

DINÂMICA DA REGENERAÇÃO NATURAL EM TRÊS ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DE UMA FLORESTA OMBRÓFILA Densa EM BLUMENAU, SC

Lauri Amândio Schorn*, Franklin Galvão**

*Eng. Florestal, Dr., Depto. de Engenharia Florestal, FURB - lschorn@furb.br

**Eng. Florestal, Dr., Depto. de Ciências Florestais, UFPR, Pesquisador do CNPq - fgalvão@ufpr.br

Recebido para publicação: 11/11/2005 – Aceito para publicação: 25/04/2006

Resumo

Este trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar a dinâmica da regeneração natural de indivíduos arbóreos e arborescentes em Floresta Ombrófila Densa Submontana, nos estágios sucessionais inicial, intermediário e avançado, no Parque Natural Nascentes do Garcia, no município de Blumenau, SC. Para isso, foram instaladas, em 2001, 20 unidades amostrais permanentes de 10 x 3 m em cada estágio sucessionais, com o propósito de avaliar os indivíduos com circunferência à altura do peito inferior a 15 cm e altura superior a 50 cm. Circunscritas a essas unidades e em igual número, sub-unidades permanentes de 10 x 1 m foram alocadas para avaliar indivíduos com altura entre 10 e 50 cm. Todos os indivíduos amostrados foram identificados e tiveram suas alturas medidas. Em 2003, usando os mesmos critérios de inclusão, foi realizada uma nova mensuração, o que permitiu avaliar mortalidade e ingresso. Como resposta, verificou-se que a mortalidade, o ingresso, bem como a relação ingresso/mortalidade são maiores nos estágios iniciais e diminuem gradualmente com o desenvolvimento da vegetação. Entre os grupos ecológicos, de forma geral, as espécies pioneiras foram as que apresentaram maiores taxas de mortalidade em relação aos ingressos. As espécies clímax tolerantes à sombra mostraram um dinamismo progressivo do estágio inicial para o avançado. No estágio inicial, os maiores ingressos foram de espécies clímax exigentes em luz, ao passo que nos estágios intermediário e avançado as espécies clímax tolerantes à sombra apresentaram os maiores ingressos.

Palavras-chave: Regeneração; mortalidade; ingresso; sucessão.

Abstract

Dynamics of natural regeneration in three stages of an Atlantic Rain Forest in Blumenau, SC. This work, which was developed in the Natural Park called Nascentes do Garcia in Blumenau city, Santa Catarina, had the objective to evaluate the dynamic of the Submountain Atlantic Rain Forest, in the initial, intermediate and late successional stages. To do that, in 2001, 20 permanent sample plots of 10 x 3 m size were installed in each successional stage to evaluate the individuals which contained a breast height circumference of 15 cm size and a height superior to 50 cm. Inside this sample plots, 20 permanent sample plots of 10 x 1 m size were installed to evaluate individuals between 10 and 50 cm height. All the individuals were identified and had their height measured. In 2003, using the same inclusion criteria, the sample plots were re-measured, allowing to evaluate the mortality and ingrowth changes. The results indicated that the mortality, the ingrow, and the relation ingrow/mortality were higher in the initial stages and gradually decreased with the vegetation development. Among the ecologic groups, in general, the pioneer species showed the highest mortality taxes in comparison to the ingrow. The shadow tolerant climax species showed a progressive dynamism from the initial stage to the late one. In the initial stage, the light demanding climax species had more expressive ingrow, and in the intermediate and late stages, the shade tolerant climax species showed the highest ingrowth.

Keywords: Regeneration; mortality; ingrow; succession.

INTRODUÇÃO

O compartimento arbóreo inferior da floresta apresenta-se, em geral, com um comportamento diferenciado em muitos aspectos da estrutura e da dinâmica. Pode-se destacar, entre esses aspectos, a densidade, as taxas de ingresso e mortalidade, além do crescimento.

A expressão “regeneração natural” tem um conceito de avaliação muito amplo. Para Finol (1971), todos os descendentes de plantas arbóreas que se encontram entre 0,10 m de altura até o limite de 10 cm de diâmetro à altura do peito (DAP) são definidos como indivíduos de regeneração natural. Rollet (1978) e Volpato (1994) consideram como regeneração natural todos os indivíduos com DAP inferior a 5 cm. Rollet (1978) considera ainda como regeneração as fases juvenis das espécies, em que cada classe diamétrica se constitui em regeneração da fração da população da mesma espécie com diâmetro superior a essa classe.

O potencial de regeneração das espécies em um determinado fragmento florestal (resiliência) é variável no espaço e no tempo, podendo promover, quando eficientemente manejado, a restauração parcial ou total da vegetação na área remanescente (RODRIGUES, 1999). Dentro desse contexto, a heterogeneidade da resiliência determina a composição do mosaico vegetacional de um remanescente florestal, no qual cada unidade vai ser ocupada por diferentes conjuntos de espécies, dependendo das características dessa unidade em termos de tamanho, época de abertura e contexto no qual está inserida, entre outros determinantes (PICKETT; OSTFELD, 1995).

Entre os fatores que controlam o desenvolvimento da regeneração natural em populações de florestas tropicais, Whitmore (1975)¹, citado por Primack e Lee (1991), refere-se à luz que atinge os estratos inferiores da floresta, citando ainda que, sendo o ambiente de luz extremamente heterogêneo, conduz a respostas diferentes das espécies, pois cada uma responde otimamente a determinada intensidade de luz.

A intensidade de luz próxima à superfície do solo, que sofre abrupta elevação quando árvores ou galhos caem, formando uma clareira, retorna novamente a níveis baixos no período de 5 a 10 anos. A abertura de clareiras e seus processos associados ocasionam flutuações na luz, que influenciam no crescimento dos indivíduos da regeneração. Estes respondem às flutuações de luz através de mudanças no crescimento, arquitetura e fisiologia (STERCK *et al.*, 1999).

Richard (1952) e Brokaw (1985a) afirmam que espécies de floresta primária são tolerantes a sombra somente de forma limitada; elas dependem do surgimento de clareiras para chegar à maturidade, pois, no sub-bosque, a mortalidade de plântulas é alta, e somente algumas plântulas sobrevivem.

As espécies pioneiras na fase juvenil são distinguidas das facultativas ou climácicas quando são encontradas somente em clareiras de uma certa magnitude. Dessa forma, clareiras são tipicamente colonizadas por pioneiras. Entre as pioneiras, são distinguidas duas classes: de ciclo curto e de ciclo longo. A classe de ciclo curto, com comportamento pioneiro mais típico, invade mais rapidamente grandes clareiras naturais e áreas abertas; já as pioneiras de ciclo longo (secundárias) têm menores distinções em relação às espécies facultativas, pois também ocupam clareiras de pequeno tamanho (BROKAW, 1985a).

Grubb (1977) menciona o termo “nicho de regeneração”, como uma expressão das necessidades de uma espécie para obter uma elevada probabilidade de sucesso na substituição de um indivíduo maduro por um novo indivíduo da nova geração. De acordo com esse conceito, em muitas comunidades as diferenças de nicho entre espécies coexistentes podem se manifestar somente durante os primeiros estágios de desenvolvimento, o que significa que as necessidades para os processos como a iniciação da reprodução vegetativa, dispersão de propágulos, germinação, estabelecimento de plântulas e crescimento de indivíduos jovens podem diferir para espécies que aparentemente têm necessidades semelhantes quando os indivíduos são maduros.

