regressões lineares entre Log diâmetro (mm) e Log altura (m) para populações de *Tapirira guianensis* no Parque Estadual Ilha do Cardoso, linha pontilhada e na Estação Ecológica de Assis, linha contínua.

#### *Estrutura das populações de T. guianensis*

Encontramos diferenças significativas na densidade de *T. guianensis*, entre o ambiente de restinga (210/ha) e de cerradão (73/ha) (t-Test,  $t = -2.170$ ,  $p = 0.032$ ).

Diagramas de estrutura populacional são mostrados para cada um dos locais estudados (Figura 5). Para comparar os locais, estádios ontogenéticos são usados e a densidade absoluta das indivíduos. Somente a população de restinga mostrou uma curva típica curva de “J-invertido”, com muitos indivíduos na fase de plântula e poucos adultos. A população de *T. guianensis* do cerradão apresentou a situação inversa: mais

indivíduos adultos e poucos indivíduos nos estágios iniciais. Além da diferença na distribuição de plântulas, também foram encontradas diferenças de distribuição de imaturos (t-teste,  $t = 4,24$ ,  $p < 0,001$ ) e adultos (teste t,  $t = -2,52$ ,  $p < 0,01$ ) entre as populações. Porém, não foi encontrada diferença para a distribuição dos indivíduos na fase jovem das duas populações (t-teste,  $t = 1,27$ ,  $p = 0,20$ )



**Figura 5.** Densidade relativa de indivíduos de *Tapirira guianensis* Aubl.(Anacardiaceae) por estádios ontogenéticos no Parque Estadual Ilha do Cardoso (barras escuras) e na Estação Ecológica de Assis (barras claras).

## Discussão

### *Modelo Arquitetural e Relações Alométricas*

A arquitetura de *T. guianensis* pode estar relacionado com o modelo de Troll, cuja estratégia de crescimento também é encontrada com mais frequência para as espécies florestais, tolerantes à sombra (Halle *et al.* 1978, Sterck & Bongers 1998, King 1998,

Millet *et al.* 1998, Kammesheidt 2000). Este modelo de grande plasticidade indica que o desenvolvimento dos ramos se adequam às condições ambientais: se a condição geral da plagiotropia associa-se com a estratégia reprodutiva e fotossintética alta, prevista para as plantas sombreadas, ou expressa a condição de eixo ortotrópico ligado à construção da esqueleto vegetal e exploração do espaço vertical por indivíduos no estágio de plântula (Barthélémy e Caraglio 2007).

Assim, podemos considerar que a revisão de arquitetura para a população de *T. guianensis* mostra a predominância de processos endógenos de crescimento para a população de restinga, que tem o desenvolvimento ortotrópico na fase de plântula, a fim de otimizar a construção do esqueleto e exploração do sub-bosque, e tem o desenvolvimento plagiotrópicos em fases posteriores, como estratégia para otimizar os processos de fotossíntese e reprodutiva, após a sua fase de constituição. Por outro lado, a população de cerradão apresentou uma condição plagiotrópica inicial para o desenvolvimento do eixo. Neste caso, de acordo com a estratégia do modelo de Troll, é provável a ocorrência de uma passagem fugaz de plântulas, apresentando eixo ortotrópico para um estágio juvenil com o eixo plagiotrópicos, como resultado da expressão da plasticidade face às condições ambientais desfavoráveis (Halle *et al.* 1978). Assim, o desenvolvimento precoce de plagiotropia pelos indivíduos de *T. guianensis* do cerradão, provavelmente permite uma melhor chance de resistência aos limites deste ambiente de solos profundos e secas periódicas (Brando & Durigan) para uma planta desta espécie.

A classificação por estádios ontogenéticos, pode indicar propriedades ecológicas das plantas em um dado momento de sua história de vida, de acordo com o uso diferencial de recursos ambientais (Gatsuk 1980). Nesse sentido, a ausência de plantas

com características de plântulas no cerradão, pode eventualmente ser explicado por uma maior alocação de recursos para o rápido crescimento e desenvolvimento do eixo plagiotrópico, ultrapassando limites do estado ortotropia de mudas em um ambiente adverso.

Nossos resultados indicam uma tendência de maior tamanho médio, de diâmetro e altura, para indivíduos de *T. guianensis* da população de restinga em relação aos indivíduos da população de cerradão, o que pode ocorrer devido ao aumento da alocação de recursos na formação do esqueleto e crescimento das plantas na restinga, seguindo o padrão de crescimento de plantas típicas de florestas tropicais, em situação de competição por luz e recursos (Weiner & Thomas 1992, Hutchings 1998). No entanto, para a população de cerradão foi encontrado maior tamanho médio, em diâmetro e altura dos indivíduos, no estado jovem em relação aos indivíduos jovens da população restinga. Esta condição pode ser interpretada como um resultado da plasticidade fenotípica da população cerradão, que apresenta maior alocação de recursos nesta fase determinada de sua história de vida, após a rápida transformação do eixo plagiotrópico, assegurando uma maior eficiência dos processos fotossintéticos ((Barthélémy & Caraglio 2007).

Foi encontrado elevado coeficiente de determinação da relação alométrica entre o diâmetro e a altura, para ambas as populações. No entanto, as relações alométricas entre altura e diâmetro encontrado para as populações dos dois ecossistemas foram diferentes. A população de Restinga apresentou o menor coeficiente angular. Segundo Barthélémy e Caraglio (2007), as plantas são organismos modulares que desenvolvem a partir de entidades elementares de botânica dimensional cuja morfologia e função são estabelecidas durante a ontogênese, portanto, por processos endógenos. No entanto,

fatores exógenos, como a disponibilidade de luz e água, podem alterar a arquitetura das plantas (Sterck & Bongers 2001). Portanto, a menor variabilidade na distribuição dos dados alométricos, indicados pelo maior coeficiente de determinação para a população de restinga nos leva a acreditar na prevalência dos processos de desenvolvimento endógeno em indivíduos dessa população. Por outro lado, a maior variabilidade da distribuição dos dados alométricos para indivíduos de *T. guianensis* do cerradão pode indicar a ocorrência de plasticidade fenotípica no desenvolvimento arquitetônico da população do cerradão.

Nossos resultados indicaram diferenças na estrutura das duas populações de acordo com a distribuição de estádios ontogenéticos. Somente a população restinga apresentou uma típica curva em forma de “J-invertido”, consideradas típicas de populações estáveis, onde há maior potencial de regeneração, devido ao elevado número de mudas e poucos adultos, comumente descrito para as populações das florestas tropicais (Whitmore 1988, Silva Matos et al. 1999, Silva Matos & Bovi, 2002). A população de cerradão apresentou outra condição: indivíduos adultos e poucos indivíduos nos estágios iniciais. No entanto, a diferença de estrutura de populações de *T. guianensis* da restinga e do cerradão, nesse estudo, é principalmente devido à ausência dos indivíduos com as características das plântulas na área de cerradão. Por um lado, a ausência de plântulas de *T. guianensis* no cerradão pode ser explicada pelo relativo sucesso da reprodução vegetativa, registrada para esta espécie (Negrelle 1995) e muitas outras espécies do cerrado (Pagano et al. 1989, Hoffmann 1999, Durigan et al. 2002, Hoffmann & Solbrig 2003). Por outro lado, essa lacuna na estrutura da população podem refletir a plasticidade fenotípica que determina a condição efêmera da fase plântula no cerradão, onde as condições ambientais menos favoráveis exigem uma

estratégia para melhorar o desenvolvimento e a exploração do ambiente. Neste caso, a duração efêmera de plântulas no cerradão, onde a umidade do solo é altamente dependente de eventos chuvosos, pode ser caracterizada como uma “norma de reação” para esta espécie, quando a disponibilidade de água para a fotossíntese é um fator determinante na duração do eixo ortotrópico após esgotamento de reservas cotiledonares (Hallé *et al.* 1978).

Muitos autores (Janzen 1970, Clark & Clark 1984, Hubbell *et al.* 1990, Silva Matos *et al.* 1999) demonstraram uma tendência natural à diminuição da abundância de plantas em estádios inicial para um estágio mais avançado, como resultado dos efeitos da densidade, que afetam o crescimento e sobrevivência das plantas tropicais nas fases iniciais do ciclo de vida. No entanto, encontramos um grande número de indivíduos jovens na população cerradão. Portanto, é provável que haja uma transição maciça e rápida de plântulas.

A curva de distribuição da população de *T. guianensis* do cerradão não mostra a forma característica de "J" invertido e, portanto, seria considerada uma população instável dentro deste critério. No entanto, a estratégia de desenvolvimento plagiotrópico precoce e a presença de jovens e adultos na população cerradão são fatores que devem ser considerados como resultado de “reaction norm” para essa população. Conseqüentemente, esta população não deve ser considerado em declínio ou em perigo no momento, até ser feito um estudo mais aprofundado da dinâmica de sua população. A forma de distribuição da curva de estrutura populacional pode representar os resultados do processo de regeneração em um determinado momento (Poorter *et al.* 1996). A expressão da plasticidade fenotípica na arquitetura da planta, a estratégia de crescimento e alocação de recursos também pode ser refletida na estrutura da população

de *T. guianensis* no ecossistema cerrado. Ainda assim, tendo em conta as limitações temporais e funcionais dos estudos simplista da estrutura da população, os pesquisadores devem considerar os possíveis efeitos da relação entre o ambiente e fenótipos populacionais, na análise da forma da estrutura da população.

A compreensão da variação genética temporal de características vem principalmente através do desenvolvimento de modelos que comparam a magnitude das mudanças nas características de diferentes estádios ontogenéticos, mas poucos estudos têm dado atenção para o ponto de vista da relação entre ambiente e fenótipos, possível através dos traços de uma mudança na espécie de acordo com as variações ambientais (Bouvet *et al.* 2005). Esses autores, analisando plasticidade fenotípica de clones híbridos de eucalipto e suas famílias, sugeriram que as populações com base genética estreita, são mais sensíveis às alterações ambientais que as populações com ampla base genética de reação, que apresentará maior estabilidade, portanto, com maior predomínio do processo de crescimento endógeno. Assim, é preciso explorar se populações de *ochlopecies* que, aparentemente, apresentam variações morfológicas nem sempre relacionados com a área e clima, quando possuem base genética estreita, devido à redução do fluxo gênico da área de ocorrência original, manifestam uma maior sensibilidade para a variações ontogenicas em relação às mudanças ambientais do que populações com ampla base genética.

