

PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE *Genipa americana* L. (RUBIACEAE) EM DUAS POPULAÇÕES DE MATA RIPÁRIA DO RIO MOJI-GUAÇU, SP*

Cybele de Souza Machado CRESTANA**

RESUMO

● trabalho visa ao conhecimento do padrão espacial de *Genipa americana* L., em duas populações de mata ripária do rio Moji-Guaçu, SP, e faz parte de um estudo mais amplo sobre a biologia de reprodução que abordou a biologia floral, a fenologia, a dispersão de propágulos, o recrutamento de plântulas e a estrutura populacional da espécie. Foram utilizadas duas amostras iguais, de 20.900 m², em que se mapeou a ocorrência de *G. americana* L., diferenciando-se as populações de jovens e adultos masculinos e femininos. Foram determinados: a função de densidade, o padrão de distribuição espacial (Greig-Smith), as distâncias entre vizinhos mais próximos e o Índice de Segregação de Pielou. As populações mostraram densidade de 0,35 e 0,70 indivíduos/parcela, respectivamente; padrão de distribuição aleatório; distâncias médias de 8,45 m e 5,98 m entre vizinhos mais próximos, e segregação parcial entre adultos e jovens e entre adultos masculinos e femininos. Quanto às relações com os outros aspectos da biologia, esses resultados mostraram coerência com a dioécia, o alcance do vôo do polinizador, a distância entre plântulas e o parental mais próximo e com o esforço regenerativo da espécie, em face das características do ambiente ciliar.

Palavras-chave: *Genipa americana*, mata ripária; padrão de distribuição espacial.

1 INTRODUÇÃO

O padrão de dispersão (ou distribuição espacial) de uma população, na área que ela ocupa, não é freqüentemente regular. Mesmo em se tratando de habitat totalmente uniforme, o que raramente ocorre, e estando os membros da população nele distribuídos randomicamente, isto é, como se a posição de cada um fosse determinada ao acaso, sem influência das posições de seus companheiros, o padrão de dispersão, em detalhe, mostrar-se-á irregular. A maior parte dos padrões de dispersão não é do tipo uniforme,

ABSTRACT

The present work aims the knowledge of the spatial pattern of *Genipa americana* L., in two riparian forests populations of Moji-Guaçu river, SP, as a part of a study on reproductive biology, which approached floral biology, phenology, seedling dispersion, seedling recruitment and population structure of the species. Two identical samples of 20,900 m² were used, in which the occurrence of *G. americana* L. was mapped; male and female adult and juvenile populations were distinguished. The following parameters were determined: density role, spatial distribution pattern (Greig-Smith), distances between nearest neighbors and Pielou Segregation Index. The populations showed densities of 0.35 and 0.70 individuals/plots, respectively; random distribution pattern; mean distances of 8.45 m and 5.98 m between nearest neighbors, and partial segregation between adults and juveniles and between male and female adults. Concerning to other aspects of biology, these results showed agreement to dioecy, the range flight of the pollinator, distance between seedlings and the nearest parental, and with the regenerative effort of the species, according to the characteristics of the riparian environment.

Key words: *Genipa americana*, riparian forest; spatial distribution pattern.

nem mesmo casual, porém, exibe agrupamentos distintos localizados de forma irregular em uma área vazia ou escassamente ocupada. Esta situação pode refletir irregularidades do habitat, reforçadas pela reprodução dos organismos nos locais favoráveis; além disso, muitas espécies tendem a se agrupar, mesmo em áreas uniformes (Solomon, 1980).

Esta pesquisa teve como objetivo estudar o padrão de distribuição espacial de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) em duas populações de mata ripária do rio Moji-Guaçu, SP.

(*) Aceito para publicação em junho de 2003.

(**) Instituto Florestal, Caixa Postal 1322, 01059-970, São Paulo, SP, Brasil.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Um modo inicial de se trabalhar os dados de populações vegetais é através de estudos demográficos que descrevem sua estrutura, diferenciando e contrastando, quantitativamente, sexos ou classes etárias. Os resultados de tal categoria de estudos, se bem interpretados, permitem vários tipos de inferências sobre a comunidade: estágio de maturidade, grau de estabilidade, classe seral, capacidade de auto-regeneração e manutenção, em resposta a perturbações periódicas do meio. Permitem, ainda, através da altura e do diâmetro, inferir indiretamente sobre as espécies: seu tempo de vida e ritmo de desenvolvimento na seqüência dos diferentes "status" de idade (Barbour *et al.*, 1987). Associados a características ambientais como tipo de solo, microclima, temperatura, umidade, relevo, entre outras, refletem o nível de adaptação das espécies aos micro-habitats.

Outra preocupação quanto a estudos de comunidades vegetais é a de completar a descrição demográfica com a identificação de padrões de distribuição espacial, para a totalidade da população ou para sexos ou idades, em separado.

Métodos quantitativos têm sido desenvolvidos procurando utilizar inferência estatística para responder a três problemas básicos nesse campo: definir índices de dispersão indicadores de padrão aleatório, agrupado ou uniforme na distribuição espacial dos indivíduos; determinar, no caso de ocorrência de padrão agrupado, o tamanho do agrupamento; detectar distribuição associada ou não entre duas espécies ou entre dois grupos de idade, sexo ou tamanho dentro da mesma população. Clark & Evans (1954), Greig-Smith (1957), Pielou (1959; 1961), entre outros, criaram procedimentos de cálculo baseados no contraste entre distribuições de probabilidades esperadas a partir de pressupostos assumidos e as distribuições observadas dos indivíduos nas áreas sob estudo. Paralelamente, diferentes procedimentos amostrais têm sido estudados, e suas vantagens e limitações discutidas. São dois os procedimentos básicos de amostragem: pela definição de parcelas de coleta, dentro das quais as ocorrências de indivíduos são examinadas – Método de Parcelas – utilizado nos trabalhos de Greig-Smith (*op. cit.*), por exemplo, e pelo trabalho direto sobre as relações espaciais entre os indivíduos amostrados – Método de Distâncias – utilizado por Clark & Evans e Pielou (*op. cit.*).

No primeiro caso, a densidade é o ponto de partida para se pensar na distribuição espacial; no segundo, os mecanismos que regem as relações entre indivíduos e seus vizinhos.

As limitações ou dificuldades apontadas com relação ao Método de Parcelas consistem na influência da densidade e do tamanho das parcelas, que podem mascarar os padrões ou gerar erros na interpretação dos resultados. O esforço dos estudiosos tem sido dirigido, neste caso, para a criação de fatores de correção desses efeitos (Greig-Smith, 1957; Índice de Morisita, 1959).

Quanto ao Método de Distâncias, o esforço consiste em minimizar as dificuldades na amostragem, uma vez que os indivíduos que fazem parte da amostra e seus vizinhos, só podem ser escolhidos após levantamento completo da população, o que, no caso de certas comunidades vegetais, é tarefa particularmente trabalhosa e difícil. Uma variação do Método do Vizinho mais próximo foi criada por Pielou (*op. cit.*) e consiste em amostrar pontos aleatórios a partir dos quais são identificadas as plantas mais próximas e, então, tomadas as distâncias entre estas e seus vizinhos mais próximos.

Também na categoria de trabalhos sobre padrões de distribuição espacial, há autores que se dedicam à investigação de relações entre características da estrutura e padrão de agrupamento das populações, com a exploração do ambiente. Entre esses trabalhos está o de Forman & Hahn (1980) sobre padrões de distribuição espacial envolvendo 28 espécies arbóreas comuns e o mapeamento de cinco espécies "raras" em 4 ha de floresta semi-sempreverde, no Caribe, pelo Método das Distâncias do vizinho mais próximo. A análise apresenta como resultados a predominância de padrões agregados, com pequenas distâncias médias entre indivíduos da mesma espécie, o que, segundo os autores, parece prevalecer em florestas tropicais, e padrão de agregação com grandes distâncias entre árvores para as espécies "raras".