A dinâmica da regeneração natural vai depender da extensão e do tipo de perturbação, da proximidade onde se encontram as fontes produtoras de propágulos, da disponibilidade de agentes dispersores, da herbivoria de plântulas, da competição com gramíneas agressoras (TORIOLA *et al.*,

¹ Whitmore, T. C. *Macaranga* Pp 140-159 in Airy-Shaw, H. K. (ed.) *The Euphorbiaceae of Borneo*. Kew Bulletin Additional Séries IV. Royal Botanical Gardens, Kew. 1975.

1998), das condições microclimáticas, dos aspectos físicos e químicos do solo e da compactação deste (PARROTA, 1993²; HOLL; KAPPELLE, 1999³, citados por SORREANO, 2002).

Carvalho (1997) comenta que alguns estudos apontam taxas de mortalidade mais baixas em espécies emergentes, enquanto que em espécies de sub-bosque essas taxas são mais altas. Além disso, outros estudos considerando apenas os indivíduos com DAP ≥ 10 cm não indicam nenhuma diferença em mortalidade por classes de tamanho.

A mortalidade mais intensa em plantas ocorre no estágio juvenil, conforme mencionaram Harper (1977) e Cook (1979)⁴, citado por Still (1996). Still (1996) complementa que, em florestas, os processos que formam a futura composição de espécies atuam mais fortemente sobre as plântulas.

Whitmore (1984, 1990), Brokaw (1985a) e Denslow (1987) consideram que o crescimento de plântulas sobreviventes depende do aumento de intensidade de luz, resultante da abertura do dossel, e espécies arbóreas diferem no total de luz necessária para incrementar o crescimento.

Relatando o efeito de uma clareira no microambiente, Popma e Bongers (1991) afirmaram que ele é mais pronunciado na regeneração de espécies tolerantes à sombra de uma floresta. Complementaram afirmando que as diferenças em crescimento entre espécies, como respostas ao estímulo de clareiras, são mais pronunciadas durante os primeiros estágios do ciclo de vida (germinação, estabelecimento de plântulas e crescimento).

Na ausência de distúrbios em larga escala, a dinâmica da regeneração é fortemente influenciada por fatores endógenos (estrutura da vegetação e interação entre espécies), que operam em escalas de milhares de metros quadrados ou menores. Fatores controlando a dinâmica da regeneração nessa escala incluem: clareiras causadas por quedas de árvores; mortalidade de sementes em germinação e de plântulas, causada por patógenos, herbívoros e predadores de sementes; curta distância de dispersão, alelopatia e heterogeneidade local no ambiente físico (AUGSPURGER, 1984; VEBLEN, 1992).

As espécies diferem nas respostas, não somente quanto à abertura do dossel, mas também em relação à suscetibilidade a patógenos, herbívoros e predadores. Essas variações no comportamento das espécies reduzem a exclusão competitiva ao nível de comunidades e têm sido consideradas como fatores que contribuem para a manutenção da biodiversidade em riqueza de espécies florestais (DENSLOW, 1987; HUSTON, 1994⁵, e JANZEN⁶, 1970, citados por GRAU, 2000).

A distância de dispersão de sementes a partir da árvore-matriz, particularmente em espécies com dispersão anemófila, decresce de acordo com uma curva exponencial negativa. Isso implica que a chuva de sementes é extremamente agregada em poucos metros ao redor de árvores adultas. Conseqüentemente, a expectativa de mortalidade causada por patógenos, herbívoros e predadores é muito maior nas proximidades de árvores maduras (WILSON, 1993⁷; JANZEN, 1970⁸, citados por GRAU, 2000). No entanto, Veblen (1992) menciona que podem ocorrer padrões diversos de distribuição de plântulas em função da dispersão de sementes e relata o modelo proposto por Hubbell (1980)⁹, que sugere um recrutamento mais elevado próximo à planta-matriz, onde a densidade de sementes é maior, embora poucas sobrevivam.

O conhecimento da composição da regeneração contribui para definir o estágio, bem como as direções sucessionais de uma vegetação em desenvolvimento. A avaliação da dinâmica da regeneração, através dos ingressos, mortalidade e crescimento, fornece informações que permitem identificar as espécies que deverão ter maior importância no futuro, bem como aquelas que tendem a diminuir a participação na estrutura.

² Parrota, J. A. Secondary Forest regeneration on degraded tropical lands: the role of plantations as "foster ecosystems". In: Lieth, H.; Lohmann, M. (Ed.) **Restoration of tropical forest ecosystems**. The Hague: Kluwer Academic, 1993

³ Holl, K. D.; Kappelle, M. Tropical forest recovery and restoration. **Trends in Ecology and Evolution**. V. 14, n. 10, p. 378-379, 1999.

⁴ Cook, R. E. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In Solbrig, O. T.; Jain, S.; Johnson, G. B.; Raven, P. H. (Eds.), **Topics in Plant Population Biology**, pp. 207-231. Columbia University Press, New York, 1979

⁵ HUSTON, M. **Biological Diversity. The coexistence of species in changing landscapes**. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1994. 430 p.

⁶ JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalists**. 104:501-527. 1970.

⁷ WILSON, M.F. Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns. **Vegetatio** 107/108:261-280.

⁸ Op. Cit.

⁹ HUBBELL, S.P. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. **Oikos** 35:214-229. 1980.

O conhecimento das direções sucessionais de comunidades vegetais oferece importantes subsídios para o planejamento da recuperação de áreas degradadas, bem como para o conhecimento da resiliência de florestas.

Neste trabalho, o objetivo foi avaliar a dinâmica da regeneração natural das espécies em três fases sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa Submontana, através da análise da mortalidade e ingressos, além dos incrementos em altura.

MATERIAL E MÉTODOS

Localização

A floresta, objeto do estudo, faz parte do Parque Natural Nascentes do Ribeirão Garcia, situado no município de Blumenau, Santa Catarina, e pertence à Universidade Regional de Blumenau e à Fundação Municipal do Meio Ambiente.

O Parque das Nascentes possui uma área de 5.300 ha, com 98% de cobertura arbórea, caracterizada por diferentes estágios de sucessão da Floresta Ombrófila Densa. Distante cerca de 20 km do centro de Blumenau, está localizado entre as coordenadas 27° 01' e 27° 06' S e 49° 01' e 49° 10' W, em altitude de 350 a 650 m s.n.m (Figura 1).

Obtenção dos dados

A amostragem da vegetação foi feita em três estágios sucessionais – inicial, intermediário e avançado –, todos situados na sub-bacia hidrográfica do ribeirão Encano, no extremo norte do Parque. A vegetação dos estágios inicial e intermediário era secundária, enquanto que do avançado possivelmente primária alterada.

Para avaliar as árvores com CAP maior ou igual a 15 cm, foram utilizadas 20 unidades amostrais retangulares de 10 x 20 m em cada estágio sucessional, totalizando 60 unidades amostrais.

Foram demarcadas 20 unidades amostrais permanentes de 10 x 3 m em cada estágio sucessional, onde foram avaliados os indivíduos com circunferência à altura do peito (CAP) inferior a 15 cm e altura superior a 50 cm. Circunscritas a essas unidades e em igual número, sub-unidades permanentes de 10 x 1 m foram alocadas para avaliar indivíduos com altura entre 10 e 50 cm.

As dimensões das unidades e sub-unidades amostrais foram determinadas considerando-se resultados obtidos em outros levantamentos fitossociológicos realizados na Floresta Ombrófila Densa (VIBRANS, 1999; SALIMON; NEGRELLE, 2001; SCHORN; GALVÃO, 2002; SEVEGNANI, 2003).