## Referências Bibliográficas

- Barthélémy, D., & Caraglio, Y. (2007) Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany** **99**: 375–407
- Begon, M; Colin, R. & Harper, J. L. 2007. **Ecologia, de Indivíduos a Ecossistemas**. Artmed Editora AS, 4a. Ed., Porto Alegre, 752p.
- BIOTA (2006)- PARCELAS PERMANENTES BIOTA FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto de Parcelas Permanentes – Parte II: Fatores Abióticos** . Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php> >. Acesso em 2008, 2009, 2010.
- Bouvet J-M, Vigneron P, Saya A. (2005) Phenotypic plasticity of growth trajectory and ontogenic allometry in response to density for *Eucalyptus* hybrid clones and families. **Annals of Botany** **96**: 811–821.
- Brando P.M., Durigan G. (2005) Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). **Plant Ecology** **175**: 205-215.
- Callaway, R.M., Pennings, S.C., Richards, C.L (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology** **84**: 1115-1128.
- Clark, D. A., and D. B. Clark. (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist** **124**: 769–788.
- Dechamps, C, Lefèbvre, C, Noret, N, Meerts, P (2006) Reaction norms of life history traits in response to zinc in *Thlaspi caerulescens* from metalliferous and nonmetalliferous sites. **New Phytologist** **173**: 191- 198.
- Donohue, K. (2005) Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. **New Phytologist** **166**: 83–92

- Durigan G. (2002) Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. **Acta botanica brasílica** **16**: 251-262.
- Emery, R. J. N., Reid, D. M., Chinnappa, C. C. (1994) Phenotypic plasticity of stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*: the role of ethylene and response to wind. **Plant, Cell and Environment** **17**: 691-700
- Gatsuk, L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980) Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology** **68**: 675-96.
- Hay J.D. (2002) Aspectos da ecologia de populações de plantas nativas no cerrado do Brasil. IN: Araujo, E.L., Moura, A.N., Sampaio, E.V.S.B., Gestinari, L.M.S. & Carneiro, J.T.M(eds). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil**. Imprensa Universitária UFRPE, Recife.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. (1978) **Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis**. Springer, New York.
- Hoffmann W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. **Ecology** **80**: 1354–1369.
- Hoffmann W.A., Solbrig O.T. (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. **Forest Ecology and Management** **180**: 273-286.
- Hubbell, S. P., R. Condit, & Foster, R.B. (1990) Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. **Trans. R. Soc. Lond B** **330**:269–281.

- Hutchings M.J. (1997) The structure of plant population. In: Crawley, M.J.(org.) **Plant Ecology**. Blackwell Science Ltd.London
- Janzen D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**: 501-528.
- Jiménez-Ambriz, G, Pettit, C, Bourrié, I, Dubois, S, Olivieri, I, Ronce, O (2006) Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi caerulescens* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France: role of gene flow, selection and phenotypic plasticity. **New Phytologist** **173**: 199-215.
- Kammesheidt L. (2000) Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. **Acta Oecologica** **21**: 37–48
- King, D.A. (1998) Relationship between crown architecture and branch orientation in rain forest trees. **Annals of Botany** **82**:1-7.
- Millet J., Bouchard A., Édelin C. (1998) Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. **Canadian Journal of Botany** **76**: 2100–2118.
- Miner B.G., Sultan S.E., Morgan, S.G., Padilla D.K., Relyea R.A. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution** **20**: 685-692.
- Nascimento A.R.T., Corteletti J.M., Almeida S.S. (1997) **Distribuição espacial desementes e juvenis de *Astrocaryum aculeatum* G.F.W. Meyer (Arecaceae) em floresta de terra firme**. In: LISBOA, P. L. B. (org.). Caxiuanã. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi-MCT/CNPq, p.287-296.
- Nimer, E. Clima. In: IBGE: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Geografia.

- Pagano S.N., Cesar O., Leitão-Filho H.F. (1989) Composição florística do estrato arbustivo-arbóreo da vegetação de cerrado da Área de Proteção Ambiental (APA) de Corumbataí - Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia** **49**: 37-48.
- Poorter, H., Roumet, C., & Campbell, B.D. (1996) **Interspecific variation in the growth response of plants to elevated CO<sub>2</sub>: A search for functional types.** In: *Carbon dioxide. Populations, and Communities* (eds Körner C, Bazzaz FA), pp. 375-410. Academic Press, New York.
- Scarano F.R., Barros C.L., Loh R.K.T., Mattos E.A. Wendt T. (2009) Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia** **60**: 221-235.
- Schlichting CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematic** **17**: 667-693.
- Silva Matos D.M., Watkinson A. (1998) The fecundity, seed and seedling ecology of *Euterpe dulis* Mart. (Palmae) in a fragment of semideciduous forest, Brazil. **Biotropica** **30**: 595-603.
- Silva Matos D.M., Watkinson A.R., Freckleton R.P. (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology** **80**: 2635-2650.
- Silva Matos, D.M. & Bovi, M.L.A. (2002) Understanding the threats to biological diversity in the South-eastern Brazil. **Biodiversity and Conservation** **11**: 1747-1758
- Sterck F.J., Bongers F. (1998) Ontogenetic changes in size, allometry and mechanical design of tropical rainforest trees. **American Journal of Botany** **85**: 266-272.

Weiner J., Thomas S.C. (1992) Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology** **73**: 648-656.

Whitmore, T.C. (1975) **Tropical Rain Forest of the far East**. Clarendon Press, Oxford. White, F. (1962) Geographic, variation and speciation in Africa with particular reference to *Diospyrus*. **Syst. Assoc. Public.** **4**: 71-103

Zar, J.H. (1999) **Biostatistical analysis**. 4<sup>a</sup>ed. New Jersey, Prentice-Hall, Inc., 663p.

### **DINÂMICA DE POPULAÇÃO DE TAPIRIRA GUIANENSIS AUBL. (ANACARDIACEAE) EM ECOSISTEMAS DE RESTINGA E CERRADÃO NO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

#### **Introdução**

Apesar da relevância dos estudos de ecologia de populações, pouco se conhece sobre populações arbóreas nos trópicos e, sobretudo sobre populações de espécies sem fins comerciais. Entretanto, tais estudos oferecem informações sobre a estabilidade de populações de espécies que desempenham papel de grande importância em ecossistemas e dos processos que estão determinando sua estrutura diante das condições impostas (Silva Matos & Watkinson 1998, Silva Matos *et al.* 1999). Portanto, quando pensamos em conservação, encontramos pela frente o desafio de coletar informações biológicas necessárias para avaliar as causas que levam as espécies a se tornarem vulneráveis e para o desenvolvimento de propostas de manejo e critérios que determinem quando a recuperação foi alcançada. Neste contexto, o entendimento da relação entre dinâmica das populações e fatores ambientais, nos permite avaliar também fatores de mudanças que levam a vulnerabilidade de uma espécie (Schemske *et al.* 1994, Grice *et al.* 2004).

Vários autores (Arista 1995, Costa & Mantovani 1995, Nascimento *et al.* 1997, Fonseca 2001, Hay 2001) descrevem a estrutura de tamanho como um instrumento para avaliar a estabilidade de uma população. Segundo eles, a estrutura em “J” invertido representa uma população estável, com potencial para se regenerar naturalmente representado pelo

elevado número de plântulas e jovens. Entretanto, como discutido por Schemske *et al.* (1994) a situação de uma população deve ser avaliada considerando sua dinâmica, por meio da fecundidade, recrutamento e taxa de mortalidade dos indivíduos. Os resultados de trabalhos como os de Grice *et al.* (2004), corroboram tal afirmação, pois indicam que a estrutura das populações varia consideravelmente de acordo com fatores ambientais, sendo fortemente dependente deles, de forma que é arbitrário atribuir esta variação populacional somente à distribuição dos indivíduos por classes de tamanho. Apesar da latente necessidade de se conhecer os fatores que atuam na estrutura das populações, são raros os estudos neste âmbito e com espécies de áreas ricas em biodiversidade como as encontradas nos neotrópicos.

Fatores abióticos como clima (temperatura e precipitação), umidade (atmosférica e do solo), tipo de solo, altitude, topografia (Ivanauskas 2001) e fogo (Cochrane & Schulze 1998, Hoffmann 1999, Cochrane 2001, Silva Matos *et al.* 2002), parecem ser determinantes na composição e estrutura das comunidades que caracterizam as diferentes unidades fitogeográficas. Assim, as distintas formações vegetacionais guardam características faunísticas e vegetacionais particulares, aparentemente resultantes de um ambiente condicionado por fatores abióticos (Ivanauskas 2001).

Ecossistemas florestais, de savanas florestadas ou florestas de restinga, relacionados aos ecossistemas de Cerrado e Mata Atlântica, atualmente são consideradas áreas prioritárias para conservação de rica biodiversidade, com inúmeros endemismos e alto grau de ameaça, sendo por isso definidos como Hotspots (Myers 2000). Muitos estudos de comunidades

(Mantovani *et al.* 1990, Salis *et al.* 1995, Torres *et al.* 1997, Tabarelli e Mantovani 1998, Ivanauskas 2001) foram realizados em unidades fitogeográficas do Estado de São Paulo e já apontam distinções entre as áreas no sentido leste-oeste (Ivanauskas 2001).

Diante da grande relevância do ponto de vista ecológico destas formações repletas de combinações ecossistêmicas, os estudos das populações vegetais de espécies de distribuição ampla, certamente podem contribuir no conhecimento de fatores que permitem ou restringem a distribuição geográfica das espécies em diferentes condições ambientais.

Assim, o objetivo do nosso estudo é comparar a ecologia de duas populações de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), sendo uma ocorrente em área de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso e em outra em área de cerradão na Estação Ecológica de Assis. Nesse sentido, nossa principal hipótese é de que as populações de *T. guianensis* apresentam dinâmicas diferentes, sendo seu crescimento e estabilidade variável de acordo com condições ambientais. Para isso, pretendemos responder as seguintes perguntas: (1) Como é a dinâmica das populações de *T. guianensis* da restinga e cerradão? 2) Quais características da história de vida das populações de cada ambiente apresentam relativamente maior efeito em suas taxas de crescimento ?

## **Material e Métodos**

Em cada uma das áreas das unidade fitogeográfica, sorteamos 50 parcelas de 20mx20m (totalizando a amostragem de 2 ha por área), dentro das quais individualizamos com plaquetas todos os indivíduos e medimos e o seu diâmetro na altura do solo (DAS) e na altura do peito (DAP) e altura total, sendo a medição dos indivíduos plantulas e jovens realizada trimestralmente e dos adultos anualmente. Os novos indivíduos da espécie que apareceram em cada intervalo trimestral de coleta de dados também foram marcados e acompanhados. Desta forma, obtivemos os dados sobre as taxas de recrutamento, crescimento e sobrevivência.