Ainda na mesma direção encontra-se a pesquisa de Silva & Lopes (1982) realizada em área de 35 ha na Flona – Tapajós, no Pará, buscando escolher uma unidade de amostra para inventários florestais. Pela análise da distribuição espacial de 11 espécies nativas, verificada através do Índice de Não-aleatoriedade de Pielou (1959), encontrou-se padrões de distribuição fortemente agrupados para nove espécies e aproximadamente aleatórios para as duas restantes, reforçando a crença de que a distribuição uniforme é rara em florestas tropicais.

Outro exemplo se encontra nos estudos de Hubbell & Foster (1983) sobre o padrão de distribuição espacial de 33 espécies de dossel, em 50 ha de floresta úmida, no Panamá. Num contexto de conservação, os três tipos de padrão são examinados; destaca-se o padrão agregado para estudos de relações entre as espécies e o ambiente, e o detalhamento do efeito do tamanho e distância entre as parcelas sobre a composição dessas agregações, em termos de dominância e diversidade.

Leão (1988) avaliou a distribuição espacial de árvores adultas em 400 ha de floresta tropical, na Amazônia. Espécies como *Carapa guianensis* (Meliaceae) e *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae) apresentam distribuição agrupada quando se considera toda a área inventariada, e dispersa quando a área considerada passa a ser 40 ha; *Goupia glabra* (Celastraceae), que tem distribuição agrupada nos 400 ha, mostra-se agrupada ou não quando se considera a metade desta área, e conforme o local de amostragem, mas, dispersa, se a área considerada for 40 ha, no local de agrupamento.

Como um segundo tipo nessa categoria destacam-se trabalhos sobre padrões de distribuição espacial que procuram explicá-los por variações no micro-habitat. Nakagima & Monteiro (1987) em trabalho realizado sobre duas espécies de *Styrax*, *S. camporum* e *S. ferrugineus* (Styracaceae) compararam suas ocorrências e padrões de distribuição espacial em duas áreas de cerrado no Estado de São Paulo, uma das quais sofrendo queimada anual. Usando o Índice R de Clark & Evans para determinação do padrão de distribuição espacial e o Método de Pielou para determinação da segregação e simetria entre as duas espécies, seus resultados revelaram a ocorrência das duas espécies somente na área não sujeita à queimada, com diferentes padrões de distribuição (fracamente agregada e uniforme, não segregadas e simétricas). Na área sujeita ao fogo, foi observada somente a ocorrência de *S. ferrugineus*, com padrão de distribuição uniforme, parecendo evidenciar a não resistência das sementes de *S. camporum* ao fogo.

A estrutura populacional, acrescida da verificação da distribuição espacial em termos de segregação de sexos, foi relacionada a quatro diferentes ambientes em pesquisa realizada por Meagher (1980) com a espécie dióica *Chamaelirium luteum* (Liliaceae).

Com o objetivo de examinar a distribuição de indivíduos masculinos e femininos à vista de variações ambientais, por meio da observação do número e distância dos três vizinhos mais próximos de árvores masculinas e femininas, o autor concluiu que a ocorrência de distribuição segregada se relaciona a condições específicas de ambiente.

Oliveira *et al.* (1989) avaliaram a distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* (Guttiferae) nos cerrados de Brasília. A pesquisa apresenta a análise estrutural pela distribuição de alturas e diâmetros, comparando indivíduos jovens e adultos, e a análise do padrão de distribuição espacial através do tamanho do agrupamento, para os mesmos indivíduos, associando esses resultados a níveis de variação edáfica e de cobertura vegetal. Os resultados mostram padrões agregados tanto para a população em geral como para plântulas e adultos em separado, e o tamanho do agrupamento correspondente a parcelas de 2500 m², pelo Índice de Morisita. Considerados todos os parâmetros e gradientes, os autores concluíram que esses fatores, isolados, não são suficientes para explicar a distribuição espacial da população, que é provavelmente fruto de interação destes e de outros fatores ambientais.

Como um terceiro tipo, encontram-se as pesquisas sobre padrões de agrupamento em que os autores buscam investigar relações entre características estruturais da população e padrões de distribuição espacial com aspectos da biologia das espécies como, por exemplo, síndromes de polinização, parâmetros fenológicos, padrões de dispersão de sementes, mecanismos de estabelecimento. Trata-se de pesquisas de conteúdo relacional abrangente e complexo, que vêm recebendo a denominação e estudos de dinâmica de populações.

Entre estas encontra-se a de Bawa & Opler (1977) sobre as relações espaciais entre indivíduos femininos e masculinos de quatro espécies dióicas: *Guarea luxii* (Meliaceae), *Randia spinosa* (Rubiaceae), *Triplaris americana* (Poligonaceae) e *Zanthoxylum setulosum* (Rutaceae), realizada na Costa Rica. Os autores experimentam relações de três ordens de eventos: estudos dos padrões de distribuição (em termos de segregação de sexos) associados ao modo de exploração dos recursos do ambiente pelas plantas e ao sistema de polinização das espécies.

Através do mapeamento de todos os indivíduos reprodutivos e tratamento dos dados segundo o Método do Vizinheiro mais próximo, os autores buscam saber: se há segregação espacial entre indivíduos masculinos e femininos; se o padrão de dispersão indica reprodução assexuada de um ou de ambos os sexos; se a correlação entre a distribuição espacial e fatores do ambiente particular é igual para os dois sexos. Como resultado, encontraram diferenças não significantes nas distribuições espaciais e ausência de segregação, levantando a hipótese de que a não segregação está associada a características sexuais de adaptação ao ambiente e possivelmente facilita a polinização, em nível ótimo, por polinizadores pequenos.

Destaca-se, dentro do mesmo tipo de pesquisa, a contribuição de Hubbell (1979) que focaliza a distribuição espacial, abundância e diversidade em uma floresta seca decídua na Costa Rica, resumindo resultados de grande número de estudos, aos quais acrescenta sua pesquisa com cinco novas espécies. Um grande número de questões é colocado abordando: o padrão de distribuição predominante nas populações adultas; a comparação entre o índice de agregação de adultos e de jovens; a correlação entre a distância entre os adultos e as densidades de adultos e jovens; as distâncias esperadas entre os adultos mais próximos; as relações entre a estrutura e o padrão de distribuição espacial e a raridade de uma espécie; a associação entre a densidade e o comportamento reprodutivo individual de árvores adultas; a associação entre os sistemas de dispersão de sementes ou de cruzamento e a abundância ou o padrão de distribuição. E ainda: que conclusões podem ser tomadas quanto ao "status" de equilíbrio ou não-equilíbrio da floresta, e como se comparam os padrões de abundância relativa nas florestas secas e úmidas.

A generalização de que espécies de florestas tropicais têm adultos espaçados (baixa densidade e distribuição uniforme) não se confirmou nos resultados da pesquisa de Hubbell (*op. cit.*). Todas as espécies investigadas mostraram-se agregadas ou de distribuição aleatória (72% e 28%, respectivamente), sendo as espécies "raras" mais agregadas do que as espécies "comuns". O sistema de cruzamento não se mostrou associado à abundância ou à dispersão das espécies, porém a agregação foi associada ao modo de dispersão de sementes. As densidades de jovens decrescem à medida que se distanciam dos adultos. Espécies "raras" exibem pobre performance reprodutiva em comparação com as espécies "comuns".

As explicações de Janzen (1970) e de Connell (1971) para a baixa densidade e uniformidade dos adultos e diversidade de florestas tropicais, baseadas na predação por hospedeiros específicos e mortalidades de plântulas sob a árvore matriz, são retomadas e acrescidas por Hubbell pela proposição de um modelo estocástico simples baseado em movimentos de imigração e extinção causados por perturbações periódicas na comunidade.