A amostragem foi realizada em duas ocasiões: a primeira, entre dezembro de 2000 e maio de 2001; a segunda, entre dezembro de 2002 e maio de 2003.

Todos os indivíduos amostrados foram identificados com uma plaqueta enumerada afixada em um de seus galhos ou no caule, no caso de plantas menores, e tiveram suas alturas medidas com o auxílio de varas graduadas. Por ocasião da segunda amostragem, usando os mesmos critérios de inclusão, foram mensuradas as alturas dos indivíduos vivos, sendo incluídos e mensurados aqueles que atingiram a altura de 10 cm após a primeira avaliação. Os indivíduos mensurados na primeira ocasião e não presentes na segunda ocasião foram considerados mortos.

Foi coletado material botânico fértil ou não para herborização e posterior identificação das espécies encontradas. Esse material foi submetido e registrado nos herbários dos cursos de Engenharia Florestal da Universidade Regional de Blumenau (Departamento de Engenharia Florestal) e da Universidade Federal do Paraná (Departamento de Ciências Florestais).

Com os dados coletados em campo, foram efetuados os cálculos de densidade por hectare e por espécie, bem como avaliadas as suas alterações nas duas ocasiões de levantamento, em cada estágio sucessional amostrado.

A dinâmica da regeneração natural foi analisada para cada espécie e para o total, através dos parâmetros de ingresso e da mortalidade de indivíduos. As médias de ingressos e mortalidade, por grupo ecológico e nos três estágios sucessionais, foram comparadas através do teste F, ao nível de 95% de significância.

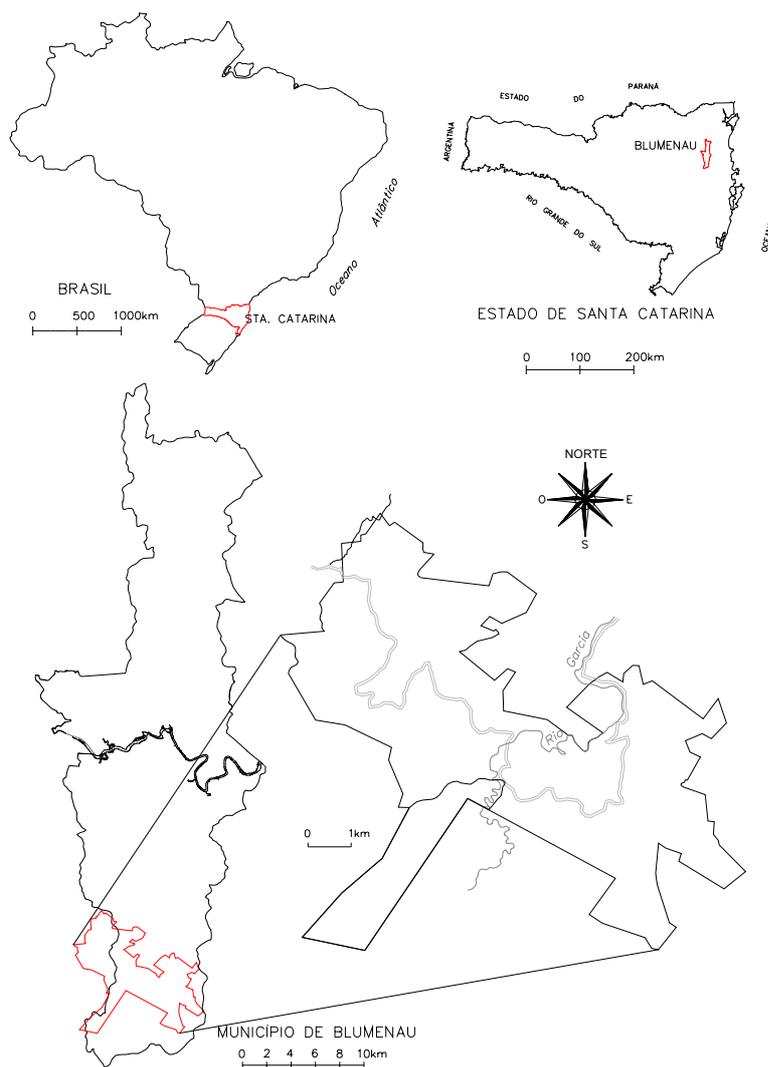


Figura 1. Localização da área de estudos.
Figure 1. Localization of the study area.

RESULTADOS E DISCUSSÕES

Os ingressos e as mortalidades por espécie estão representados nas tabelas 1, 2 e 3, respectivamente para os estágios inicial, intermediário e avançado.

Estágio inicial

No estágio inicial, os maiores ingressos relativos e absolutos foram de *Miconia cabucu*, *Miconia cinnamomifolia* e *Hieronyma alchorneoides*, seguidas ainda de *Piper gaudichaudianum*, *Myrcia pubipetala* e *Alchornea glandulosa* (Tabela 1). No período de dois anos, houve um aumento de 3975 novos indivíduos por hectare, o que representa um aumento de 38,97% em relação ao total das espécies para essa fase sucessional. Os menores ingressos absolutos foram observados em *Matayba guianensis* e *Cytharexylum myrianthum* (25 ind./ha) e em *Vernonia* sp. (50 ind./ha). Já os menores ingressos relativos foram encontrados para *Matayba guianensis* (2%), *Cytharexylum myrianthum* (5%) e *Xylopia brasiliensis* (14%).

Tabela 1. Ingressos, mortalidade e porcentagem de mudanças, por espécie, no estágio inicial.
Table 1. Ingrow, mortality and percent of changes, by species in the initial stage.

Espécies	Densidade		Ingressos		Mortalidade		Mudança	Grupo ecológico
	2001	2003	n.ha ⁻¹	%	n.ha ⁻¹	%	%	
<i>Alchornea glandulosa</i>	275	450	175	64			63,6	CL
<i>Alchornea triplinervia</i>	100	150	75	75	25	25	50,0	CL
<i>Annona cacans</i>	25	25						CL
<i>Campomanesia</i> sp.	150	275	125	83			83,3	
<i>Casearia decandra</i>	225	350	125	56			55,6	P
<i>Cecropia glaziovii</i>	25	25						P
<i>Clusia criuva</i>	50	50						P
<i>Cytharexylum myrianthum</i>	175	200	25	14			14,3	P
<i>Dodonea viscosa</i>	150	125	25	17	50	33	-16,7	P
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	1025	1475	450	44			43,9	CL
<i>Matayba guianensis</i>	200	225	25	13			12,5	CL
<i>Miconia cabucu</i>	525	1600	1075	205			204,8	CL
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	1250	1675	725	58	300	24	34,0	P
<i>Myrcia pubipetala</i>	400	575	175	44			43,8	CS
<i>Myrsine coriacea</i>	1475	1050	75	5	500	34	-28,8	P
<i>Ocotea puberula</i>	75	75						P
<i>Ocotea teleiandra</i>	25	25						CL
<i>Ormosia arborea</i>	50	50						CL
<i>Piper gaudichaudianum</i>	2300	1900	275	12	675	29	-17,4	CS
<i>Psidium guajava</i>	225	225						P
<i>Psychotria nuda</i>		100	100					CS
<i>Sorocea bonplandii</i>	50	100	50	100			100,0	CS
<i>Talauma ovata</i>	25	125	100	400			400,0	CL
<i>Tibouchina pulchra</i>	250	275	100	40	75	30	10,0	P
<i>Trema micrantha</i>	25	25						P
<i>Vernonia puberula</i>	375	425	125	33	75	20	13,3	P
<i>Vernonia</i> sp.	575	500	50	9	125	22	-13,0	P
<i>Virola bicuhyba</i>	25	25						CL
<i>Xylopia brasiliensis</i>	150	250	100	67			66,7	CL
Total	10200	12350	3975		1825		15,7	

P = pioneiras; CL = clímax exigentes em luz; CS = clímax tolerantes à sombra.