### Análise dos dados

Para análise da dinâmica das populações foram inicialmente calculados :

1- A taxa de sobrevivência (sigma -  $\sigma_{ij}$ ) das plantas em cada classe  $j$  no ano  $i$  calculada como o número de plantas que sobreviveram durante aquele ano ( $S_i$ ) dividido pelo número de plantas vivas no início do ano ( $n_i$ ). Sendo

$$\sigma_{ij} = \frac{S_i}{n_i}$$

2- A taxa de transição (gama -  $\gamma_{ij}$ ) de indivíduos de uma classe para a classe seguinte obtida considerando o número de novas plantas aparecendo, anualmente, em cada classe ( $r_i$ ) dividida pelo número de plantas que sobreviveram na classe ( $S_i$ ). Então,

$$\gamma_{ij} = \frac{r_i}{S_i}$$

3- A fecundidade (F) calculada como sendo a média do número de plântulas (plantas na menor classe) produzidas por adulto (plantas reprodutivas) por ano. Esta taxa foi obtida dividindo-se o número de novas plântulas vivas no final de um ano pelo número de adultos observados no início do ano.

A partir de tais informações geramos tabelas de vida horizontais e cujos dados foram analisados em termos de modelos matriciais (Silva Matos 1995, Silva Matos *et al.* 1999). O modelo matricial utilizado, para cálculo da taxa de crescimento da população e da sensibilidade de cada parâmetro demográfico da matriz de transição, foi baseado no modelo proposto por Lefkovitch (1965), e que tem sido utilizado em estudos sobre populações de espécies arbóreas por Enright & Watson 1992, Pinard 1993, Silva

Matos *et al.* 1999, Freckleton *et al.* 2003, Caswell 2001, Virillo 2006). Mais especificamente a matriz da forma

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} \mathbf{P}_0 & 0 & \dots & 0 & \mathbf{F} \\ \mathbf{G}_0 & \mathbf{P}_1 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{G}_1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \mathbf{G}_{n-1} & \mathbf{P}_n \end{bmatrix}$$

têm sido amplamente usadas em estudos de espécies vegetais arbóreas. Neste caso,  $\mathbf{P}$  representa a probabilidade de sobreviver e continuar na mesma classe de tamanho (que é calculado como:  $\mathbf{P} = \sigma^*(1 - \gamma)$ ),  $\mathbf{G}$  representa a probabilidade de sobreviver e crescer para a classe de tamanho seguinte (calculado como  $\mathbf{G} = \sigma^* \gamma$ ). O cálculo de  $\sigma$ ,  $\gamma$  e  $\mathbf{F}$  já foram descritos anteriormente. A taxa de crescimento da população ( $\lambda$ ) foi calculada como a maior raiz positiva (ou autovalor) desta matriz (Batschelet 1978, Caswell 1989). Assim, encontrar os autovalores da matriz é outra maneira de se calcular a taxa de crescimento da população. A taxa de crescimento ( $\lambda$ ) é a medida do balanço entre a sobrevivência e a reprodução, seu valor indica se a população está crescendo ( $\lambda > 1$ ), decrescendo ( $\lambda < 1$ ) ou permanecendo constante em tamanho ( $\lambda = 1$ ).

Também foram feitas análises sobre a sensibilidade da taxa de crescimento da população a mudanças nos seus parâmetros demográficos. Uma análise da sensibilidade de  $s_{ij}$  a mudanças em um elemento da matriz é interessante sob vários aspectos diferentes: quantificar os efeitos de perturbações ambientais sobre a taxa de crescimento da população; promover estratégias de manejo alternativas; prever a intensidade da seleção natural; medir a importância de uma dada taxa vital sobre o crescimento da

população (Caswell 1989). Neste estudo, a sensibilidade de  $\lambda$  foi calculada através do modelo proposto por Caswell (1978), em que a mudança no elemento da matriz de transição foi calculada como:

$$S_{ij} = \delta\lambda / \lambda a_{ij} = v_i w_j / (\mathbf{v}, \mathbf{w})$$

onde  $S_{ij}$  é a sensibilidade de  $\lambda$  para mudanças no elemento da matriz  $a_{ij}$  e  $v$  e  $w$  são os autovetores dominantes esquerdo e direito, respectivamente.

Apesar do uso de análises de sensibilidade por muitos autores, foram reconhecidas por de Kroon *et al.* (1986), problemas dessa análise para medidas da proporção de mudanças nos elementos da matriz, sendo uma medida ausente na análise de sensibilidade da taxa de crescimento populacional (Silva Matos 1995). Portanto, o conceito de elasticidade de Kroon *et al.* (1986) pôde ser usado como medida da proporção de mudança definida com respeito a  $a_{ij}$  e medida como:

$$e_{ij} = \delta \ln \lambda / \delta \ln a_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (\delta \lambda / \delta a_{ij})$$

A partir da matriz de transição e da coluna vetor que representa a inicial distribuição dos indivíduos em estádios ontogenéticos, foram calculados alguns parâmetros demográficos com o uso do programa Project versão 1.1 de Enright & Watson (1992).

## Resultados

Encontramos diferenças significativas (t-test,  $t = -4.091$ ,  $p = 0.044$ ) no número de indivíduos da população de restinga, cuja densidade foi inicialmente de 212.5/ha em 2008, passando para 245/ha em 2009 e 368/ha em 2010, e do cerradão, com densidade variando de 76.5/ha indivíduo em 2008 e 114.5/ha em 2009 e 2010.

Não encontramos diferenças significativas para taxa de sobrevivência anual por estágio ontogenético nas populações de *T. guianensis* da restinga e do cerradão (t-test,

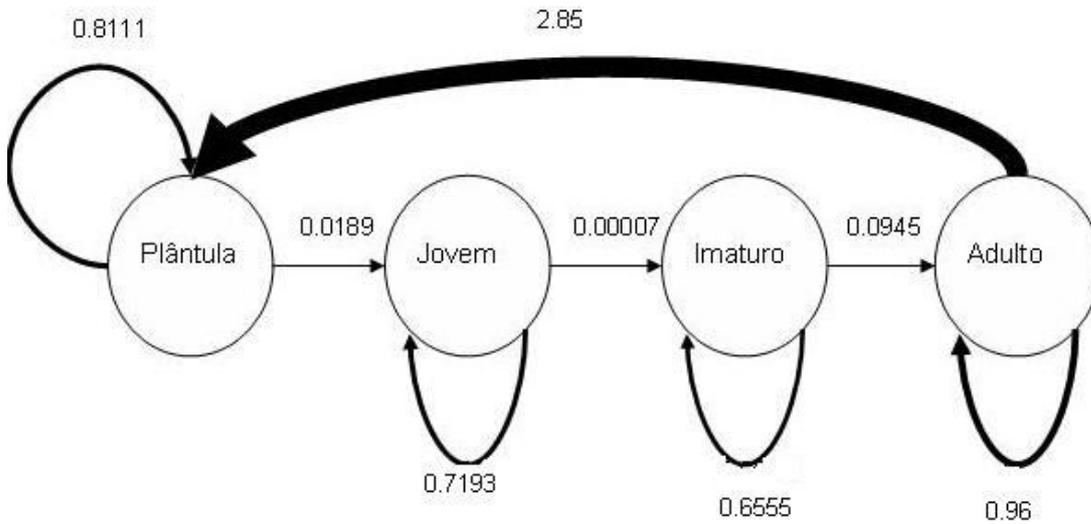
$t = -0.664$ ,  $p = 0.532$ ). A porcentagem de sobrevivência anual para plântulas na restinga foi de 82% nos dois períodos anuais de amostragem. Apenas uma plântula foi encontrada no cerradão durante o período de estudo. Na restinga, 80% (2009) e 64% (2010) dos jovens sobreviveram (média de sobrevivência de jovens = 77%), enquanto que no cerradão a sobrevivência anual de jovens foi de 89% (2009) e 76% (2010) (média = 82%). A sobrevivência anual de imaturos na restinga foi de 75% nos dois períodos de amostragem e no cerradão foi de 47% (2009) e 78% (2010) (média = 62.5%). Os adultos apresentaram maiores taxas de sobrevivência nos dois ambientes, sendo que 96% sobreviveram na restinga nos dois períodos, e 96% (2009) e 82% (2010) (média = 89%) dos adultos sobreviveram no cerradão (Tabela 4).

No primeiro intervalo anual, a maior taxa de transição, indivíduos que mudaram para o próximo estágio de desenvolvimento, variou amplamente entre as áreas, sendo na restinga a maior proporção de 12.6% (de imaturo para adultos) e de 99% (de plântula para jovem) no cerradão. Por outro lado, a menor proporção de recrutamento foi de 0.1% para as duas áreas, porém, encontrada em diferentes estágios em cada uma das duas áreas: na transição do estágio jovem para imaturo na restinga, e de imaturo para adulto no cerradão (Tabela 4).

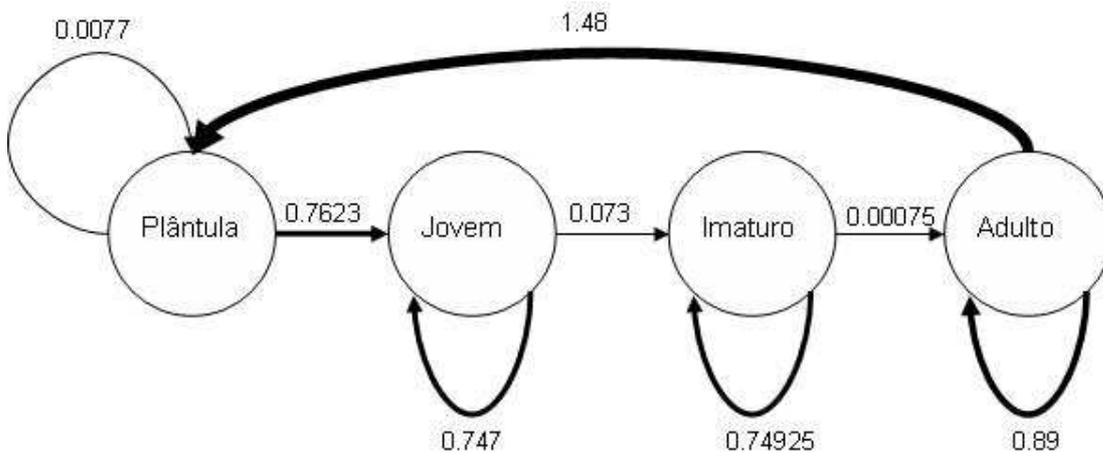
A fecundidade foi maior no primeiro intervalo para o cerradão e no segundo para área de restinga. Ainda, a fecundidade média foi maior na restinga (Tabela 4).