Hubbell (*op. cit.*) observa ainda que as consequências potenciais de uma dispersão uniforme e de baixa densidade em espécies tropicais podem incluir baixo sucesso de polinização cruzada, redução no tamanho do deme e necessidade de polinização a longa distância. Assim, a generalização de que a distribuição de adultos de espécies arbóreas tropicais é espaçada tem gerado um número de hipóteses sobre sistemas de cruzamento não usuais em árvores tropicais ou movimentos especiais dos polinizadores sobre longas distâncias. Parece, agora, que a maioria das espécies arbóreas tropicais é, facultativa ou obrigatoriamente, de sistema reprodutivo alógamo, e a frequência de dioécia nas árvores tropicais é muito alta. Animais são os principais agentes de polinização cruzada, mais do que o vento.

Deve-se a Bullock (1982) importante pesquisa sobre a árvore dióica *Campsonera sprucei* (Myristicaceae) realizada, também, na Costa Rica. A espécie é abordada sob o ponto de vista da estrutura populacional, acrescida da determinação do padrão de distribuição espacial. Esses resultados, por sua vez, são associados ao conhecimento sobre o sistema de reprodução e à fenologia de florescimento e frutificação. Bullock (*op. cit.*) descreve o comportamento fenológico da espécie, diferenciando os dois sexos em termos de número de florescimentos por ano, número de inflorescências por árvore e número de flores por inflorescência, caracterizando concomitâncias nas ocorrências, com maior prolificidade nas árvores masculinas. Quanto ao padrão de distribuição verificado pelo Índice de Clark & Evans, a espécie mostrou padrão não-agregado, isto é, não diferente do aleatório para a população geral e tendência à agregação para plântulas. Os índices de segregação calculados pelo Método de Pielou, entre indivíduos masculinos e femininos e entre adultos e jovens, evidenciaram ausência de segregação, o que é compatível com o sistema reprodutivo alógamo e, segundo Bullock, parece ocorrer também com outras espécies dióicas estudadas no mesmo ambiente.

Platt & Hermann (1986) examinaram as relações entre síndrome de dispersão e características de uma população com 30 espécies arbóreas de dossel e subdossel, em 45 ha de floresta de clima temperado situada ao norte da Flórida e descrita em termos de fisionomia, abundância e distribuição espacial. Quanto às relações entre o modo dispersão e a população adulta, diferentemente do encontrado por outros autores, os resultados obtidos por Platt & Hermann (*op. cit.*) evidenciaram não existir associação entre o modo de dispersão de sementes e as características das espécies em nenhum dos estratos da floresta; não houve diferença, portanto, entre os efeitos da dispersão por vento ou animais na composição dos diferentes estratos, na proporção de espécies “raras” ou “comuns” ou no padrão de distribuição espacial, que para todas as espécies mostrou ser fracamente agregada na área estudada. Os autores sugerem que para a maior parte das populações florestais de grande porte, fatores de pós-dispersão e pós-estabelecimento influenciam, significativamente, o crescimento e a sobrevivência de plântulas e jovens, obliterando diferenças na distribuição espacial de adultos, que poderiam resultar de padrões de dispersão de sementes. Esses fatores podem ser agentes constantes, como predadores, ou perturbações ocasionais de grande e pequena escala, como é o caso das tempestades tropicais, ou da abertura de clareiras, por queda. Segundo Platt & Hermann (*op. cit.*) um importante fator representado pelo aumento de luz, provocado pela abertura de clareira, nem sempre é aproveitado, uma vez que o ritmo de crescimento, no caso de árvores grandes, não é suficientemente rápido para que a plântula ou uma nova árvore possa aí se estabelecer. Quanto à dominância, entretanto, os resultados evidenciaram associação com a síndrome, da seguinte maneira: para algumas das espécies estudadas a dispersão secundária, ou melhor, o comportamento do dispersor, no caso a dispersão espalhada realizada por esquilos e outros vertebrados como gaios ou ratos, é coerente com a distribuição de jovens, em baixas densidades sobre grandes áreas, mesmo a distâncias de 50 a 100 m do co-específico mais próximo. Os autores acrescentam que a dispersão espalhada de propágulos, aumentando a probabilidade de que as plântulas e as plantas jovens aproveitem a maior disponibilidade de luz resultante da abertura de clareiras, em conjunção com a persistência ou tolerância de plântulas e jovens para sobreviverem sob condições de sombreamento, parece favorecer a co-dominância das espécies nas áreas estudadas.

A tendência que se observa nestes últimos estudos, e que o trabalho de Platt & Hermann (*op. cit.*) evidencia fortemente, é a necessidade de se considerar a história de vida dos indivíduos e das espécies para a compreensão mais completa da dinâmica das populações. Isto é, a identificação do padrão de distribuição espacial apresentado pelas populações de adultos é relacionada a seu comportamento fenológico, reprodutivo e de dispersão de sementes, mas deve, também, ser contrastada com o padrão de distribuição espacial apresentado pelas populações de jovens e, se possível, de plântulas, relacionado, por sua vez, com os mecanismos de estabelecimento, com o caráter de tolerância ou não ao crescimento à sombra, a resistência à predação e à competição por nutrientes e por luz. Em resumo, o estudo dos padrões de distribuição espacial retoma a história de vida das espécies em um certo ambiente, e dá mais significado à sua capacidade de adaptação e regeneração, cujo efeito é evidenciado na estrutura demográfica da população em seu estado presente.

Mais recentemente, as pesquisas têm buscado a compreensão das relações entre a estrutura e o padrão de distribuição nas populações e os princípios que regem a sucessão, através do conhecimento dos estágios serais e que caracterizam o aspecto mais dinâmico das interações nos ecossistemas florestais.

Nessa perspectiva, encontra-se a pesquisa de Hubbell & Foster (1987), sobre a distribuição de jovens em clareiras no dossel e no sub-bosque em fase formativa e madura, realizada na floresta tropical da Ilha Barro Colorado, no Panamá. A partir de uma parcela permanente de 50 ha, que conta com mais de 300 espécies lenhosas com DAPs maiores que 1 cm, tem-se medido anualmente a altura do dossel e o número de estratos da vegetação, dados que vêm garantindo a observação anual de todas as clareiras novas existentes no dossel. As alturas do dossel estão classificadas em seis categorias que correspondem às etapas iniciais, médias e tardias na regeneração de clareiras. A distribuição de jovens de 20 espécies tem sido analisada para se avaliar a relação entre o estabelecimento das diferentes espécies e as clareiras recentes.

Comentando que os padrões de distribuição de jovens entre as espécies diferem muito, Hubbell & Foster (1987) distinguem quatro padrões a que denominam “de sol”, “de sol parcial”, “indiferentes” e “de sombra”. Nas espécies de sol os jovens concentram-se em classes baixas de altura do dossel (clareiras); nas de sombra, concentram-se em classes de dossel alto (20 a 30 m); nas de sol parcial, em classes de dossel de alturas intermediárias, enquanto as indiferentes seguem a hipótese nula. Para os autores os resultados da pesquisa demonstram quatro pontos importantes, a saber: que existem grandes diferenças entre as espécies quanto às distribuições de jovens em clareira e sob dossel de várias alturas; que existem mais categorias além das “tolerantes” e “intolerantes” ou grêmios de regeneração em função das clareiras; que a correlação entre uma estrutura populacional (distribuição de diâmetros) com predominância de indivíduos adultos e a intolerância à sombra – e entre uma estrutura com predominância de jovens (J reverso) e a tolerância à sombra – é menos forte do que se acredita, e, que tanto as espécies pioneiras como as climaxes podem mostrar variação espacial considerável na estrutura da população de um local para outro.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local da Pesquisa

A pesquisa foi realizada em área de mata ciliar do rio Moji-Guaçu, denominada “Mata da Figueira”, na Estação Ecológica de Moji-Guaçu, SP, situada entre os paralelos 22°15’S e 22°10’S e entre os meridianos 47°00’G.W. e 47°15’G.W., com altitude média de 680 m. O clima é caracterizado como úmido, mesotérmico, com pouco ou nenhum déficit hídrico, e grande excesso no verão, segundo a classificação de Thorntwaite citado por Struffaldi-De-Vuono *et. al.* (1982).