A mortalidade nesse estágio sucessional foi de 1825 ind./ha, representada principalmente por *Piper gaudichaudianum*, *Myrsine coriacea*, *Miconia cinnamomifolia* e *Vernonia* sp., que apresentaram mortalidade superior a 100 ind./ha no período. Os maiores valores relativos de mortalidade foram encontrados para *Myrsine coriacea*, *Dodonea viscosa* e *Tibouchina pulchra*, todas com mortalidade igual ou superior a 30%.

De forma geral, as espécies pioneiras, amplamente dominantes nessa fase, não manifestaram os maiores valores em ingressos. Esses foram obtidos pelas espécies clímax exigentes em luz, representadas especialmente por *Miconia cabucu* e *Hieronyma alchorneoides*.

Por outro lado, a mortalidade foi representada principalmente pelas pioneiras, especialmente pelas espécies *Myrsine coriacea*, *Miconia cinnamomifolia* e *Vernonia* sp. Esses resultados demonstram que, no estrato da regeneração natural, as espécies pioneiras estão sendo gradualmente substituídas pelas clímax exigentes em luz e em menor escala pelas clímax tolerantes à sombra. Essa tendência também foi relatada por Brokaw (1985), que destacou a notável mortalidade de pioneiras quando a vegetação torna-se mais densa, que tem como causa principal a intensa competição pela luz entre espécies colonizadoras.

O fato acima também pode ser observado na porcentagem de mudança (Tabela 1), pela qual se verifica que, com exceção de *Piper gaudichaudianum*, as mudanças negativas de densidade foram manifestadas em espécies pioneiras. Por outro lado, as maiores mudanças positivas foram de *Talauma*

ovata, *Sorocea bonplandii*, *Miconia cabucu*, *Campomanesia* sp., *Xylopia brasiliensis*, *Alchornea glandulosa* e *Casearia decandra*, notadamente espécies exigentes em luz e tolerantes à sombra.

Estágio intermediário

Nessa fase sucessional, ingressaram 3.800 ind./ha no período de dois anos, que correspondeu a um acréscimo de 5,18% em relação à densidade em 2001 (Tabela 2).

As espécies que tiveram maiores ingressos no período foram *Psychotria nuda*, *Psychotria longipes*, *Myrcia pubipetala*, *Matayba guianensis*, *Inga* sp.1, *Lonchocarpus campestris* e *Marlierea tomentosa*, todas com ingressos iguais ou superiores a 200 indivíduos por hectare no período.

Os ingressos relativos, considerados em relação à densidade das espécies em 2001, foram mais expressivos em *Ficus* sp., *Alchornea glandulosa*, *Machaerium stipitatum*, *Faramea marginata* e *Psychotria nuda*, cujos valores foram iguais ou superiores a 25% de ingressos. Observa-se também que algumas espécies tiveram ingresso absoluto elevado, mas com ingresso relativo entre os mais baixos, como é o caso de *Myrcia pubipetala* e *Psychotria longipes*. Por outro lado, *Alchornea glandulosa*, que teve o maior ingresso relativo, está entre as espécies com o menor ingresso absoluto.

Esses resultados mostram que as mudanças relativas na densidade são maiores nas espécies com populações pequenas, embora essas tenham, em geral, importância menor na estrutura da floresta ou do estrato analisado, razão pela qual esses resultados devem ser vistos com cautela.

A mortalidade nessa fase foi de 4.050 indivíduos por hectare, correspondendo a 5,52% da população existente em 2001. Foi representada principalmente por *Psychotria longipes*, *Myrcia pubipetala*, *Piper gaudichaudianum*, *Sloanea* sp. e *Inga* sp.1, com valores iguais ou superiores a 250 indivíduos mortos por hectare.

A mortalidade relativa foi mais expressiva em *Guatteria australis*, *Sapium glandulatum*, *Virola bicuhyba* e *Miconia cinnamomifolia*, com valores iguais ou superiores a 24% no período. No estágio intermediário, tanto os ingressos quanto a mortalidade foram mais expressivos nas espécies clímax tolerantes à sombra, representando, respectivamente, 69% e 64% dos ingressos e mortalidades nessa fase (Figuras 2 e 3).

Esses resultados indicam que as espécies mais importantes no estrato superior da estrutura atual do estágio intermediário, notadamente pioneiras e clímax exigentes em luz, serão substituídas no futuro pelas espécies que atualmente apresentam maiores ingressos e maior relação ingressos/mortalidade na regeneração natural.

Estágio avançado

O ingresso no estágio avançado foi de 3.525 ind./ha, correspondendo a 14,90% em relação à densidade em 2001 (Tabela 3).

Os maiores ingressos na floresta primária alterada foram verificados em *Euterpe edulis* (1525), *Myrcia pubipetala* (525), *Inga* sp.1 (250), *Mollinedia schottiana* (200), *Matayba guianensis* (150) e *Esenbeckia* sp. (125). Outras 18 espécies apresentaram ingressos nessa floresta inferiores a 125 indivíduos por hectare no período.

Os ingressos foram menos expressivos na regeneração das espécies pioneiras e clímax exigentes em luz, com até 125 ind./ha/ano nesses grupos. Nas espécies clímax tolerantes à sombra, o número de ingressantes foi bastante superior, com 2.650 indivíduos por hectare (Tabela 3).

A mortalidade na floresta primária alterada foi de 1.650 ind./ha, representada principalmente pelas espécies *Euterpe edulis* (400) e *Psychotria longipes* (200). Em relação à população de 2001, os maiores valores relativos de mortalidade foram encontrados em *Protium kleini*, *Mollinedia schottiana*, *Xylopia brasiliensis* e *Ormosia arborea*, todas com 100%. Entre as demais espécies, 18 outras também apresentaram mortalidade, mas com valores inferiores a 34% no período (Tabela 3).

Na distribuição da mortalidade nos grupos ecológicos, os resultados mostraram que ela foi expressivamente superior nas espécies climáticas tolerantes à sombra, em relação às pioneiras e climáticas exigentes em luz (Figura 3). Nessa fase, a estrutura da regeneração natural é amplamente dominada pelas espécies climáticas tolerantes à sombra, o que justifica, de certa forma, a ocorrência inexpressiva de ingressos e mortalidade em espécies pioneiras e em climáticas exigentes em luz.

Tabela 2. Ingressos, mortalidade e porcentagem de mudanças, por espécie, no estágio intermediário.
Table 2. Ingrow, mortality and percent of changes, by species, in the intermediate stage.