Os ciclos de vida das populações de *T. guianensis* na restinga e no cerradão estão apresentados na Figura 14.

A)



B)



**Figura 14.** Esquema dos ciclos de vida das populações de *T. guianensis* (A) da restinga no Parque Estadual Ilha do Cardoso e (B) do cerrado da Estação Ecológica de Assis.

**Tabela 4** -Tabela de vida da espécie *T. guianensis* no PEIC e EEA: A) Tabela de vida para o intervalo 1; B) Tabela de vida para o intervalo 2; C) Tabela de vida média. Onde: CL 1 é a classe das plântulas; CL2 é a classe dos Jovens 1; CL3 é a classe dos Imaturos; CL4 é a classe dos adultos;  $\sigma$  é a taxa de sobrevivência;  $\gamma$  é a taxa de transição; e Fecundidade é o valor da taxa de fecundidade

A)

	PEIC	EEA	PEIC	EEA	PEIC	EEA	PEIC	EEA
Classes de tamanho	Classe 1	Classe1	Classe 2	Classe2	Classe 3	Classe3	Classe 4	Classe 4
Nº de indivíduos ha <sup>-1</sup>	294	0	34	58	8	44	89	51
Taxa de sobrevivência ( $\sigma$ )	0.82	0.77	0.80	0.89	0.75	0.47	0.96	0.96
Taxa de transição ( $\gamma$ )	0.025	0.99	0.001	0.043	0.126	0.001	-	-
Fecundidade planta <sup>-1</sup>							1.31	1.47

B)

	PEIC	EEA	PEIC	EEA	PEIC	EEA	PEIC	EEA
Classes de tamanho	Classe 1	Classe1	Classe 2	Classe2	Classe 3	Classe3	Classe 4	Classe 4
Nº de indivíduos ha <sup>-1</sup>	354	0	42	124	8	55	86	50
Taxa de sobrevivência ( $\sigma$ )	0.82	0.77	0.64	0.76	0.75	0.78	0.96	0.82
Taxa de transição ( $\gamma$ )	0.021	0.99	0.001	0.043	0.126	0.001	-	-
Fecundidade planta <sup>-1</sup>							4.4	1.5

C)

	PEIC	EEA	PEIC	EEA	PEIC	EEA	PEIC	EEA
Classes de tamanho	Classe 1	Classe1	Classe 2	Classe2	Classe 3	Classe3	Classe 4	Classe 4
Nº de indivíduos ha <sup>-1</sup>	354	0	42	124	8	55	86	50
Taxa de sobrevivência ( $\sigma$ )	0.82	0.77	0.72	0.82	0.75	0.78	0.96	0.89
Taxa de transição ( $\gamma$ )	0.023	0.99	0.001	0.089	0.126	0.001	-	-
Fecundidade planta <sup>-1</sup>							2.85	1.48

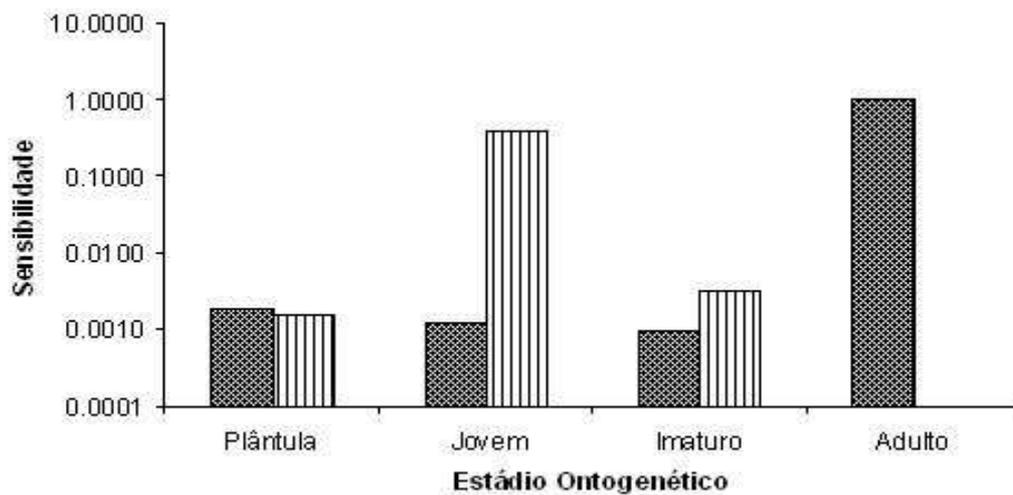
As matrizes de transição, correspondentes aos dados de tabela de vida (Tabela 4), estão apresentadas na Tabela 5, onde são apresentados os valores da taxa de crescimento anual médio das populações,  $\lambda$ . Os valores de  $\lambda$ , tanto na restinga como no

cerradão, se aproximam de 1,0 indicando que o tamanho das populações nas duas áreas está em equilíbrio.

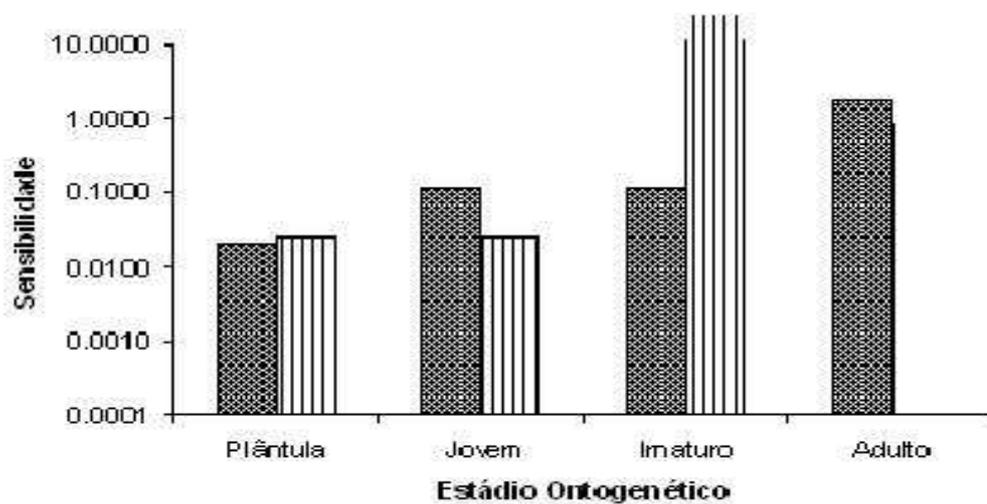
**Tabela 5-** Matriz de transição para populações de *Tapirira guianensis* em área de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) e em área de cerradão da Estação Ecológica de Assis (EEA). Os valores médios correspondentes de  $\lambda$  são dados para cada matriz. Os valores ausentes correspondem a zero.

Estádio no tempo t +1	Estádio no tempo t			
	Plântula	Jovem	Imaturo	Adulto
Restinga (PEIC); $\lambda=0.9602$ (0.9602 – 0.9602)				
Plântula	0.8011			2.85
Jovem	0.0189	0.7193		
Imaturo		0.00007	0.6555	
Adulto			0.0945	0.96
Cerradão (EEA); $\lambda = 0.9149$ (0.9607 – 0.9306)				
Plântula	0.0077			1.48
Jovem	0.7623	0.747		
Imaturo		0.073	0.74925	
Adulto			0.00075	0.89

A maior sensibilidade de  $\lambda$  na mudança em um elemento da matriz foi encontrada para sobrevivência de adultos na restinga, em que o elemento  $P_{ij}$  apresenta maior valor (Figura15). No cerradão, a maior sensibilidade de  $\lambda$  foi encontrada para transição de imaturos para adultos (Figura 16).



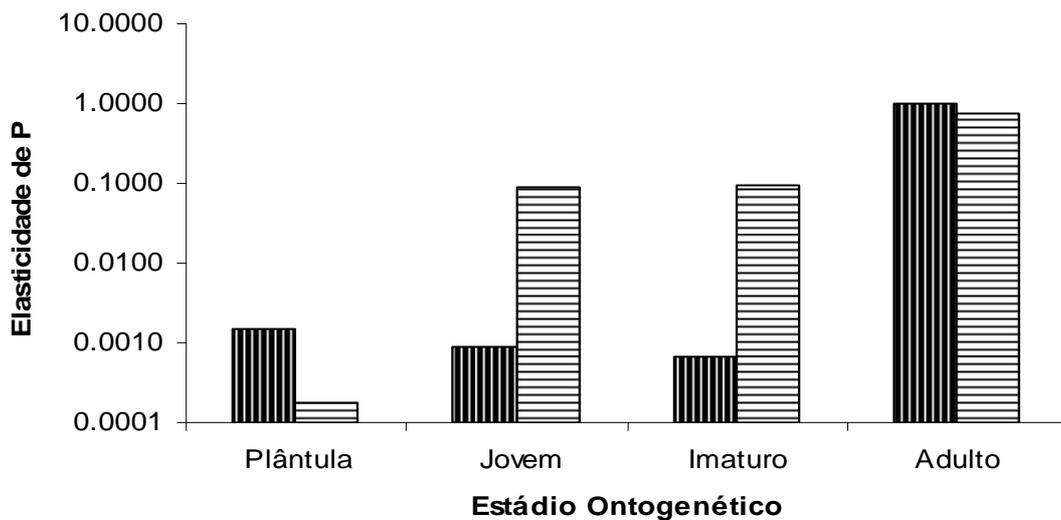
**Figura 15.** A sensibilidade de  $\lambda$  para mudanças na probabilidade de sobrevivência e permanência no mesmo estágio ( ▨ ) e na probabilidade de sobrevivência e crescer para o próximo estágio ( ▤ ) para população de *Tapirira guianensis* em área de restinga do Parque Estadual Ilha do Cardoso



**Figura 16.** A sensibilidade de  $\lambda$  para mudanças na probabilidade de sobrevivência e permanência no mesmo estágio ( ▨ ) e na probabilidade de sobrevivência e crescer para o próximo estágio ( ▤ ) para população de *Tapirira guianensis* em área de cerrado da Estação Ecológica de Assis

A análise de elasticidade revela que na restinga 99.6% do valor de  $\lambda$  é explicado pela probabilidade do indivíduo sobreviver e permanecer no mesmo estágio; 0.09% pela probabilidade de um indivíduo sobreviver e mudar de estágio e somente 0.03% por fecundidade. Por outro lado, no cerradão o valor da taxa de crescimento populacional é explicado em 91.77% pela probabilidade do indivíduo sobreviver e permanecer no mesmo estágio; 6,16% pela probabilidade do indivíduo sobreviver e passar para próximo estágio e 2,07% pela fecundidade.