3.2 Distribuição Espacial

3.2.1 Amostragem

A distribuição espacial de indivíduos de *Genipa americana* foi estudada em duas amostras iguais, de 20900 m², distantes entre si em 50 m. A primeira, localizada próxima ao rio (a 20 m) em local mais baixo e mais úmido e alcançando a borda da mata, em trecho onde esta é mais estreita;

a segunda, distante do rio (a 100 m) e da borda, em local mais elevado e mais seco que a primeira (2 m), situada no interior da mata, e em trecho mais largo (Crestana, 2000).

Em cada amostra a área foi dividida em parcelas contíguas de 10 m x 10 m, perfazendo um total de 200 parcelas.

3.2.2 Parâmetros

Para cada amostra os dados foram analisados em termos de:

- mapeamento da ocorrência de *G. americana* diferenciando-se, na população total a população de indivíduos jovens, adultos masculinos e femininos;
- função de densidade: distribuição de frequências para diferentes densidades de parcelas, cálculo da densidade média e erro padrão;
- determinação do padrão de distribuição espacial, ou índice de não-aleatoriedade, pelo cálculo da Razão Variância/média e teste de ajustamento à distribuição de Poisson (Greig-Smith, 1957).

Greig-Smith demonstrou, matematicamente, que a distribuição de Poisson é função de probabilidade que explica a distribuição de frequências para diferentes densidades de parcelas, quando a distribuição espacial é aleatória. Ajustamentos ou desvios entre a distribuição observada e a distribuição de Poisson podem ser calculados e ter sua probabilidade conhecida.

Sabendo-se que uma das propriedades da distribuição de Poisson é a igualdade entre a variância e a média, uma fórmula simples de confrontar a distribuição observada com a distribuição de Poisson é através da Razão Variância/média. Isso equivale dizer que o ajustamento à distribuição de Poisson é medido pela diferença entre s^2/\bar{x} e o valor 1. Valores de s^2/\bar{x} maiores que a unidade, ($s^2/\bar{x} > 1$), são indicadores de agregação na distribuição observada, enquanto valores menores que a unidade ($s^2/\bar{x} < 1$), são indicadores de distribuição espacial uniforme ou regular.

A significância da diferença entre a razão observada e a unidade pode ser testada por meio de um teste “t”, usando-se a seguinte fórmula:

$$t = \frac{\frac{s^2}{\bar{x}} - 1}{\sqrt{\frac{2}{N-1}}}$$

com N-1 graus de liberdade, onde N = número de indivíduos nas amostras.

O uso da Razão Variância/média como índice de não-aleatoriedade é recomendado, segundo Greig-Smith, na falta de método melhor, quando a média é muito baixa. Em razão dessa restrição, um segundo procedimento foi utilizado, ainda seguindo Greig-Smith (1957), como teste de ajustamento dos dados observados à distribuição de Poisson, através do teste de χ^2 , onde as frequências observadas nas diferentes densidades de parcelas são contrastadas com as que seriam esperadas segundo aquela distribuição teórica. Para cálculo usou-se a fórmula:

$$fe(\text{Poisson}) = (e^{-m}) (m^x/x!) N,$$

onde:

N = número de parcelas;

x = número de plantas por parcela;

n = número médio de plantas por parcela, e

e = constante 2,71828...

- d) cálculo das distâncias entre os vizinhos mais próximos, identificados por computador a partir das coordenadas de localização de cada indivíduo. Foram calculadas as distâncias entre os vizinhos mais próximos por meio da função

$$\overline{AB} = \sqrt{|X_B - X_A|^2 + |Y_B - Y_A|^2},$$

onde X_A e X_B são valores de abscissas para o par de indivíduos considerados e Y_A e Y_B valores de ordenadas para o mesmo par, e

- e) cálculo do Índice de Segregação entre as populações de jovens e adultos e adultos masculinos e femininos, a partir da identificação dos pares de vizinhos, pelo Índice de Segregação S de Pielou.

Identificados os vizinhos mais próximos, é possível, pela utilização do Índice de Segregação entre espécies proposto por Pielou (1961), conhecer as relações entre os grupos de jovens e adultos e entre adultos de sexos diferentes nas duas populações.

Segundo Pielou, independentemente do padrão de distribuição apresentado por esses diferentes grupos, a segregação por si é facilmente detectada por uma investigação dos vizinhos mais próximos dos membros de uma população. Em uma população onde os indivíduos podem ser identificados em duas categorias, A e B, cada elemento pode ter por vizinho mais próximo um representante de sua mesma categoria ou da categoria oposta.

Cada uma das N relações ou pares de vizinhos cairá em uma das quatro categorias: AA, AB, BA e BB, onde a primeira letra denota a espécie ou categoria da árvore-base e a segunda, a de sua vizinha mais próxima. Assim, é possível comparar as proporções observadas e esperadas dos quatro tipos de relações entre vizinhos mais próximos por meio de uma Tabela de Contingência 2 x 2 e posterior aplicação de um teste χ^2 .

Supondo-se que os grupos sejam parcialmente segregados, a proporção de indivíduos de um grupo A (ou B) ter como vizinho mais próximo outro indivíduo também do grupo A (ou B) será menor do que o esperado se os dois grupos forem não segregados (dependentes ou coloniais). Quando a segregação é total nenhum indivíduo A terá um indivíduo B como vizinho mais próximo, e vice-versa.

Como uma medida do grau de segregação Pielou definiu a estatística S, tal que:

$$S = \frac{1 - \text{número observado de relações AB e BA}}{\text{número esperado de relações AB e BA}},$$

ou seja:

$$S = 1 - \frac{f_{AB} + f_{BA}}{N(a'b + b'a)},$$

onde $N(a'b + b'a)$ é calculada a partir das frequências marginais, segundo a hipótese de independência.

S é igual a zero em uma população não-segregada e igual a um em uma população segregada ou independente.

4 RESULTADOS

As FIGURAS 1 e 2 representam as ocorrências de indivíduos jovens, adultos masculinos e femininos, respectivamente, nas amostras 1 e 2. Nota-se que a amostra 2 apresenta praticamente o dobro do número de indivíduos da amostra 1, com as densidades médias de 0,00703 indivíduos/m² e 0,00349 indivíduos/m², respectivamente.

Não foi possível, através do mapeamento, detectar visualmente tendência à agregação ou à aleatoriedade na distribuição espacial, quer se considere a totalidade da população ou os grupos de idade em separado.