Espécies	Densidade		Ingressos		Mortalidade		Mudança %	Grupo ecológico
	2001	2003	n.ha ⁻¹	%	n.ha ⁻¹	%		
<i>Aegiphylla sellowiana</i>	50	50						P
<i>Alchornea glandulosa</i>	75	125	50	67			67	CL
<i>Alchornea triplinervia</i>	25	25						CL
<i>Allophylus edulis</i>	125	125						CS
<i>Annona cacans</i>	75	75						CL
<i>Aspidosperma camporum</i>	25	25						P
<i>Bathysa meridionalis</i>	300	275			25	8	-8	CS
<i>Cabralea canjerana</i>	125	125						CS
<i>Calyptranthes lucida</i>	50	50						CS
<i>Casearia decandra</i>	175	150			25	14	-14	CL
<i>Casearia sylvestris</i>	25	25						CL
<i>Cedrela fissilis</i>	50	50						CL
<i>Celtis</i> sp.	50	50						
<i>Clusia criuva</i>	550	575	50	9	25	5	5	P
<i>Endlicheria paniculata</i>	50	50						CS
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	250	300	50	20			20	CS
<i>Eugenia</i> sp.	50	50						CS
<i>Euterpe edulis</i>	825	925	150	18	50	6	12	CS
<i>Faramea marginata</i>	375	475	100	27			27	CS
<i>Ficus</i> sp.	25	75	50	200			200	
<i>Geonoma gamiova</i>	75	75						CS
<i>Guapira opposita</i>	1875	1775			100	5	-5	CS
<i>Guarea macrophylla</i>	1625	1625						CS
<i>Guatteria australis</i>	50				50	100	-100	CL
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	250	200			50	20	-20	CL
<i>Hirtella hebeclada</i>	75	75						CS
<i>Hovenia dulcis</i>	25	25						P
<i>Inga lushnathiana</i>	50	50						CS
<i>Inga marginata</i>	425	375			50	12	-12	CL
<i>Inga</i> sp.1	2175	2225	300	14	250	11	2	
<i>Inga striata</i> cf.	25	25						CS
<i>Inga vera</i>	125	100			25	20	-20	CS
<i>Jacaranda puberula</i>	50	50						CL
<i>Lonchocarpus campestris</i>	775	1025	300	39	50	6	32	CL
<i>Lonchocarpus</i> sp.	25	25						
<i>Luehea divaricata</i>	75	75						CL
<i>Machaerium stipitatum</i>	125	175	50	40			40	CL
<i>Marlierea suaveolens</i>	25	25						CS
<i>Marlierea tomentosa</i>	1450	1650	200	14			14	CS
<i>Matayba guianensis</i>	2375	2575	350	15	150	6	8	CS
<i>Meliosma sellowii</i>	100	100						CS
<i>Miconia cabucu</i>	2475	2525	150	6	100	4	2	CL
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	825	625			200	24	-24	P
<i>Miconia</i> sp.	550	450			100	18	-18	
<i>Mollinedia clavigera</i>	25	25						CS
<i>Mollinedia schottiana</i>	1000	1000						CS
<i>Myrcia pubipetala</i>	14400	14500	550	4	450	3	1	CS
<i>Myrcia rostrata</i>	550	600	50	9			9	CS
<i>Myrsine coriacea</i>	275	275						P
<i>Nectandra rigida</i>	400	450	50	13			13	CS

Espécies	Densidade		Ingressos		Mortalidade		Mudança %	Grupo ecológico
	2001	2003	n.ha ⁻¹	%	n.ha ⁻¹	%		
NI5	100	200	100	100			100	
NI6	150	150						
NI8	150	100			50	33	-33	
<i>Ocotea acyphilla</i>	50	50						CS
<i>Ocotea indecora</i>	25	25						CS
<i>Ocotea laxa</i>	200	200						CS
<i>Ocotea teleiandra</i>	225	225						CL
<i>Ormosia arborea</i>	100	100						CL
<i>Ouratea contarea</i>	1025	1125	150	15	50	5	10	CL
<i>Pera glabrata</i>	2275	2400	150	7	25	1	5	CL
<i>Piper cernuum</i>	50	50						CS
<i>Piper gaudichaudianum</i>	2825	2475	100	4	450	16	-12	CS
<i>Platymiscium floribundum</i>	50	50						CL
<i>Plinia</i> sp.	50	50						
<i>Posoqueria latifolia</i>	75	75						CS
<i>Protium kleinii</i>	100	100						CS
<i>Psidium catleyanum</i>	175	175						CL
<i>Psidium guajava</i>	25	25						P
<i>Psychotria kleinii</i>	75	75						CS
<i>Psychotria longipes</i>	18425	18050	700	4	1075	6	-2	CS
<i>Psychotria nuda</i>	5650	6875	1450	26	225	4	22	CS
<i>Psychotria pubigera</i>	150	150						CS
<i>Psychotria</i> sp.	50	50						
<i>Psychotria suterella</i>	225	225						CS
<i>Psychotria tenerior</i>	100	100						CS
<i>Roupala brasiliensis</i>	25	25						CL
<i>Rudgea jasminoides</i>	25	25						CS
<i>Sapium glandulatum</i>	250	200	50	20	100	40	-20	CL
<i>Senna</i> sp.	125	125						
<i>Sloanea guianensis</i>	275	275						CS
<i>Sloanea</i> sp.	2175	1925			250	11	-11	
<i>Solanum swartzianum</i>	50	50						P
<i>Sorocea bonplandii</i>	725	775	100	14	50	7	7	CS
<i>Strychnos brasiliensis</i>	25	25						CS
<i>Syzygium cumini</i>	25	25						P
<i>Talauma ovata</i>	50	50						CL
<i>Tocoyena sellowiana</i>	50	50						CS
<i>Trema micrantha</i>	400	450	50	13			13	P
<i>Trichilia casarettoi</i>	175	175						CS
<i>Trichilia</i> sp.	25	25						
<i>Vantania compacta</i>	25	25						CS
<i>Vernonia puberula</i>	400	475	100	25	25	6	19	P
<i>Vernonia</i> sp.	325	300			25	8	-8	P
<i>Virola bicuhyba</i>	100	75			25	25	-25	CL
<i>Xylopia brasiliensis</i>	225	225						CL
Total	73350	74700	5400		4050			

P = pioneiras; CL = clímax exigentes em luz; CS = clímax tolerantes à sombra.

Em um estudo de taxas de crescimento e mortalidade em dipterocarpaceas na Malásia, Still (1996) obteve taxas de mortalidade de zero a 16% ao ano. Desse estudo resultou ainda que as taxas de

mortalidade foram mais elevadas em indivíduos situados em sub-bosque mais denso e nas classes de alturas inferiores.