A matriz de elasticidade completa indica um mesmo valor para probabilidade de transição (G) em todos os estádios, resultante de um efeito conhecido da estrutura de matriz



**Figura 17.** Elasticidade de  $\lambda$  com respeito ao  $P_i$  como uma função dos estádios ontogenéticos para população de *Tapirira guianensis* em área de restinga do PARQUE Estadual Ilha do Cardoso, PEIC (■) e para população de *Tapirira guianensis* em área de cerradão da Estação Ecológica de Assis, EEA (▨).

## Discussão

Nossos resultados indicam que apesar das diferenças encontradas para a densidade de indivíduos das populações de *T. guianensis* da restinga e cerradão, não foram encontradas diferenças entre as taxas de sobrevivência por estádios ontogenéticos das populações da restinga e cerradão e tampouco para as taxas transição e de crescimento populacional dessas populações. Portanto, podemos reconhecer similaridades nos parâmetros demográficos desta espécie.

Apesar de não haver diferenças entre as taxas de sobrevivência entre os estádios ontogenéticos das duas populações, o padrão de sobrevivência em relação ao desenvolvimento das plantas não foi correspondente ao encontrado normalmente na natureza, em que são demonstradas maiores taxas de mortalidade entre os indivíduos jovens (Enright & Watson 1992), podendo ser explicado por inúmeros fatores. Muitos autores descrevem a influência de fatores como, susceptibilidade de plântulas e jovens à herbivoria, efeito de densidade e competição por luz e nutrientes (Watkinson 1980, Silva Matos *et al.* 1999) e fragilidade das raízes diante da barreira de serrapilheira (Silva Matos 1995, Marcos & Silva Matos 2003) como causas da maior taxa de mortalidade entre plântulas e jovens. Entretanto, tanto as populações de *T. guianensis* da restinga como as do cerradão apresentaram valores mais altos de mortalidade para o estágio imaturo, podendo ser uma característica da espécie em que os indivíduos nesse estágio, possivelmente, estão mais susceptíveis a quebra dos galhos recém formados.

Outros fatores ambientais podem interferir na taxa de sobrevivência e recrutamento da plantas (Hutchings 1997), como períodos de secas e inundações, sendo que neste caso a condição de anoxia em solo alagado da restinga foi demonstrada como causa de deterioramento de raízes de *Ocotea pulchella* (Pires 2006) em que é esperado também

deficiência nutricional de toda planta (Armstrong *et al.* 1994). Assim, apesar de muitos trabalhos indicarem *T. guianensis* como espécie encontrada particularmente em áreas de terrenos úmidos, nas matas ripárias, paludosas e estacionais (Lorenzi 1992, Araujo *et al.* 2002, van Ardel 2003, Durigan *et al.* 2004, Camargos *et al.* 2008) os indivíduos desta espécie, podem não tolerar condições de alagamento e anoxia por muito tempo.

Por outro lado, nossos resultados indicam taxa de mortalidade mais baixa para os indivíduos adultos de *T. guianensis* tanto na restinga quanto no cerradão, porém sendo maior para a população do cerradão. Estes resultados podem indicar que esta espécie apresenta crescimento lento e portanto, o processo de senescência muito lento. Silva Matos (1995), também encontrou baixas taxas de mortalidade entre as classes de maior tamanho de *Euterpe edulis*. Além disso, podemos considerar que na população do cerradão, os indivíduos reprodutores de *T. guianensis* encontram-se em processo de senescência e morte, o que poderia comprometer o aporte de novos indivíduos para a população e a estabilidade desta população, já que a taxa de 11% de mortalidade supera as taxas em torno de 1 a 2% encontradas por Swaine *et al.* (1987) para plantas de florestas tropicais e de 9,3% apresentada por Steven & Putz (1985) para palmeiras.

Na restinga, a maior probabilidade das plantas de sobreviverem e crescerem para o próximo estágio foi observada para o estágio de imaturo para adulto. Piñero *et al.* (1984), também encontraram menores taxas de transição nos estágios iniciais de desenvolvimento do que nos maduros e sugeriram maior taxa de transição para plantas maiores devido a sua posição em relação a melhores condições de luminosidade que permitem maior crescimento em altura. Entretanto, para a população de *T. guianensis* do cerradão, encontramos maior taxa de transição de plantas para jovem. Podemos considerar este um efeito da rápida passagem do estágio de plântula para jovem, como

resultado da estratégia do Modelo de Troll encontrada para esta espécie, analisada no capítulo anterior, sendo também um efeito da forma como os dados foram tratados na ausência de plântulas como em Souza & Martins (2004). Para a população de restinga, encontramos menor taxa de transição entre jovens e imaturos, enquanto que no cerradão a menor taxa foi encontrada para a transição de imaturo para adultos. Segundo Hutchings (1997), a passagem da fase jovem para imaturo requer condições ambientais estáveis, indicando que esta passagem representa uma fase vulnerável para esta espécie na área. Eventos estocásticos, como fortes chuvas e alagamentos na estação chuvosa, podem ter comprometido a taxa de transição da população de *T. guianensis* na restinga. Por outro lado, o período chuvoso no cerradão pode ter contribuído para a melhoria das condições ambientais, especialmente umidade do solo, já que o solo de baixa retenção de água nesta área faz com que a disponibilidade de água para as plantas seja extremamente dependente do evento chuvoso, o que possivelmente, promoveu o aumento da taxa de transição desta população na fase vulnerável de jovem para imaturo.

Certamente, nas análises da taxa de transição, é preciso considerar efeitos resultantes da forma de classificação das plantas em estádios de desenvolvimento, já que inevitavelmente a designação de número de estádios ontogenéticos ou classes de tamanho pode interferir e alterar as taxas de transição (Piñero *et al.* 1984, Silva Matos 1995) e conseqüentemente as análises de elasticidade (Enright *et al.* 1995).

A variação da fecundidade (F) foi pequena entre as áreas, demonstrando menor potencial reprodutivo da população de restinga em relação ao cerradão no primeiro período. Entretanto, no segundo período, houve maior incremento no número de plântulas na restinga após o período chuvoso, o que pode sugerir que esta espécie forma banco de plântulas, sendo uma estratégia esperada em florestas com menor intensidade

luminosa incidente (Swaine & Withmore 1988, Lieberman 1996) e em condição de ocorrência de chuvas que aumentam a emergência de plântulas (Santos & Válio 2002). Apesar de *T. guianensis* apresentar grande produção de sementes em frutos pequenos, dispostos em cachos (Lorenzi 2002) e floração anual massiva em picos rápidos para atração de polinizadores, Lenza & Oliveira (2005), demonstraram que *T. guianensis* apresenta floração com frequência anual variável, assim como a maturação dos frutos, o que poderia justificar as diferenças na fecundidade anual entre as áreas e dependência da presença de polinizadores eficientes como abelhas sociais e insetos generalistas (Leza & Oliveira 2005). Além disso, aparentemente as plântulas de *T. guianensis* germinam em uma baixa proporção nos dois ambientes, podendo significar uma resposta incomum característica de anos atípicos.

Tanto as populações de *T. guianensis* da restinga quanto do cerradão, apresentaram taxa de crescimento populacional,  $\lambda$ , menor porém próximas de 1 indicando população em equilíbrio. Os valores de  $\lambda$  são iguais nas duas populações durante o primeiro ano. Entretanto, no segundo ano há uma redução da taxa de crescimento populacional para a população de *T. guianensis* do cerradão, que pode significar uma alteração na estabilidade desta população devido a maior taxa de mortalidade de adultos e jovens, de transição de jovens para imaturos.

Em relação a sensibilidade, a população de *T. guianensis* da restinga apresentou taxa de crescimento populacional,  $\lambda$ , mais sensíveis à estase, ou seja, à probabilidade de sobrevivência e permanência no mesmo estágio (P), do que em relação às mudanças na probabilidade de transição para estágio seguinte (G) ou fecundidade (F). Portanto, encontramos uma inversão na ordem de importância relativa dos parâmetros para crescimento de populações arbóreas, de acordo com a ordem de parâmetros proposta

por Piñero *et al.* (1984), em que fecundidade < sobrevivência < crescimento. Entretanto, para a população do cerradão encontramos, assim como Piñero *et al.* (1984), maior sensibilidade para recrutamento e sobrevivência do estágio imaturo (pré-reprodutivo). Assim, visto que encontramos na restinga os menores valores de sensibilidade de  $\lambda$  para sobrevivência de adultos e no cerradão para transição de imaturos para adultos, podemos corroborar os resultados encontrados pelos autores, que afirmam que os estágios mais críticos das populações são aqueles mais próximos da fase de primeira reprodução, podendo promover grandes variações na taxa de crescimento populacional, que serão refletidas futuramente na estabilidade das populações (Silva Matos 1995).

Diferentemente da análise de sensibilidade, a elasticidade é uma medida da contribuição de elementos para o *fitness* (Silva Matos 1995). Nossos resultados indicam um padrão de elasticidade, principalmente, de sobrevivência para jovens e imaturos, para restinga e plântula para cerradão, coincidente com os resultados encontrados também por Silvertown *et al.* (1993) para plantas lenhosas em geral, e por Horvitz & Schemske (1995) para espécie herbácea *Calathea ovadensis*. Além disso, Enright & Watson (2006) em estudos sobre *Araucaria cunninghamii* consideram que a contribuição maior da sobrevivência na elasticidade pode ser aparentemente um padrão em espécies florestais de vida longa.

Apesar de muitos autores utilizarem análise de elasticidade ao invés de sensibilidade, alguns trabalhos apontam contradições matemáticas das análises de elasticidade, que mostram mesmos valores para probabilidade de transição como problema da estrutura da matriz (Matos & Silva Matos 1998, Souza & Martins 2004).

Por fim, diante destas análises, podemos aceitar nossa hipótese principal de que a dinâmica das populações de *T. guianensis* apresentam diferenças nos ecossistemas de na

restinga e no cerradão estudados. Embora as taxas de crescimento populacional sejam similares para as duas populações, suas formas de crescimento são diferentes nos dois ambientes. Enquanto a população de restinga prioriza a sobrevivência, portanto o crescimento lento, a população de *T. guianensis* no cerradão investe mais em crescimento, devido as maiores taxas de transição. Portanto, podemos reconhecer diferenças nos parâmetros demográficos que compõem a dinâmica das populações de *T. guianensis* em ambientes diferentes, o que reafirma mais uma vez a capacidade de plasticidade em nível populacional para esta espécie que usa estratégias diferentes de crescimento diante de condições ambientais variadas para alcançar a estabilidade.