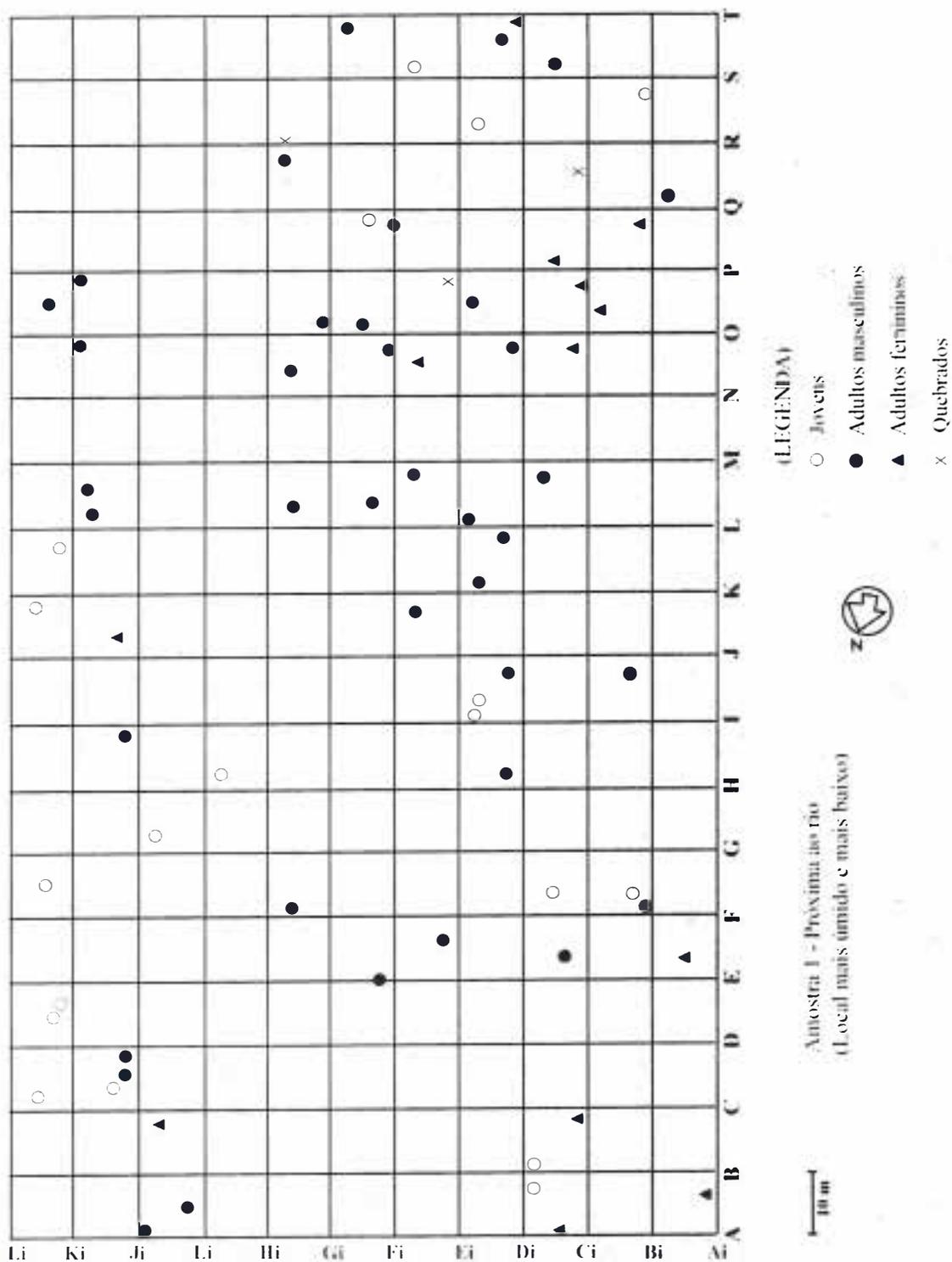


FIGURA 1 - Mapeamento da ocorrência de *G. americana* L., na amostra 1. Os pontos representam os indivíduos jovens, adultos masculinos e femininos, e quebrados.

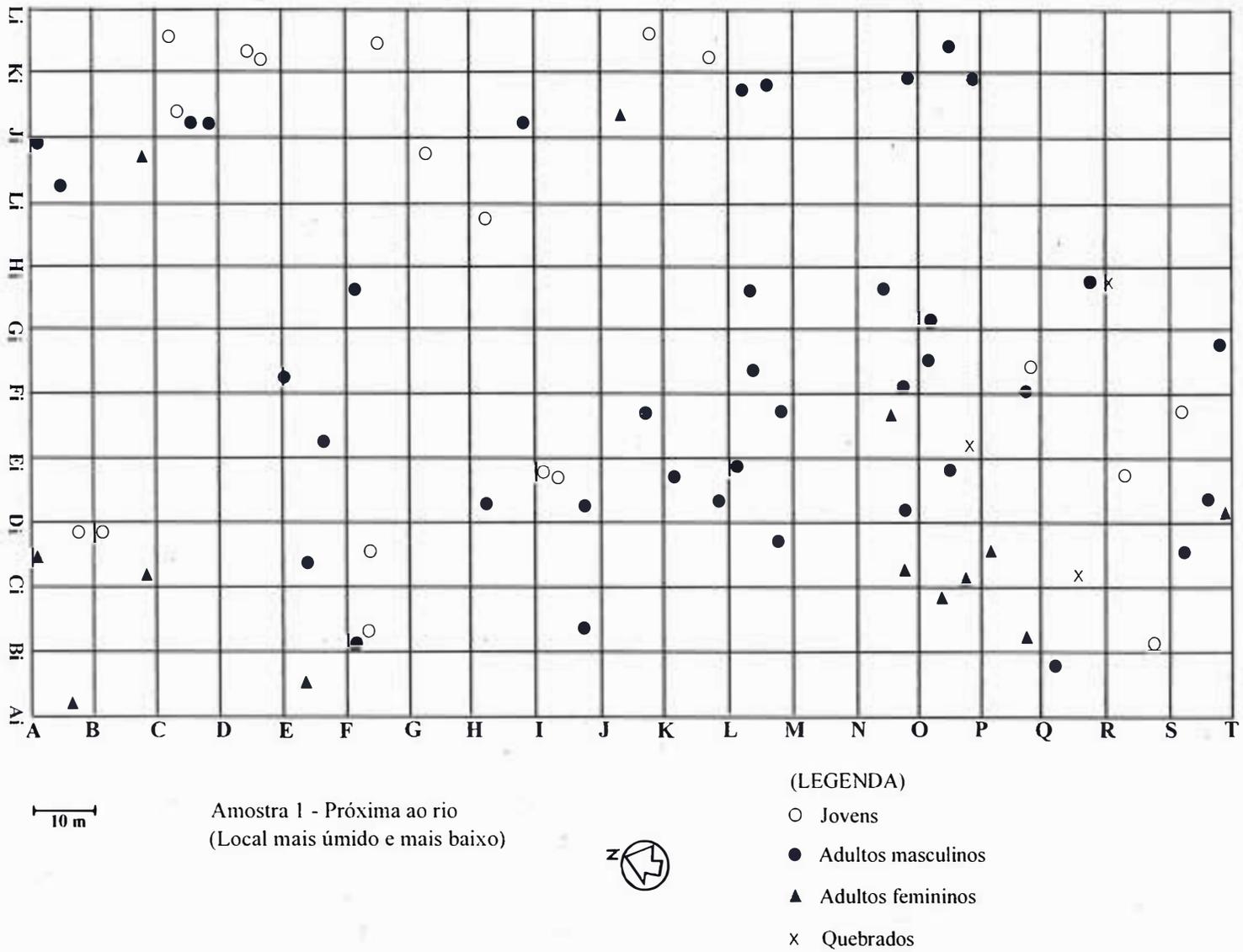


FIGURA 2 – Mapeamento da ocorrência de *G. americana* L., na amostra 2. Os pontos representam os indivíduos jovens, adultos masculinos e femininos, e quebrados.

4.1 Função de Densidade

Nas FIGURAS 3 e 4 são mostradas as funções que representam as distribuições de freqüências relativas para diferentes densidades de parcelas, variando de 0 a 5 o número de indivíduos observados por parcela, com área de 100 m².

Na amostra 1 verificou-se a densidade média de 0,35 indivíduos por parcela, com desvio padrão de 0,61. Os valores correspondentes, na amostra 2, são 0,70 indivíduos por parcela e 0,93 de desvio padrão. As funções de densidade, em ambas as amostras, principalmente na primeira, mostram que são mais freqüentes as parcelas com ocorrência baixa ou nula, com distribuição em forma de J reverso (Distribuição de Poisson).

4.2 Padrão de Distribuição Espacial

O padrão de distribuição espacial, em ambas as amostras, foi avaliado quanto à aleatoriedade ou não, pela medida de ajustamento à distribuição de Poisson, utilizando-se a distribuição de "t" para teste da Razão Variância/média, segundo o método de Greig-Smith (1957).

O valor de t, para a amostra 1, foi igual a 0,35, não significativo ao nível de 10% de probabilidade. Portanto, o resultado não rejeita a hipótese de aleatoriedade na distribuição espacial, segundo o modelo de Poisson.

No caso da amostra 2, o valor de t = 1,96 foi também não significativo ao nível de 10% de probabilidade. Portanto, o resultado não rejeita a hipótese de aleatoriedade na distribuição espacial, segundo o modelo de Poisson.

Um outro procedimento foi utilizado, ainda, de acordo com Greig-Smith (*op. cit.*), como teste de ajustamento dos dados observados à distribuição de Poisson, através do teste de χ^2 , onde as freqüências observadas nas diferentes densidades de parcelas são contrastadas com as que seriam esperadas, conforme aquela distribuição teórica.