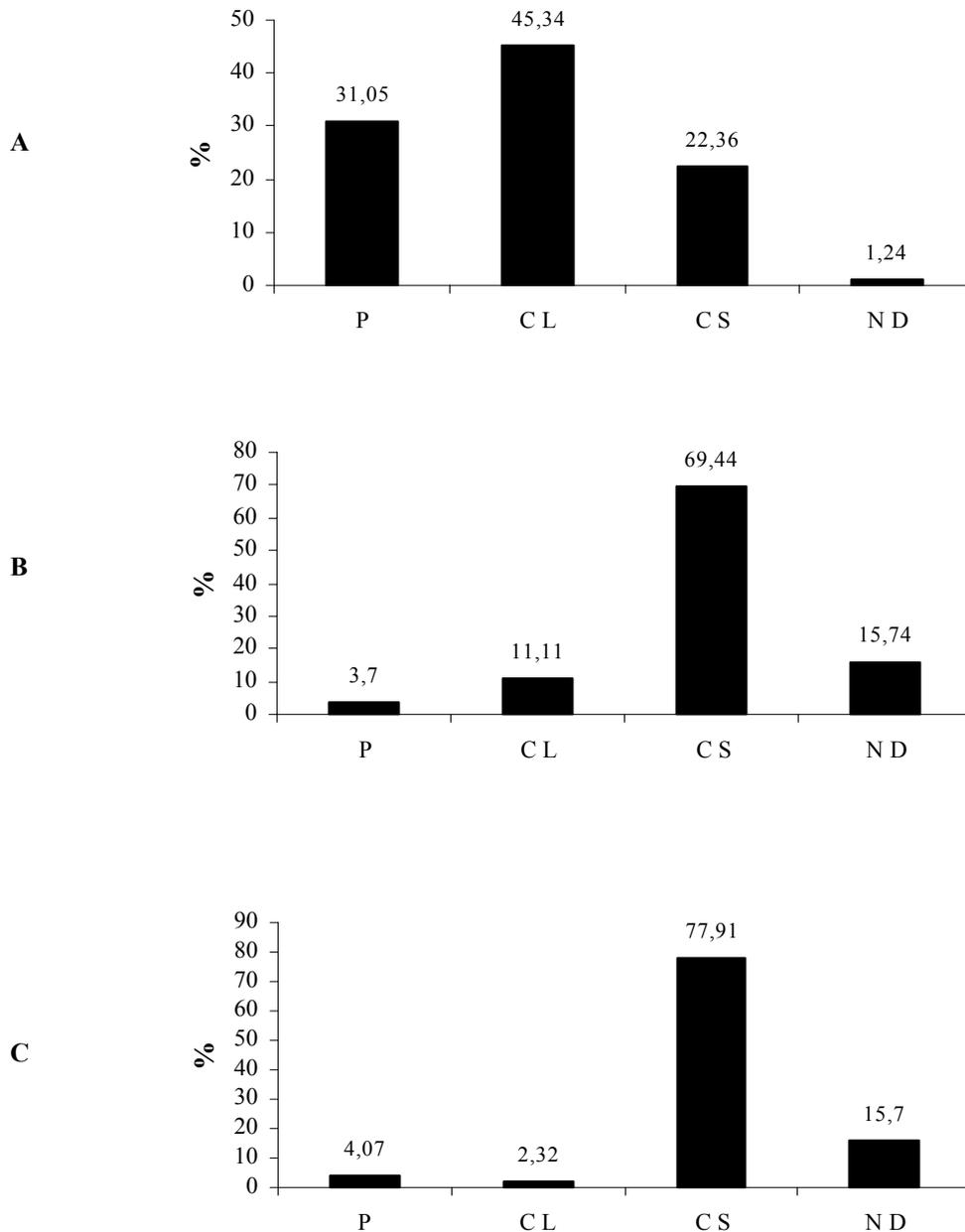


Figura 2. Ingressos nos grupos ecológicos e nos diferentes estágios sucessionais. (A = estágio inicial; B = estágio intermediário; C = estágio avançado; P = pioneiras; CL = clímax exigentes em luz; CS = clímax tolerantes à sombra; ND = não definidas).

Figure 2. Ingrow in the ecologic groups and in the different successional stages. (A = initial stage; B = intermediate stage; C = late stage; P = pioners; CL = climax light demanding; CS = climax shade tolerant; ND = no defined).

A relação de 1,96 entre ingressos e mortalidade nas climácicas tolerantes à sombra indica que a floresta ainda encontra-se em processo de recomposição da estrutura, alterada em décadas passadas pela exploração seletiva. Estudos complementares deveriam ser realizados para indicar quais as mudanças que deverão ocorrer na dinâmica da floresta até ela atingir uma composição e estoqueamento considerados estáveis.

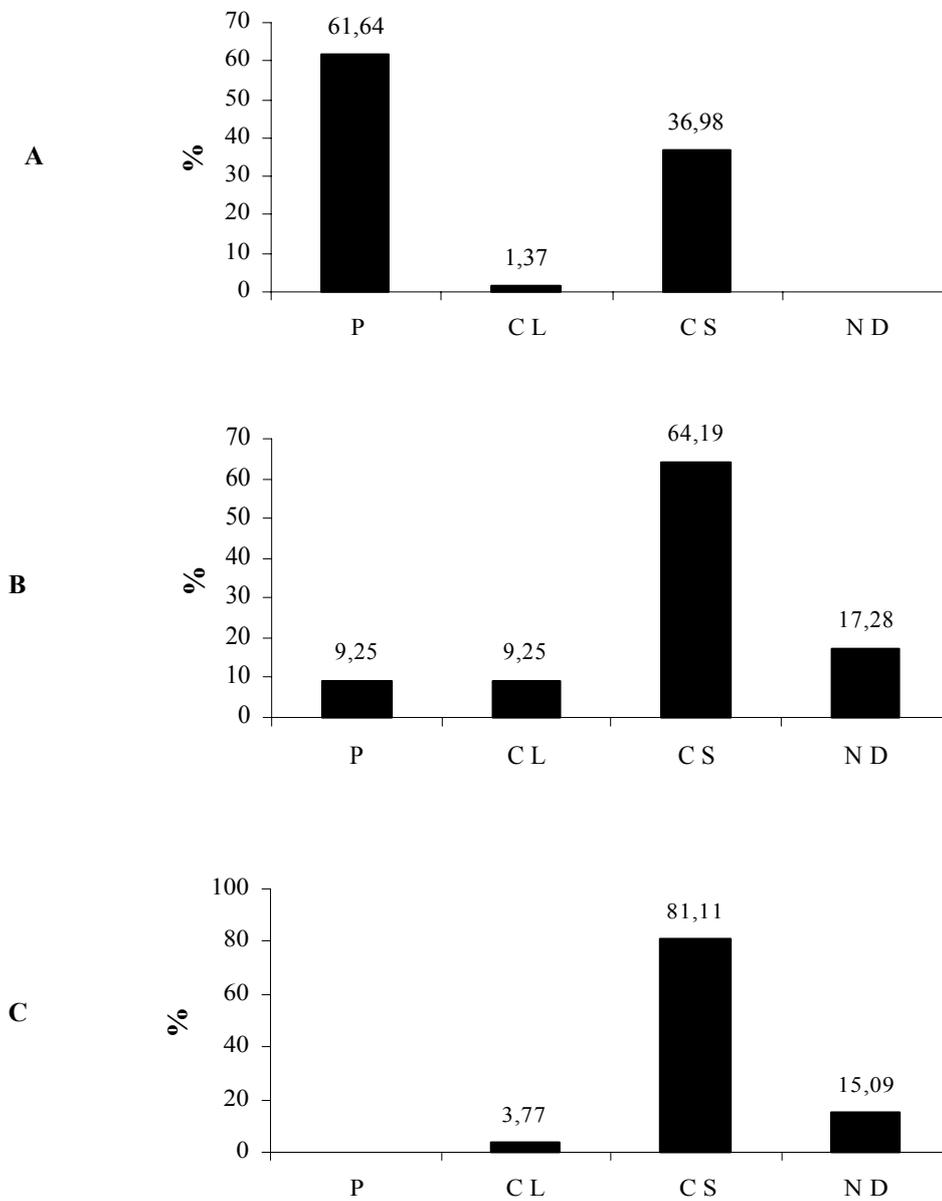


Figura 3. Mortalidade nos grupos ecológicos e nos diferentes estágios sucessionais. (A = estágio inicial; B = estágio intermediário; C = estágio avançado; P = pioneiras; CL = clímax exigentes em luz; CS = clímax tolerantes à sombra; ND = não definidas).

Figure 3. Mortality in the ecologic groups and in the different successional stages. (A = initial stage; B = intermediate stage; C = late stage; P = pioners; CL = climax light demanding; CS = climax shade tolerant; ND = no defined).

Tabela 3. Ingressos, mortalidade e porcentagem de mudança, por espécie, no estágio avançado.