Reconhecendo as diferentes características da história de vida das populações de cada ambiente, podemos afirmar que enquanto a sobrevivência de adultos apresenta relativamente maior efeito na taxa de crescimento da população de restinga, a transição de imaturos para adultos representa a fase mais susceptível da população de cerradão. Por conseguinte, as estratégias de manejo para esta espécie devem atribuir mais atenção para esses estádios, considerando a característica da dinâmica das populações própria em cada ambiente ou em condições ambientais similares.

Certamente a combinação de fatores bióticos e abióticos, que caracterizam as diferentes unidades fitogeográficas no contexto atual, incluindo diferentes condições de fragmentação e uso das paisagens, podem ser consideradas determinantes na diferenciação da dinâmica das populações vegetais. Para estudos mais aprofundados sobre os fatores relacionados à mudanças na dinâmica dessas populações, muitas variáveis deveriam ser consideradas. partindo da questão do isolamento da população em uma ilha e efeitos de fragmentação nos pequenos remanescentes de cerradão do estado de São Paulo (BIOTA/FAPESP 2007).

## Referências Bibliográficas

- Araújo, G.M., Barbosa, A.A.A., Arantes A.A & Amaral A.F. (2002) Composição Florística de Veredas no município de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 475-493
- Arista, M. (1995) The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. **Forest Ecology and Management**, **74**: 81-89.
- Armstrong W., Brändle R.S., Jackson M.B. (1994) Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botânica Neerlandica** **43**: 307-358.
- Batschelet, E. (1978) **Introdução à Matemática para Biocientistas**. São Paulo, Edusp.
- Brando P.M., Durigan G. (2005) Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). **Plant Ecology** **175**: 205-215.
- BIOTA/FAPESP. (2007) **Diretrizes para conservação e restauração da biodiversidade no Estado de São Paulo**. Imprensa Oficial do Estado .São Paulo. 236 pp.
- Camargos, V.L., Silva A.F., Meira Neto, J.A.A., & Martins, S.V. (2008) Influencia de fatores edáficos sobre variação florística na floresta Estacional Semidecídua no interior da Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil. **Acta botanica brasílica**. **22**:75-84.
- Caswell, H. (1978) A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, **Theoretical. Population. Biology** **14**: 215–230.
- Caswell, H. (1989) **Matrix Populations Models**. Sinauer, Sunderland. 328p.

- Caswell, H. (2001) **Matrix populations models: construction, analysis and interpretation** (Second Edition). Sinauer Sunderland, MA, USA.
- Cochrane, M.A. & Schulze, M.D. (1998) Forest Fires in the Brazilian Amazon. **Conservation Biology 12**: 948-950.
- Cochrane, M.A. (2001) Synergistic Interactions between Habitat Fragmentation and Fire in Evergreen Tropical Forests. **Conservation Biology 15**: 1515-1521.
- Costa, L. G. S.; Mantovani, W. (1995) Dinâmica sucessional da floresta mesófila semidecídua em Piracicaba (SP). **Oecologia Brasiliensis.1**: 291-305.
- DeSteven, Diane, and Putz, Francis. 1985. Mortality rates of some rain forest palms in Panama. **Principes. 29**: 162-165.
- Durigan, G., Baitelo, J.B., Franco, G.A.D.C., Siqueira, M.F. (2004) **Plantas do Cerrado Paulista : Imagens de uma paisagem ameaçada**. Páginas e Letras Editora e Gráfica. São Paulo. 475p.
- Grice A.C., Campbell S.D., McKenzie J.R., Whiteman L.V., Pattison M., Headricks K., Andrew M.H. (2004) Problem population structure exemplified by the invasive tropical shrub *Parkinsonia aculeate* L. in Northern Australia. **Rangeland Journal 26**: 237-248.
- Enright, N.J. & Watson, A.D. (1992) Population dynamics of the nikau palm, *Rhopalostylis sapida* (Wendl. et Drude), in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. **New Zealand Journal of Botany 30**: 29-30.
- Enright, N.J., Franco, M., Silvertown, J. (1995) Comparing plant life histories using elasticity analysis, the importance of life span and the number of life-cycle stages. **Oecologia 104**: 79-84.

- Fonseca, M.G. (2001) Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Muell.Arg.(Apocynaceae) em dois fragmentos de Floresta Semidecídua no município de Campinas, SP. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Freckleton, R.P., Silva Matos, D.M. & Bovi, M.L.A. (2003). Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. **Journal of Applied Ecology** **40**: 846-858.
- Hay, J.D. (2001) Aspectos da ecologia de populações de plantas nativas no cerrado do Brasil. IN: Araujo, E.L., Moura, A.N., Sampaio, E.V.S.B., Gustinari, L.M.S. & Carneiro, J.T.M(eds). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil. Imprensa Universitária UFRPE**, Recife.
- Hoffmann W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. **Ecology** **80**: 1354–1369.
- Hutchings, M.J. (1997) The structure of plant population. In: Crawley, M.J.(org.) **Plant Ecology**. Blackwell Science Ltd.London
- Ivanauskas, N.M. (2001) **Formações florestais do Estado de São Paulo: espécies arbóreas e fatores abióticos condicionantes**. Projeto apresentado à FAPESP, como parte dos requisitos para a obtenção de Bolsa de Pós-Doutorado vinculado ao Projeto Temático Parcelas Permanentes BIOTA-FAPESP.
- Köppen W. (1948) Climatologia. Fondo de Cultural Econômica, México.
- Lenza, E. And Oliveira, P.E. (2005) Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **28**: 179-190.

- Lefkovitch, LP. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. **Biometrics 21**: 1-18.
- Lorenzi, H. (1992) **Árvores Brasileiras**, vol. 1. Editora Plantarum. Nova Odessa, São Paulo.
- Lorenzi, H. (2002) **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**, vol.1/4.ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Marcos, C.S. & Silva Matos, D.M. 2003. Estrutura de populações de palmiteiro (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. **Floresta e Ambiente 10**: 27-37.
- Mantovani, W., Rodrigues, R.R., Rossi, L., Romaniuc-Neto, S., Catarino, L.E.M. e Cordeiro, I. (1990) A vegetação na Serra do Mar em Salesópolis, SP. In Anais do Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: estrutura, função e manejo. Academia de Ciências do Estado de São Paulo, São Paulo. p.348-384.
- Matos, M.B. and Silva-Matos, D.M. (1998) Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. **Journal of Ecology 86**: 706-708.
- Melo M.R.F., Mantovani W. (1994) Composição florística e estrutura fitossociológica da mata atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica 9**: 107-158.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature 403**: 853-858.
- Nascimento, A. R. T.; Corteletti, J. M.; Almeida, S. S. (1997) Distribuição espacial de sementes e juvenis de *Astrocaryum aculeatum* G.F.W. Meyer (*Arecaceae*) em floresta de terra firme. In: LISBOA, P. L. B. (org.). Caxiuanã. Belém: Museu

Paraense Emílio Goeldi-MCT/CNPq, p.287-296. NIMER, E. Clima. In: IBGE: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

Pfeifer, R.M., Noffs, M. & Silva, D.A. (1989) Correlação de características do meio biofísico do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. **Revista do Instituto Florestal 1**: 39-49.

Pires, L.A. (2006) Ecofisiologia de espécies ocorrentes em uma floresta de restinga da Ilha do Cardoso, Sp. 2006. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista. Instituto de Biociências

Pinard, M. (1993) Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in a Extrative Reserve in Acre, Brazil. **Biotropica 25**: 2-14.

Piñero, D., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. (1984) A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. **Journal of Ecology 72**: 997-991

Virillo, C.B. (2006) Dinâmica e Estrutura de Populações de espécies Lenhosas no Cerrado de Itirapina, SP. Tese de Mestrado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. 99p.

Salis, S.M., Shepherd, G.J. and Joly, C.A. (1995) Floristic comparison on mesophytic semideciduous forest of the interior of the state of São Paulo, Southeast of Brazil. **Vegetatio 119**:155-164.

Santos, S.L. & Válio, I.F.M. (2002) Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica 25**: 89-92.

- Schemske D.W., Douglas W., Husband B.C., Ruckelshaus M.H., Goodwillie C., Parker I.M., Bishop J.G. (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. **Ecology** **75**: 584-606.
- Silva- Matos, D. M. (1995) Population Ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae). Tese de Doutorado. University of East Anglia, Norwich. England. 187p.
- Silva Matos, D.M.S. and Watkinson, A.R. (1998). The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. **Biotropica** **30**: 595-603.
- Silva Matos D.M., Watkinson A.R., Freckleton R.P. (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology** **80**: 2635-2650.
- Silva Matos D.M., Santos C.J., Chevalier D.R. (2002) Fire and restoration of the largest urban forest of the world in Rio de Janeiro City, Brazil. **Urban Ecosystems** **6**: 151-161.
- Silvertown, J.K., Franco, M., Pisanty, I. and Mendonza, A. (1993) Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**: 465-476.
- Souza, A.F. and Martins, F.R. (2004) Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation** **13**: 1611-1632.
- Swaine, M.D.; Lieberman, D. and Putz, F.E. (1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology** **3**: 359-366

- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988) On the definition of ecological groups in tropical rain forests. **Vegetatio** **75**: 81-86.
- Tabarelli, M. and Mantovani, W. (1998) A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** **22**: 217-223.
- Torres, R.B., Martins, F.R. and Kinoshita, L.S. (1997) Climate, soil and tree flora relationships in forest in the state of São Paulo, southeastern Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **20**: 41-49.
- van Ardel, T.R. 2003. Floristic composition and diversity of three swamp Forest in Northwest Guyana. **Plant Ecology** **167**: 293–317.
- Watkinson, A.R. (1980) Density-dependence in single species populations of plants. **Journal of Theoretical Biology** **83**: 345-357.

### Conclusão e Considerações finais

As diferenças encontradas para as populações de *T. guianensis* da restinga e cerradão mostram formas de variação fenotípica que garantem o estabelecimento de populações em condições ambientais variáveis. Apesar da ausência de diferenças para as populações quanto às taxas de crescimento populacional, podemos reconhecer diferenças na sua dinâmica populacional, o que certamente pode ser considerado um sinal de que a estratégia de plasticidade que garante a aclimação na restinga ou no cerradão garante a estabilidade populacional em uma condição ou outra.