No caso da amostra 1, o valor de χ^2 encontrado foi 0,5466. A probabilidade de $\chi^2 > 0,5467$, com 3 graus de liberdade é de 0,900 aproximadamente. O valor encontrado não rejeita a hipótese de aleatoriedade e confirma o resultado dado pelo método da Razão Variância/média.

No caso da amostra 2, o valor de χ^2 encontrado foi 0,1824. A probabilidade de $\chi^2 > 0,1824$, com 3 graus de liberdade, é de 0,975 aproximadamente. O valor encontrado também não rejeita a hipótese de aleatoriedade e confirma o resultado dado pelo método da Razão Variância/média.

4.3 Distância entre Vizinhos mais Próximos

A partir das coordenadas (x e y) de localização dos indivíduos nas parcelas, foram calculadas as distâncias entre os vizinhos mais próximos.

Para a amostra 1 as distâncias variaram de 1,12 m a 23,54 m, com média de 8,45 m e desvio padrão 4,62 (C.V. = 54,67%).

Para a amostra 2 a variação das distâncias entre vizinhos mais próximos foi de 0,05 m a 15,69 m, com média de 5,98 m e desvio padrão 3,56 (C.V. = 59,53%).

Conhecidas as diferentes densidades das duas amostras, as diferenças encontradas nas distâncias médias entre vizinhos são esperadas. Por sua vez, a variabilidade nas distâncias entre vizinhos confirma o resultado de aleatoriedade nos padrões de distribuição espacial.

4.4 Segregação entre Adultos e Jovens e entre Adultos Masculinos e Femininos

Aplicando-se o método proposto por Pielou (1961), a segregação ou a dependência entre os grupos é evidenciada por meio de um teste χ^2 , e o valor da segregação é dado pela estatística S.

4.5 Segregação entre Adultos e Jovens

No caso da amostra 1 o valor de χ^2 , com a correção de Yates, foi igual a 8,06 com 1 grau de liberdade, significativo ao nível de 5%, indicando segregação entre jovens e adultos na amostra considerada.

A medida da segregação, S = 0,33, é indicativa de segregação parcial.

Na amostra 2 o valor de $\chi^2 = 14,70$ com 1 grau de liberdade é significativo ao nível de 5%, novamente indicando segregação entre jovens e adultos.

A medida da segregação, dada por S = 0,32, indicou segregação parcial também para esta amostra.

CRESTANA, C. de S. M. Padrão de distribuição espacial de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) em duas populações de mata ripária do rio Moji-Guaçu, SP.

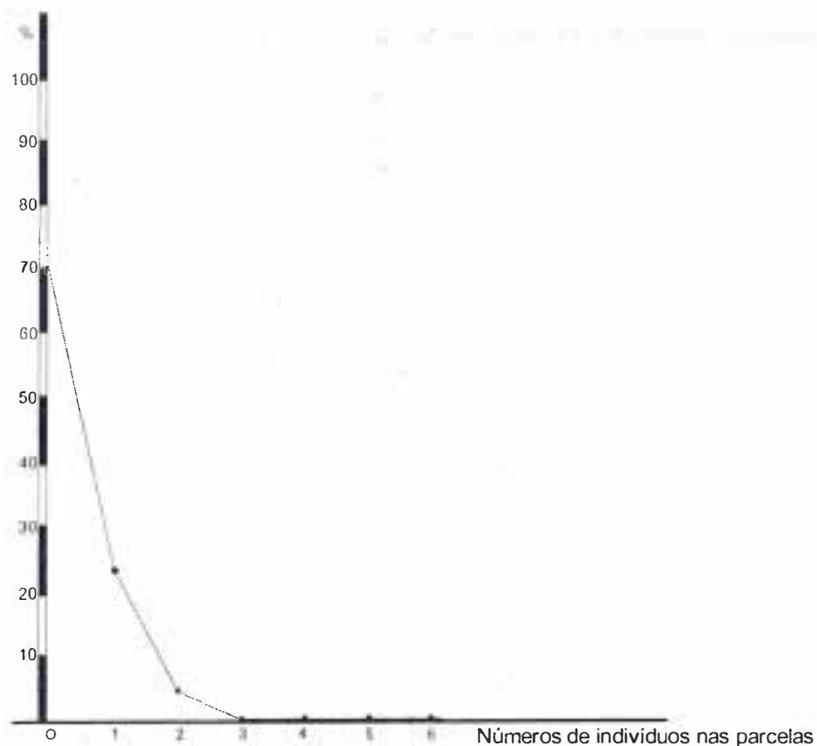


FIGURA 3 – Curva de freqüência de indivíduos de *G. americana* L., com o número de indivíduos nas parcelas de 100 m², na amostra 1, localizada próxima ao rio.

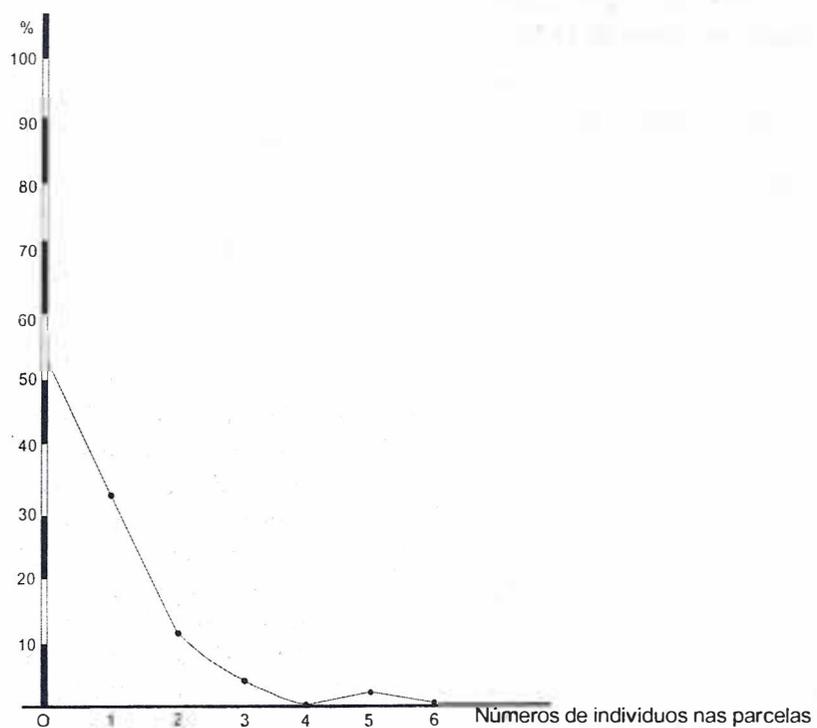


FIGURA 4 – Curva de freqüência de indivíduos de *G. americana* L., com o número de indivíduos nas parcelas de 100 m², na amostra 2, localizada no interior da mata.

4.6 Segregação entre Adultos Masculinos e Femininos

Na amostra 1 para $N = 75$, o valor de $\chi^2 = 3,07$ com 1 grau de liberdade foi significativo ao nível de 10%, portanto, rejeitando a hipótese de não-segregação ou dependência. O valor $S = 0,2023$, entretanto, indicou que a segregação é parcial.

Na amostra 2 os resultados são semelhantes. Para $N = 150$, o valor de $\chi^2 = 3,5176$ com 1 grau de liberdade é significativo ao nível de 10%, indicando haver segregação. O valor $S = 0,2723$ indicou segregação parcial.