Table 3. Ingrow, mortality and percent of changes, by species, in the changed late stage.

Espécies	Densidade		Ingressos		Mortalidade		Mudança %	Grupo ecológico
	2001	2003	n.ha ⁻¹	%	n.ha ⁻¹	%		
<i>Aegiphylla sellowiana</i>	50	50						CS
<i>Annona cacans</i>	75	125	50	67			66,7	P
<i>Bathysa meridionalis</i>	525	525						CS
<i>Bauhinia forficata</i>	50	100	50	100			100,0	P
<i>Cabrarea canjerana</i>	25	25						CS
<i>Casearia decandra</i>	50	50						CL
<i>Copaifera trapezifolia</i>	275	325	50	18			18,2	CS
<i>Cyathea</i> sp.	325	325	50	15	50	15		CS
<i>Dalbergia brasiliensis</i>	75	100	25	33			33,3	CL
<i>Dicksonia sellowiana</i>	50	50						CS
<i>Dodonea viscosa</i>	100	100						P
<i>Duguetia lanceolata</i>	25	25						CS
<i>Endlicheria paniculata</i>	175	175						CS
<i>Esenbeckia</i> sp.	475	600	125	26			26,3	
<i>Euterpe edulis</i>	2550	3675	1525	60	400	16	44,1	CS
<i>Faramea marginata</i>	50	50						CS
<i>Geonoma gamiova</i>	750	700			50	7	-6,7	CS
<i>Geonoma schottiana</i>	25	25						CS
<i>Guapira opposita</i>	375	375	50	13	50	13		CS
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	100	125	25	25			25,0	CL
<i>Hirtella hebeclada</i>	600	550			50	8	-8,3	CS
<i>Inga marginata</i>	400	475	75	19			18,8	P
<i>Inga sessilis</i>	400	450	100	25	50	13	12,5	P
<i>Inga</i> sp. 1	350	550	250	71	50	14	57,1	
<i>Inga vera</i>	50	50						CS
<i>Lonchocarpus campestris</i>	75	50			25	33	-33,3	CS
<i>Marlierea tomentosa</i>	850	875	25	3			2,9	CS
<i>Matayba guianensis</i>	375	525	150	40			40,0	CS
<i>Miconia cabucu</i>	150	175	25	17			16,7	CL
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	50	50						P
<i>Miconia</i> sp.	925	875			50	5	-5,4	
<i>Mollinedia schottiana</i>	150	200	200	133	150	100	33,3	CS
<i>Myrcia pubipetala</i>	4350	4825	525	12	50	1	10,9	CS
<i>Myrcia rostrata</i>	25	25						CS
<i>Myrsine coriacea</i>	50	50						P
<i>Nectandra rigida</i>	200	200	25	13	25	13		CL
<i>Ocotea catharinensis</i>	225	225						CS
<i>Ocotea odorifera</i>	100	100						CS
<i>Ocotea teleiandra</i>	125	125						CL
<i>Ormosia arborea</i>	50				50	100	-100,0	CL
<i>Ouratea parviflora</i>	375	375						CS
<i>Pera glabrata</i>	25	25						CL
<i>Piper gaudichaudianum</i>	1175	1050			125	11	-10,6	CS
<i>Protium kleinii</i>	50	25	25	50	50	100	-50,0	CS
<i>Psychotria longipes</i>	3650	3450			200	5	-5,5	CS
<i>Psychotria nuda</i>	300	275			25	8	-8,3	CS
<i>Roupala brasiliensis</i>	75	75						CL
<i>Senna</i> sp.	25	25						
<i>Sloanea guianensis</i>	500	450			50	10	-10,0	CS
<i>Solanum swartzianum</i>		25	25					P

Espécies	Densidade		Ingressos		Mortalidade		Mudança %	Grupo ecológico
	2001	2003	n.ha ⁻¹	%	n.ha ⁻¹	%		
<i>Sorocea bonplandii</i>	25	50	25	100			100,0	CS
<i>Trema micrantha</i>	100	100						P
<i>Trichilia</i> sp.	850	875	75	9	50	6	2,9	
<i>Vantania compacta</i>	400	375	25	6	50	13	-6,3	CS
<i>Vernonia puberula</i>	50	75	25	50			50,0	P
<i>Virola bicuhyba</i>	300	275			25	8	-8,3	CS
<i>Xylopia brasiliensis</i>	25				25	100	-100,0	CL
Total	23650	25525	3525		1650		7,9	

P = pioneiras; CL = clímax exigentes em luz; CS = clímax tolerantes à sombra.

Síntese da dinâmica nos estágios sucessionais

Com base nos resultados, é possível inferir que as espécies apresentam padrões de comportamento, quanto às taxas de ingresso e de mortalidade, de acordo com o grupo ecológico ao qual pertencem e à fase sucessional onde se encontram.

Enquanto as taxas de ingresso das espécies pioneiras e climáticas exigentes em luz diminuem do estágio inicial para avançado, as climáticas tolerantes à sombra apresentam tendência de incremento dos ingressos. Comportamento idêntico foi obtido quanto à mortalidade nos grupos ecológicos e nos diferentes estágios (Figuras 1 e 2). A mortalidade no estágio intermediário e no avançado, especialmente das espécies climáticas tolerantes à sombra, é amparada pelas considerações de Richard (1952), Gomez-Pompa e Wiechers (1976) e Brokaw (1985a), de que essas espécies são apenas parcialmente tolerantes à sombra, pois dependem do aumento nos níveis de luz para chegar à maturidade. Carvalho (1997) também compartilhou desse princípio ao citar a ocorrência de taxas de mortalidade mais elevadas em espécies de sub-bosque, quando comparadas com espécies emergentes.

Os padrões de ingresso e mortalidade apresentados pelas espécies estão relacionados às estratégias de estabelecimento dos respectivos grupos ecológicos. A estratégia de formação de banco de plântulas, característica das clímax tolerantes à sombra, é mais importante em comunidades com pequenas clareiras ou com limitação de luminosidade (BAZZAZ, 1991).

A densidade da regeneração natural em 2001 mostrou uma tendência de formação de banco de plântulas, tanto no estágio intermediário quanto no avançado, e reforça as considerações de Bazzaz (1984) sobre as características da germinação de sementes e estabelecimento de plântulas.

Observa-se, na tabela 4, que as pioneiras, em termos de ingresso, apresentaram comportamento semelhante no estágio intermediário e no avançado, cujas condições ambientais são caracterizadas pela limitação da luminosidade nos estratos inferiores. Por outro lado, os ingressos de espécies clímax tolerantes à sombra nessas duas fases foram elevados e estatisticamente semelhantes.

Tabela 4. Ingressos e mortalidade, por hectare, por grupo ecológico, nos três estágios sucessionais, entre 2001 e 2003.

Table 4. Ingrow and mortality, per hectare, per ecologic group, in the tree successional stages, between 2001 and 2003.

Grupo Ecológico	Estágio Inicial		Estágio Intermediário		Estágio Avançado	
	Ingressos	Mortalidade	Ingressos	Mortalidade	Ingressos	Mortalidade
P	1250 A a	1125 A a	200 B a	275 B a	325 B a	50 C a
CL	1975 A a	25 A b	900 B b	525 B b	100 C b	100 A b
CS	625 A b	675 A c	3850 B c	2600 B b	2650 B c	1350 C c
ND	125 A c		450 A b	650 A a	450 A d	150 A a
Total	3975	1825	5400	4050	3525	1650

P = pioneiras; CL = clímax exigentes em luz; CS = clímax tolerantes à sombra; ND = não definidas.