Nesse caso, a espécie tem possibilidade de se manter estável, ainda que em variáveis densidades de indivíduos, até que lhe seja imposta uma condição ambiental crítica que atinja fases mais sensíveis da sua história de vida. Assim, para as populações estudadas, qualquer perturbação que atinja a sobrevivência de adultos na restinga e a transição de imaturos do cerradão, será suficiente para alterar sua estabilidade. Ainda, as análises de elasticidade mostram maior contribuição da sobrevivência para o crescimento da população de *T. guianensis* na restinga, enquanto indicam maior contribuição do crescimento no cerradão. Este fato reafirma a estratégia do modelo arquitetural de Troll para *T. guianensis*, que apresenta maior contribuição da transição no cerradão, com uma fase efêmera de plântula devido a rápida passagem para o estágio jovem. Por outro lado, na restinga a população investe em sobrevivência, podendo inclusive haver formação de banco de plântulas, sendo que, neste estágio podem permanecer durante anos sob o dossel da floresta.

Apesar de ochloespécies, aparentemente, apresentar características de variações morfológicas em suas áreas de ocorrência, nem sempre ligadas à área e ao clima (White,

1962), algumas variáveis geográficas devem ser consideradas, porém não de forma isolada, mas sim correlacionadas. Além disso, é inegável que parte das diferenças entre as populações possam estar relacionadas aos diferentes graus de fragmentação das áreas. A restinga no Parque Estadual Ilha do Cardoso, ocupa uma área de 848 ha (Kronka *et al.* 2005), sendo isolada do continente, com ausência de estradas e menor perturbação do entorno atualmente. Diferentemente, a área de cerrado, localizada na estação Ecológica de Assis, faz parte do cenário atual do cerrado paulista, em estado de intensa fragmentação, restando 1% da cobertura existente, e pouco representado em unidade de conservação, onde são raros fragmentos de cerrado e de ecótono Cerrado/Floresta no centro-oeste do estado (Rodrigues *et al.* 2008).

Apesar de pouco estudos, o método de dinâmica de populações com base em modelos matriciais pode subsidiar, de forma mais real, informações sobre a estabilidade das populações e os pontos-chaves de sua vulnerabilidade. Também, estudos de dinâmica podem indicar comportamentos demográficos de populações naturais já estabelecidas em diferentes condições fitogeográficas, e sendo, portanto, de grande importância para manejo e conservação de espécies de distribuição abrangente, como *T. guianensis*, úteis na recomposição de ecossistemas. Além disso, estudos de dinâmica de populações de ampla distribuição podem servir como pista para o conhecimento do caminho de adaptações pretéritas e futuras das espécies de acordo com as variações ambientais impostas aos ecossistemas dentro de uma dinâmica global.

## Referências

- Araújo, G.M., Barbosa, A.A.A., Arantes A.A & Amaral A.F. (2002) Composição florística de veredas no município de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 475-493
- Araújo, G. M. and Haridasan, M. (1997) Estrutura fitossociológica de duas matas mesófilas semidecíduas, em Uberlândia, Triângulo Mineiro. **Naturalia**, **22**: 115-129.
- Arista, M. (1995) The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. **Forest Ecology and Management**, **74**: 81-89.
- Armstrong W., Brändle R.S., Jackson M.B. (1994) Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botânica Neerlandica** **43**: 307-358.
- Barros F., Melo M.M.R.F, Chiea S.A.C., Kirizawa M., Wanderley M.G.L., Jung-Mendaçolli S.L. (1991) Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. In **Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso** (M.M.R.F. Melo, F. Barros, M.G.L. Wanderley, M. Kirizawa, S.L. Jung-Mendaçolli, & S.A.C. Chiea, eds.). Instituto de Botânica, São Paulo 1: 1-184.
- Barroso, G.M. (1991) **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. v.2. Imprensa Universitária, Viçosa.
- Batschelet, E. (1978) **Introdução à Matemática para Biocientistas**. São Paulo, Edusp.
- Brando P.M., Durigan G. (2005) Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). **Plant Ecology** **175**: 205-215.
- Begon, M; Colin, R. & Harper, J. L. 2007. **Ecologia, de Indivíduos a Ecossistemas**. Artmed Editora AS, 4a. Ed., Porto Alegre, 752p.

- Bernacci L.C., Martins F.R., Santos F.A.M. (2008) Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). **Acta botânica brasílica 22**: 119-130.
- BIOTA (2006)- PARCELAS PERMANENTES BIOTA FAPESP. IV Relatório Temático do Projeto de Parcelas Permanentes – Parte II: Fatores Abióticos . Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em 2008, 2009, 2010.
- BIOTA/FAPESP. (2007) **Diretrizes para conservação e restauração da biodiversidade no Estado de São Paulo**. Imprensa Oficial do Estado .São Paulo. 236 pp.
- Boerger, M.R, Alves, L.C, Negrelle, R.R.B. (1998) Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da florestas. **Biotemas 11**: 27-38
- Botrel, R.T., Oliveira-Filho, A.T., Rodrigues, L.A. & Curi, N. (2002) Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica 25**:195-213.
- Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics 13**: 115-155
- Brando P.M., Durigan G. (2004) Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). **Plant Ecology 175**:205-215.
- Callaway, R.M., Pennings, S.C., Richards, C.L (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology 84**: 1115-1128.

- Camargos, V.L., Silva A.F., Meira Neto, J.A.A., & Martins, S.V. (2008) Influencia de fatores edáficos sobre variação florística na floresta Estacional Semidecídua no interior da Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. **22**:75-84.
- Cardoso-Leite, E., Covre, T.B., Ometto, R.G., Cavalcanti, D.C., Pagani, M.I. (2004) Fitossociologia e caracterização sucessional de um fragmento de mata ciliar, em Rio Claro/SP, como subsídio à recuperação da área. **Revista do Instituto Florestal** **16**: 31-41.
- Cardoso, E. & Schiavini, I. (2002) Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 277-289.
- Caswell, H. (1978) A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, **Theoretical Population Biology** **14**: 215–230.
- Caswell, H. (1989) **Matrix Populations Models**. Sinauer, Sunderland. 328p.
- Caswell, H. (2001) **Matrix populations models: construction, analysis and interpretation** (Second Edition). Sinauer Sunderland, MA, USA.
- Clark, D. A., and D. B. Clark. (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist** **124**: 769–788.
- Cochrane, M.A. & Schulze, M.D. (1998) Forest Fires in the Brazilian Amazon. **Conservation Biology** **12**: 948-950.
- Cochrane, M.A. (2001) Synergistic Interactions between Habitat Fragmentation and Fire in Evergreen Tropical Forests. **Conservation Biology** **15**:1515-1521.
- Costa, A.A. e Araújo, G.M. (2001) Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Acta botânica brasilica** **15**: 63-72.

- Costa, L. G. S.; Mantovani, W. (1995) Dinâmica sucessional da floresta mesófila semidecídua em Piracicaba (SP). **Oecologia Brasiliensis.1**: 291-305.
- Dechamps, C, Lefèbvre, C, Noret, N, Meerts, P (2006) Reaction norms of life history traits in response to zinc in *Thlaspi caerulescens* from metalliferous and nonmetalliferous sites. **New Phytologist 173**: 191- 198.
- DeSteven, Diane, and Putz, Francis. 1985. Mortality rates of some rain forest palms in Panama. **Principes. 29**: 162-165.
- Donohue, K. (2005) Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. **New Phytologist 166**: 83–92
- Durigan, G, Silveira, E (1999) Riparian forest restoration in cerrado, Assis, SP, Brazil. **Scientia Florestalis 56**: 135- 144.
- Durigan G. (2002) Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. **Acta botanica brasílica 16**: 251-262.
- Durigan, G., Baitelo, J.B., Franco, G.A.D.C., Siqueira, M.F. (2004) **Plantas do Cerrado Paulista : Imagens de uma paisagem ameaçada**. Páginas e Letras Editora e Gráfica.São Paulo. 475p.
- Eiten, G. 1983. **Classificação da vegetação do Brasil**. Brasília, DF: Conselho Nacional de Pesquisas - CNPq. 305
- Emery, R. J. N., Reid, D. M., Chinnappa, C. C. (1994) Phenotypic plasticity of stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*: the role of ethylene and response to wind. **Plant, Cell and Environment 17**: 691-700

- Enright, N.J. & Watson, A.D. (1992) Population dynamics of the nikau palm, *Rhopalostylis sapida* (Wendl. et Drude), in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. **New Zealand Journal of Botany** **30**: 29-30.
- Enright, N.J., Franco, M., Silvertown, J. (1995) Comparing plant life histories using elasticity analysis, the importance of life span and the number of life-cycle stages. **Oecologia** **104**: 79–84.
- Fonseca, M.G. (2001) Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Muell.Arg.(Apocynaceae) em dois fragmentos de Floresta Semidecídua no município de Campinas, SP. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Freckleton, R.P., Silva Matos, D.M. & Bovi, M.L.A. (2003). Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. **Journal of Applied Ecology** **40**: 846-858.
- Gomes, F.H. & Vidal-Torrado, P. (2005) Mapa ultradetalhado de solos da parcela sob restinga do projeto "parcelas permanentes" do BIOTA. In: Simpósio Interno do Projeto: DIVERSIDADE, DINÂMICA E CONSERVAÇÃO EM FLORESTAS DE SÃO PAULO: 40 HA DE PARCELAS PERMANENTES, 3. Resumos. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz.
- Grice A.C., Campbell S.D., McKenzie J.R., Whiteman L.V., Pattison M., Headricks K., Andrew M.H. (2004) Problem population structure exemplified by the invasive tropical shrub *Parkinsonia aculeate* L. in Northern Australia. **Rangeland Journal** **26**: 237-248.
- Guimarães, M.A. (2003) Frugivoria por aves em *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) na zona urbana do município de Araruama, estado do Rio de Janeiro, sudeste brasileiro. **Atualidades Ornitológicas** **116**: 1-10.