Em resumo, os estudos de distribuição espacial das duas populações amostrais mostram os seguintes resultados:

- pelo mapeamento fica evidenciada a diferença nas densidades, assim a amostra 2 apresenta, praticamente, o dobro de indivíduos observados na amostra 1;
- o mapeamento não permite detectar tendência à agregação ou à aleatoriedade nos padrões de distribuição espacial da população total ou de grupos etários ou de sexo;
- as funções de densidade mostram variação entre 0 e um máximo de 5 indivíduos por parcela, e distribuição em forma de J reverso;
- os testes de ajustamento à distribuição de Poisson, para ambas as amostras, indicaram distribuições espaciais não diferentes da distribuição aleatória;
- as distâncias entre os vizinhos mais próximos variaram de 1,12 m a 23,54 m, na amostra 1, com média 8,45 m e desvio padrão 4,62 (C.V. = 54,67%); na amostra 2 variaram de 0,05 m a 15,69 m, com média de 5,98 m e desvio padrão 3,56 (C.V. = 59,53%);
- os índices de segregação entre adultos e jovens, nas duas amostras, indicaram que há segregação, fraca, apenas parcial. O índice de segregação S , de Pielou, foi igual a 0,33 e 0,32, respectivamente, nas amostras 1 e 2, e
- nas populações adultas os resultados mostraram que há segregação entre árvores masculinas e femininas, mas também baixa, com $S = 0,20$ e $S = 0,27$, respectivamente, nas amostras 1 e 2, podendo-se afirmar que os dois grupos não mostram dependência, entretanto a segregação é fraca, tendendo a colonial.

5 DISCUSSÃO

O efeito de clareiras e de outros processos abióticos sobre a germinação e recrutamento foi discutido por autores como Brokaw & Scheiner (1989), Canham (1989) e Poulson & Platt (1989), em estudos comparativos sobre o desenvolvimento inicial de espécies pioneiras e tolerantes à sombra, de florestas tropicais e temperadas. Os resultados desses estudos mostraram que a variação de luz durante o estabelecimento inicial é mais importante nas espécies tolerantes, e em florestas tropicais. Assim, para espécies tolerantes, o padrão de distribuição entre indivíduos, no recrutamento, se reflete anos mais tarde na distribuição espacial da população.

Portanto, de *G. americana*, como espécie de estabelecimento dependente de clareiras pequenas e tolerante à sombra, pode-se esperar baixa densidade e distribuição esparsa na população.

Os estudos de Denslow (1980) sobre o regime de clareiras reforçam a explicação: em florestas tropicais úmidas clareiras pequenas ocorrem em maior frequência do que clareiras grandes. Essa predominância, segundo a autora, é importante, pois o tamanho da abertura no dossel afeta o microclima da floresta e as condições para o estabelecimento, sendo possível observar, em cada tipo de floresta, a coexistência de árvores que dependem de clareiras de mesmo tamanho para se estabelecerem. Dessa forma, o tamanho de clareiras que predomina em uma certa floresta condiciona os tipos de árvores e a densidade de cada espécie nessa floresta. Nesse microclima as sementes são grandes e têm pequena capacidade de dormência; mas as plântulas são grandes, com sistema radicular profundo, e muitas folhas grandes. As mudas podem ter desenvolvimento muito lento no ano. Para Denslow (*op. cit.*), a dispersão de espécies especialistas em clareiras pequenas é fraca e a taxa de mortalidade das plântulas muito alta, o que configura, nas populações adultas da floresta, uma distribuição espacial pouco densa e bastante dispersa, ou “suficientemente uniforme”, na expressão de Pijl (1982).

Quanto à dispersão secundária, por fatores abióticos, focalizando a ação da água, Dirzo & Domínguez (1986) consideram que embora a flutuabilidade dos propágulos possa levá-los para longe da planta matriz, resultando em dispersão à longa distância, isso é altamente acidental, dependendo da coincidência entre períodos de flutuação do fruto e cheias ou inundações, da mortalidade dos propágulos durante o transporte e do encontro de condições favoráveis ao estabelecimento no lugar aonde a cheia os leva.

A distribuição mais freqüente, no tempo e no espaço, das clareiras pequenas resulta, ao contrário, em populações “sem ondas” de recrutamento, que se manifestam como distribuição espacial aleatória, não-agregação entre gerações de jovens e adultos e curvas contínuas ou tendentes à normalidade nas distribuições de freqüência de idades. Configuram-se assim florestas com grande diversidade, compostas por muitas espécies e poucos indivíduos por espécie.

Reconhecendo que uma das importantes interações planta-animal nas regiões tropicais úmidas é a frugivoria, Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla (1986) destacaram a coexistência de frugívoros mamíferos e pássaros, e de um grande número de espécies vegetais que produzem frutos carnosos ou sementes ariladas, e que podem levá-los a lugares distantes da planta matriz. Isso, associado a altos níveis de predação na vizinhança, permite que frutos e sementes alcancem locais de clareiras mais favoráveis ao estabelecimento.

Em *G. americana* pôde ser observado que a dispersão é dependente do conjunto de relações entre agentes bióticos e abióticos. É importante verificar, a seguir, os reflexos dessas ocorrências na população.

Os dados sobre densidade e padrão de distribuição espacial indicando aleatoriedade e distâncias médias de 8,45 m e 5,98 m entre indivíduos, podem ser contrastados com a pesquisa sobre espécies tropicais realizada também em área de 4 ha, no Caribe, por Forman & Hahn (1980). Nesse levantamento prevaleceram, na razão de 12:16, os padrões de distribuição agrupada com curtas distâncias entre árvores. Foram consideradas “curtas” as distâncias variando entre 10 m e 25 m.

A mesma tendência foi apontada por Silva & Lopes (1982) em mapeamento de 35 ha em floresta tropical brasileira: predominância de padrões de distribuição fortemente agrupados em 9 das 11 espécies nativas estudadas. De acordo com esses resultados, *G. americana* seria incluída entre os padrões de distribuição menos freqüentes em florestas tropicais.

Por outro lado, seguindo as pesquisas que levam em conta as relações entre os processos de dispersão e recrutamento, a fenologia e o sistema de polinização, a aleatoriedade associada à não-segregação entre grupos de idades e de sexos, tal como ocorre em *G. americana*, seria o padrão esperado nesse ecossistema.

Coloca-se nessa categoria a pesquisa de Bawa & Opler (1977) com *Randia spinosa* encontrada ao longo de rio de planície, na Costa Rica, que constatou aleatoriedade e não-segregação entre que constatou

aleatoriedade e não-segregação entre indivíduos masculinos e femininos favorecendo a polinização. Tratando-se de *G. americana*, as distâncias médias entre indivíduos são perfeitamente compatíveis com o alcance de vôo das mamangavas *Bombus morio* e *Epicharis rustica flava*, insetos responsáveis pela polinização.

Destaca-se dentro do mesmo tipo de pesquisa a contribuição de Hubbell (1979) que focaliza a distribuição espacial, abundância e diversidade em uma floresta seca descida na Costa Rica. A generalização de que espécies de florestas tropicais têm adultos espaçados (baixa densidade e distribuição uniforme) não se confirmou nos resultados de sua pesquisa. Todas as espécies investigadas foram de distribuição agregada ou aleatória (72% e 20%, respectivamente), sendo as espécies “raras” mais agregadas do que as “comuns”.

Deve-se a Bullock (1982) importante informação sobre a espécie dióica *Campsonaura sprucei* (Myristicaceae), realizada na Costa Rica. A espécie foi abordada sob o ponto de vista da estrutura populacional, acrescida da determinação do padrão de distribuição espacial. Esses resultados, por sua vez, foram associados ao conhecimento do sistema de reprodução e da fenologia de florescimento e frutificação. Bullock (*op. cit.*) descreveu o comportamento fenológico da espécie, diferenciando os dois sexos em termos de número de florescimentos por ano, número de inflorescências por árvore e número de flores por inflorescência, caracterizando concomitância nessas ocorrências, com maior prolificidade nas árvores masculinas. Quanto ao padrão de distribuição, a espécie mostrou-se não-agregada, isto é, com padrão não diferente do aleatório para a população geral e tendência à agregação para plântulas. Os índices de segregação calculados pelo Método de Pielou (1961), entre indivíduos masculinos e femininos e entre adultos e jovens, evidenciaram ausência de segregação, o que é compatível com o sistema reprodutivo. Segundo Bullock (*op. cit.*), isso parece ocorrer também com outras espécies dióicas estudadas no mesmo ambiente. Grande parte desses resultados coincide com os obtidos para *G. americana*.