Médias seguidas da mesma letra, maiúscula nas linhas e minúscula nas colunas, não diferem entre si pelo teste F ($P > 0,05$).

O ingresso mais elevado de espécies clímax tolerantes à sombra no estágio intermediário em relação ao avançado pode ser resultado de diferenças de pressão de competição, causadas por diversos fatores ambientais, intrínsecos e antrópicos, conforme mencionaram Whitmore (1978, 1984) e Silva (1989).

No estudo da dinâmica de regeneração natural após a extração seletiva na Floresta de Tapajós, Silva (1989) obteve um decréscimo de 34% no total de plântulas, em um período de 6 anos. Considerou ainda que essa flutuação na população de plântulas pode ser resultado de diferentes frequências de frutificação, manifestadas pelas diferentes espécies.

Embora o período entre as avaliações neste trabalho tenha sido bastante curto, foi possível detectar nos estágios analisados padrões e tendências observados por outros autores em florestas tropicais (BROKAW, 1985b; BAZZAZ, 1991): as espécies mais importantes nos estágios iniciais apresentam instalação e crescimento rápidos, mas em espaço de tempo limitado, enquanto que as espécies dominantes em estágios avançados apresentam crescimento mais lento e contínuo.

Still (1996) também considerou que nas classes de alturas superiores, nas quais o crescimento é lento e o intervalo de tempo necessário para mudanças de classes é maior, o risco de mortalidade é elevado, o que explica, de certa forma, a elevada taxa de mortalidade de espécies clímax tolerantes à sombra no estágio avançado.

Deve-se considerar ainda que os resultados podem ter sido influenciados por fatores relacionados à amostragem. O período de levantamento em campo, nas duas ocasiões, foi de dezembro a maio, não abrangendo, portanto, toda a estação de crescimento.

A comparação dos resultados com aqueles obtidos em outros trabalhos também deve ser vista com ressalvas, pois, em geral, são usadas metodologias ou intensidades de amostragem diferentes.

CONCLUSÕES

- Os ingressos no estágio inicial foram mais expressivos em espécies climáticas exigentes em luz, principalmente *Miconia cabucu*, *Hieronyma alchorneoides*, *Miconia cinnamomifolia*. Nos estágios intermediário e avançado, as espécies clímax tolerantes à sombra apresentaram os maiores ingressos.
- A mortalidade no estágio inicial foi mais intensa nas espécies pioneiras, enquanto que nos estágios intermediário e avançado foi maior em espécies clímax tolerantes à sombra.
- Na regeneração natural do estágio inicial, as espécies pioneiras estão sendo gradativamente substituídas por espécies clímax exigentes em luz, e em menor escala pelas clímax tolerantes à sombra.
- No estágio intermediário, as espécies pioneiras e clímax exigentes em luz, atualmente mais importantes na estrutura do estrato superior, estão sendo substituídas por espécies clímax tolerantes à sombra.

REFERÊNCIAS

AUGSPURGER, C. K. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. *Ecology*, v. 65, p. 1705-1712, 1984.

BAZZAZ, F. A. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. In: Medina, E., Mooney, H. A., Vasquez-Yanes, C. (eds.) **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. The Hague, 1984. p. 233-243.

BAZZAZ, F. A. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T. C.; Hadley, M. **Rain forest regeneration and management**. Paris: Man and The Biosphere Series. 1991. vol. 6. p. 91-114.

BROKAW, N. V. L. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*. N. 66, p. 682-687, 1985 b.

CARVALHO, J. O P. Dinâmica de florestas naturais e sua Implicação para o manejo florestal. In: **Curso de Manejo Florestal Sustentável**. Colombo: EMBRAPA, 1997. 250 p.

DAUBENMIRE, R. **Plant Communities**. New York: Harper & Row Publishers, 1968. 300 p.

DENSLOW, J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 18, p. 431-451, 1987.

FINOL, U. H. Nuevos parâmetros a considerarse em el analisis estructural de lãs selvas virgenes tropicales. **Rev. For. Venezolana**. v. 14, n. 21, p. 29-49, 1971.

GOMEZ-POMPA, A.; WIECHERS, B. L. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. In: GOMEZ-POMPA, A.; VÁSQUES-YANES, C.; AMO RODRIGUES, S.; CERVERA, A. B. **Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México**. México: Continental, 1976. p 11-30.

GRAU, H. R. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. **Journal of Tropical Ecology**. v. 16, p. 227-242, 2000.

GRUBB, P. J. The maintenance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche. **Biological Review**, v. 52, p. 45-107, 1977.

HARPER, J. L. **Population biology of plants**. London: Academic Press, 1977.

PICKETT, S. T. A.; OSTFELD, R. S. The shifting paradigm in ecology. In: KNIGHT, R.L.; BATES, S.F. (Ed.) **A new century for natural resources management**. Washington: Islands Press, 1995. p. 261-278.

POPMA, J.; BONGERS, F. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology**, n. 7, p. 85-97, 1991.

PRIMACK, R. B.; LEE, H. S. Populations dynamics of pioneer (Macaranga) trees and understorey (Mallotus) trees (Euphorbiaceae) in primary and selectively logged Bornean rain forests. **Journal of Tropical Ecology**, n. 7, p. 439-458, 1991.

RICHARDS, P. W. **The tropical rain forest**. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1952. 450 p.

RODRIGUES, R. R. **Colonização e enriquecimento de um fragmento florestal urbano após a ocorrência de fogo. Fazenda Santa Elisa, Campinas, SP: Avaliação temporal da regeneração natural (66 meses) e do crescimento (51 meses) de 30 espécies florestais plantadas em consórcios sucessionais**. Piracicaba: 1999. Tese (Livre Docência) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo.

ROLLET, B. **Arquitetura e crescimento das florestas tropicais**. Belém: SUDAN, 1978. 22 P.

SILVA, J. N. M. **The behaviour of the Tropical Rain Forest of the Brazilian Amazon after logging**. Oxford: 1989, 303 f. Thesis (Doctor of Philosophy) University of Oxford.

SORREANO, M. C. M. **Avaliação de aspectos da dinâmica de florestas restauradas com diferentes idades**. Piracicaba: 2002. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz.

STERCK, F. J.; CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; BONGERS, F. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**. v. 15, p. 83-95, 1999

STILL, M. J. Rates of mortality and growth in three groups of dipterocarp seedlings in Sabah, Malaysia. In: **The Ecology of Tropical Forest Seedlings**. Paris: Parthenon Publishing, 1996. p. 315-331.

TORIOLA, D.; CHAREYRE, P.; BUTTLER, A. Distribution of a primary forest plant species in a 18° year old secondary forest in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v.14, n. 3, p. 323-340, 1998.

VEBLEN, T. T. Regeneration dynamics. In: **Plant Succession. Theory and prediction**. London: Chapman and Hall, 1992. p. 153-187.

VOLPATO, M. M. L. **Regeneração natural em uma floresta secundária no domínio de mata atlântica: uma análise fitossociológica**. Viçosa: 1994. 123 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Viçosa.

WHITMORE, T. C. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P. B., e Zimmerman, M. H. (eds.) **Tropical trees as living systems**. New York: Cambridge University Press, 1978 p. 639-655.

WHITMORE, T. C. **Tropical rain forest of the Far East**. 2ª ed. Oxford: Clarendon Press, 1984. 352 p.

WHITMORE, T.C. **An introduction to tropical rain forest**. 2ª ed. Oxford: Clarendon Press, 1990.