- Haffer, J. (1992) Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia. **Estudos Avançados 6**: 7-39.
- Haffer, J.; Prance, G.T. (2002) Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **Estudos avançados 16**: 175-206.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. (1978) **Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis**. Springer, New York.
- Hay, J.D. (2001) Aspectos da ecologia de populações de plantas nativas no cerrado do Brasil. In: Araujo, E.L., Moura, A.N., Sampaio, E.V.S.B., Gustinari, L.M.S. & Carneiro, J.T.M(eds). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil. Imprensa Universitária UFRPE**, Recife.
- Hoffmann W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. **Ecology 80**: 1354–1369.
- Hoffmann W.A., Solbrig O.T. (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. **Forest Ecology and Management 180**: 273-286.
- Hutchings, M.J. (1997) The structure of plant population. In: Crawley, M.J.(org.) **Plant Ecology**. Blackwell Science Ltd.London
- Ivanauskas, N.M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R.R. (2000) Similaridade florística entre áreas de Floresta Atlântica no Estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology 1**: 71-81.

- Ivanauskas, N.M. (2001) **Formações florestais do Estado de São Paulo: espécies arbóreas e fatores abióticos condicionantes**. Projeto apresentado à FAPESP, como parte dos requisitos para a obtenção de Bolsa de Pós-Doutorado vinculado ao Projeto Temático Parcelas Permanentes BIOTA-FAPESP.
- Janzen D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**: 501-528.
- Jiménez-Ambriz, G, Pettit, C, Bourrié, I, Dubois, S, Olivieri, I, Ronce, O. (2006) Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi caerulescens* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France: role of gene flow, selection and phenotypic plasticity. **New Phytologist** **173**: 199-215.
- Kammesheidt L. (2000) Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. **Acta Oecologica** **21**: 37-48
- King, D.A. (1998) Relationship between crown architecture and branch orientation in rain forest trees. **Annals of Botany** **82**:1-7.
- Köppen W. (1948) Climatologia. Fondo de Cultural Econômica, México.
- Kronka, F. J. N. (1998) *Áreas de Domínio do cerrado no Estado de São Paulo*. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente
- Lau, O.L.A. (2009) Evolution of Tree Architecture in the Brazilian Cerrado. A thesis submitted for the degree of master of science Botany. Raleigh, North Carolina, 55p.
- Lenza, E. And Oliveira, P.E. (2005) Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **28**: 179-190.

- Lefkovitch, LP. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. **Biometrics 21**: 1-18.
- Lorenzi, H. (1992) **Árvores Brasileiras**, vol. 1. Editora Plantarum. Nova Odessa, São Paulo.
- Lorenzi, H. (2002) **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**, vol.1/4.ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Mantovani, W., Rodrigues, R.R., Rossi, L., Romaniuc-Neto, S., Catarino, L.E.M. e Cordeiro, I. (1990) A vegetação na Serra do Mar em Salesópolis, SP. In Anais do Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: estrutura, função e manejo. Academia de Ciências do Estado de São Paulo, São Paulo. p.348-384.
- Marcos, C.S. & Silva Matos, D.M. 2003. Estrutura de populações de palmiteiro (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. **Floresta e Ambiente 10**: 27-37.
- Martins S.E., Rossi L., Sampaio P.S.P., Magenta M.A.G. (2008) Caracterização florística de comunidades vegetais de restinga em Bertioga, SP, Brasil. **Acta botanica brasílica 22**: 249-274.
- Matos, M.B. and Silva-Matos, D.M. (1998) Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. **Journal of Ecology 86**: 706-708.
- Melo M.R.F., Mantovani W. (1994) Composição florística e estrutura fitossociológica da mata atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica 9**: 107-158.
- Melo, M.M.R.F. (2000) Demografia de árvores em floresta pluvial tropical Atlântica, Ilha do Cardoso, SP, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.

- Millet J., Bouchard A., Édelin C. (1998) Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. **Canadian Journal of Botany** **76**: 2100–2118.
- Miner B.G., Sultan S.E., Morgan, S.G., Padilla D.K., Relyea R.A. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution** **20**: 685-692.
- Moreno, M.I.C. (2001) Relação entre Vegetação e Solo em um Gradiente Florestal na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia – MG. 82p.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**: 853-858.
- Nascimento, A. R. T.; Corteletti, J. M.; Almeida, S. S. (1997) Distribuição espacial de sementes e juvenis de *Astrocaryum aculeatum* G.F.W. Meyer (*Arecaceae*) em floresta de terra firme. In: LISBOA, P. L. B. (org.). Caxiuanã. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi-MCT/CNPq, p.287-296. NIMER, E. Clima. In: IBGE: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Negrelle, R. (1995) Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. **Biotropica** **27**: 448-454.
- Negrelle R.R.B. (2006) Composição florística e estrutura vertical de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Planície Quaternária. **Hoehnea** **33**: 261-289.
- Oliveira, P.E. (1996) Dioecy in the Cerrado vegetation of Central Brasil. **Flora** **191**: 235-243.
- Oliveira Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica** **32**: 793-810

- Oliveira-Filho, A. T.; Ratter, J. A. (1995) A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany** **52**: 141-194.
- Pagano S.N., Cesar O., Leitão-Filho H.F. (1989) Composição florística do estrato arbustivo-arbóreo da vegetação de cerrado da Área de Proteção Ambiental (APA) de Corumbataí - Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia** **49**: 37-48.
- Pfeifer, R.M., Noffs, M. & Silva, D.A. (1989) Correlação de características do meio biofísico do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. **Revista do Instituto Florestal** **1**: 39-49.
- Pires, L.A. (2006) Ecofisiologia de espécies ocorrentes em uma floresta de restinga da Ilha do Cardoso, Sp. 2006. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista. Instituto de Biociências
- Pinard, M. (1993) Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in a Extractive Reserve in Acre, Brazil. **Biotropica** **25**: 2-14.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. (1984) A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. **Journal of Ecology** **72**: 997-991
- Prado, D.E. and Gibbs, P.E (1993). Patterns of species distribution in the dry seasonally forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **4**: 902-927.
- Rizzini, C.T. (1997) **Tratado de Fitogeografia do Brasil**. Âmbito cultural Edições. São Paulo. 747p
- Salis, S.M., Shepherd, G.J. and Joly, C.A. (1995) Floristic comparison on mesophytic semideciduous forest of the interior of the state of São Paulo, Southeast of Brazil. **Vegetatio** **119**:155-164.

- Sampaio, D. (2004) Levantamento das espécies arbóreas de uma parcela permanente em floresta de restinga do parque estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia São Paulo. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. 161 p.
- Santana, WMS, Silva-Mann, R, Ferreira, RA, Arrigoni-Blank, MF, Blank, Poderoso, AF (2009) Morphology of fruits, flowers and seeds of pau-pombo (*Tapirira guianensis* Aublet. - Anacardiaceae) in São Cristóvão, SE, Brazil. **Scientia Florestalis 37**: 47-54.
- Santos, S.L. & Válio, I.F.M. (2002) Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica 25**: 89-92.
- Scarano F.R., Barros C.L., Loh R.K.T., Mattos E.A. Wendt T. (2009) Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia 60**: 221-235.
- Schemske D.W., Douglas W., Husband B.C., Ruckelshaus M.H., Goodwillie C., Parker I.M., Bishop J.G. (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. **Ecology 75**: 584-606.
- Schiavini, I. (1997) Environmental characterization and groups of species in gallery forests. *In* Proceedings of the International Symposium on Assessment and Monitoring of Forests in Tropical Dry Regions with Special Reference to Gallery Forests. (J. Imaña-Encinas & C. Kleinn, eds.). Universidade de Brasília, Brasília, p.107-116.
- Schlichting CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review Ecology and Systematics 17**: 667–693.

- Silva Matos, D. M. (1995) Population Ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae). Tese de Doutorado. University of East Anglia, Norwich. England. 187p.
- Silva Matos, D.M.S. and Watkinson, A.R. (1998). The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. **Biotropica** **30**: 595-603.
- Silva Matos D.M., Watkinson A.R., Freckleton R.P. (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology** **80**: 2635-2650.
- Silva Matos D.M., Santos C.J., Chevalier D.R. (2002) Fire and restoration of the largest urban forest of the world in Rio de Janeiro City, Brazil. **Urban Ecosystems** **6**: 151-161.
- Silva, M.; Siqueira, E. R. and Costa, J.L.S. (2004) Hidrólise de diacetato de fluoresceína como bioindicador da atividade microbológica de um solo submetido a reflorestamento. **Ciencia. Rural [online]** **34(5)**:1493-1496.
- Siqueira, A.S. (2006) Alometria de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em diferentes fisionomias do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO. **Biota Neotropica** **6**:  
<http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?shortcommunication+bn01806032006>
- Silvertown, J.K., Franco, M., Pisanty, I. and Mendonza, A. (1993) Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**: 465-476.
- Souza, A.F. and Martins, F.R. (2004) Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation** **13**: 1611–1632.

- Sposito T.C., Santos F.A.M. (2001) Sacling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. **American Journal of Botany** **88**: 939-949.
- Sterck F.J., Bongers F. (1998) Ontogenetic changes in size, allometry and mechanical design of tropical rainforest trees. **American Journal of Botany** **85**: 266-272.
- Swaine, M.D.; Lieberman, D. and Putz, F.E. (1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology** **3**: 359:366
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988) On the definition of ecological groups in tropical rain forests. **Vegetatio** **75**: 81-86.
- Tabarelli, M. and Mantovani, W. (1998) A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** **22**: 217-223.
- Torres, R.B., Martins, F.R. and Kinoshita, L.S. (1997) Climate, soil and tree flora relationships in forest in the state of São Paulo, southeastern Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **20**: 41-49.
- van Ardel, T.R. 2003. Floristic composition and diversity of three swamp forest in Northwest Guyana. **Plant Ecology** **167**: 293–317.
- Veloso H.P., Filho A.L.R.R., Lima J.C.A. (1991) **Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um sistema universal**. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 124 p.
- Via S, Gomulkiewicz R, Dejong G, Scheiner SM, Schlichting CD, van Tienderen PH (1995). Adaptive phenotypic plasticity – consensus and controversy. **Trends in Ecology & Evolution** **10**: 212–217.
- Vilela, E.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Gavilanes, M.L. e Carvalho, D.A. (1993) Espécies de matas ciliares com potencial para estudos de revegetação do Alto Rio Grande, sul de Minas. **Revista Árvore** **17**(2): 117-128.

- Virillo, C.B. (2006) Dinâmica e Estrutura de Populações de espécies Lenhosas no Cerrado de Itirapina, SP. Tese de Mestrado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. 99p.
- Watkinson, A.R. (1980) Density-dependence in single species populations of plants. **Journal of Theoretical Biology** **83**: 345-357.
- Weiner J (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **6**: 207–215.
- Weiner J., Thomas S.C. (1992) Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology** **73**: 648-656.
- Whitmore, T.C. (1975) **Tropical Rain Forest of the far East**. Clarendon Press, Oxford.