Platt & Hermann (1986) examinaram as relações entre síndromes de dispersão e as características de uma população, com 30 espécies arbóreas de dossel e subdossel, em 45 ha de floresta de clima temperado, situada ao norte da Flórida e descrita em termos de fisionomia, abundância e distribuição espacial. Esses autores mostraram não existir associação entre o modo de dispersão de sementes e as características das espécies em nenhum dos estratos da floresta.

Os autores sugeriram que, para a maior parte das populações florestais de grande porte, fatores de pós-dispersão e pós-estabelecimento influenciam, significativamente, o crescimento e a sobrevivência de plântulas e jovens, isso obliteraria diferenças na distribuição espacial de adultos, que poderiam resultar de padrões de dispersão de sementes. Esses fatores podem ser agentes constantes, tais como predadores, perturbações ocasionais de grande ou pequena escala, como é o caso das tempestades tropicais, ou da abertura de clareiras por queda de árvores.

Quanto à dominância, entretanto, os resultados evidenciaram associação com a síndrome, da seguinte maneira: para algumas das espécies estudadas a dispersão secundária, no caso a dispersão espalhada realizada por esquilos e outros pequenos vertebrados, é coerente com a distribuição de jovens, em baixas densidades sobre grandes áreas, mesmo a distâncias de 50 m e 100 m do co-específico mais próximo. Os autores acrescentam que a dispersão espalhada de propágulos, aumentando a probabilidade de que as plântulas e as plantas jovens aproveitem a maior disponibilidade de luz resultante da abertura de clareira, em conjunção com a persistência ou tolerância de plântulas e jovens, parece favorecer a co-dominância das espécies nas áreas estudadas.

O trabalho de Platt & Hermann (1986) evidencia a necessidade de se considerar a história de vida dos indivíduos e das espécies, para compreensão mais completa da dinâmica das populações. A identificação do padrão de distribuição espacial apresentado pelas populações de adultos é relacionada a seu comportamento fenológico, reprodutivo e de dispersão de sementes. Também deve ser contrastada com o padrão de distribuição espacial apresentado pelas populações de jovens e, se possível, de plântulas, relacionado, por sua vez com os mecanismos de estabelecimento, com o caráter de tolerância ou não, crescimento à sombra, resistência à predação e à competição por nutrientes e por luz.

Em resumo, o estudo dos padrões de distribuição espacial retoma a história de vida das espécies em um certo ambiente, e dá mais significado à sua capacidade de adaptação e regeneração, cujo efeito é evidenciado na estrutura demográfica da população em seu estado presente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARBOUR, W. G.; BURK, J. H.; PITTS, W. D. **Terrestrial plant ecology**. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company, 1980. 604 p.
- BAWA, K. S.; OPLER, P. A. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical trees. **Evolution**, Boulder, v. 31, p. 64-68, 1977.
- BROKAW, N. V. L.; SCHEINER, S. M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. **Ecology**, Durham, v. 70, n. 3, p. 538-541, 1989.
- BULLOCK, S. H. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree *Campsonera sprucei*. **Oecologia**, Berlin, v. 55, p. 238-242, 1982.
- CANHAM, C. D. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. **Ecology**, Durham, v. 70, n. 3, p. 548-550, 1989.
- CLARK, P. J.; EVANS, F. C. Distance to nearest neighbor as a measure of special relationship in populations. **Ecology**, Durham, v. 35, p. 445-453, 1954.
- CONNEL, J. A. On the role of natural essences in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. In: BOER, P. J. den; GRADWELL, G. R. (Ed.). **Dynamics of populations**. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p. 298-312.
- CRESTANA, C. de S. M. Estrutura populacional de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) em mata ripária do rio Moji-Guaçu, em Cochal, SP. **Rev. Inst. Flor.**, São Paulo, v. 12, n. 2, p. 105-117, 2000.
- DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**, St. Louis, v. 12, p. 47-55, 1980.
- DIRZO, R.; DOMÍNGUEZ, C. A. Seed shadow, seed predation and the advantages of dispersal. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T. H. (Ed.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1986. cap. 19, p. 237-249.
- FORMAN, R. T. T.; HAHN, D. C. Spatial patterns of trees in a Caribbean semi evergreen forest. **Ecology**, Durham, v. 61, n. 6, p. 1267-1274, 1980.

CRESTANA, C. de S. M. Padrão de distribuição espacial de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) em duas populações de mata ripária do rio Moji-Guaçu. SP.

GREIG-SMITH, P. **Quantitative plant ecology**. London: Butterworths Scientific Publications Limited, 1957. 198 p.

HUBBELL, S. P. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. **Science**, Washington, DC, v. 203, n. 4387, p. 1299-1309, 1979.

_____; FOSTER, R. B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: SUTTON, S. L.; WITHMORE, T. C.; CHADWICK, A. C. (Ed.). **Tropical Rain Forests: ecology and management**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. p. 25-41. (Publication of British Ecological Society, 1).

_____. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. **Rev. Biol. Trop.**, San Jose, v. 35, p. 7-22, 1987. (Suplemento, 1).

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical Forest. **The American Naturalist**, Chicago, v. 104, p. 501-528, 1970.

LEÃO, N. V. M.; OHASHI, S. T.; KAGEYAMA, P. Y. Distribuição espacial dos indivíduos de espécies arbóreas da Amazônia. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 39., 1988, Belém. **Resumos...** Belém: Sociedade Botânica do Brasil, 1988. p. 227.

MARTÍNEZ-RAMOS, M.; ÁLVAREZ-BUYLLA, E. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T. H. (Ed.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1986. cap. 25, p. 333-346.

MEAGHER, T. R. Population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious lily. I. Spatial distributions of males and females. **Evolution**, Boulder, v. 34, p. 1127-1137, 1980.

MORISITA, M. Measuring of the dispersion of individuals and the analysis of distributional patterns. **Mem. Fac. Sci. Kyoto University Series of Biology**, Kyoto, v. 2, p. 215-235, 1959.

NAKAGIMA, J. N.; MONTEIRO, R. Padrões de distribuição espacial de espécies de *Styrax* (Styracaceae) de cerrado. **Arq. Biol. Tecnol.**, Curitiba, v. 30, n. 3, p. 419-430, 1987.

OLIVEIRA, P. E. A. M.; RIBEIRO, J. F.; GONZALES, M. I. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. **Revta. Bras. Bot.**, São Paulo, v. 12, p. 39-47, 1989.

PIELOU, E. C. The use of point to plant distances in study of pattern of plant populations. **The Journal of Ecology**, Oxford, v. 47, n. 3, p. 607-613, 1959.

_____. Segregation and symmetry in two species populations as studied by nearest - neighbor relationships. **The Journal of Ecology**, Oxford, v. 49, p. 255-269, 1961.

PIJL, L. van der. **Principles of dispersal in higher plants**. 3. ed. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 214 p.

PLATT, W. R.; HERMANN, S. M. Relationships between dispersal syndrome and characteristics of populations of trees in a mixed - species forest. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T. H. (Ed.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1986. cap. 23, p. 309-321.

POULSON, T. L.; PLATT, W. J. Gap light regime influence canopy tree diversity. **Ecology**, Durham, v. 70, n. 3, p. 553-555, 1989.

SILVA, J. N. M.; LOPES, J. C. A. **Distribuição espacial de árvores na floresta nacional de Tapajós**. Belém: EMBRAPA C.P.A.T.U., 1982. 14 p. (Circular Técnica. EMBRAPA C.P.A.T.U., 26).

SOLOMON, M. E. **Dinâmica de populações**. São Paulo: EPU, 1980. v. 3, 78 p. (Temas de Biologia).

STRUFFALDI-DE-VUONO, Y.; BARBOSA, L. M.; BATISTA, E. A. A reserva biológica de Mogi-Guaçu. In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS NATIVAS, 1982, Campos do Jordão. **Anais...** São Paulo: UNIPRESS, 1982. p. 548-558. (Silvic. São Paulo, São Paulo, v. 16-A, pt. 1, Edição especial).