

Mortalidade e recrutamento de árvores na Floresta Atlântica em Linhares (ES)

Tree mortality and recruitment in the Atlantic Forest at Linhares (ES)

Samir Gonçalves Rolim
Hilton Thadeu Zarate do Couto
Renato Moraes de Jesus

RESUMO: A mortalidade e o recrutamento de árvores com DAP ≥ 10 cm foram analisados em 5 parcelas de 0,5 ha, através de 6 levantamentos consecutivos, realizados a cada 3 anos (1980 a 1995) na Floresta Atlântica em Linhares (ES). Um período seco mais severo que ocorreu de maio a agosto de 1987 afetou sensivelmente a estrutura da floresta. No período abrangido por este distúrbio (1986 a 1989) morreram aproximadamente 50% de todas as árvores que morreram no período total (1980 a 1995). A taxa anual de mortalidade estimada é igual à encontrada em outras florestas tropicais (1,5%), entretanto a taxa foi significativamente diferente entre grupos ecológicos de espécies arbóreas: Pioneiras (3,55%) > Climáticas (1,26%). Árvores de maior porte (DAP ≥ 90 cm) apresentaram mortalidade significativamente superior às árvores de menor porte ($10 < \text{DAP} \leq 50$ cm) no ano de 1989. Nem mortalidade nem recrutamento foram uniformemente distribuídos no espaço, mas a mortalidade foi plenamente balanceada pelo recrutamento.

PALAVRAS-CHAVE: Mortalidade, Recrutamento, Floresta atlântica, Parcelas permanentes, Distúrbios naturais, Brasil

ABSTRACT: The mortality and recruitment of trees with DBH ≥ 10 cm were analyzed in 5 permanent plots of 0,5 ha each, installed in 1980 and measured every 3 years (1980 to 1995), in Atlantic Forest (Linhares, ES). A disturbance (drier season) from may to august 1987, affected the forest structure. During the disturbance period (1986 to 1989) occurred the death of 50% of the trees that died during the total period (1980 a 1995). The estimated annual mortality rate (1,5%) is the same found to other tropical forest (1 to 2%), but this rate was significantly different among ecological groups: pioneer (3,55%) > climax (1,26%). Larger trees (DBH ≥ 90 cm) showed a significantly higher mortality than the other ones ($10 < \text{DBH} \leq 50$ cm) in 1989. Neither mortality nor recruitment were evenly distributed on space, but mortality was completely balanced by recruitment.

KEYWORDS: Mortality, Recruitment, Atlantic Forest, Brazil, Long-term changes, Natural disturbance, Permanent plots

INTRODUÇÃO

Estudos de longo prazo instalados em florestas tropicais da África, Ásia, Austrália e América Latina, têm permitido uma melhor compreensão sobre aspectos dinâmicos des-

tes ecossistemas, podendo levar a uma estratégia adequada de manejo e conservação da biodiversidade.

Estes estudos ecológicos examinam as mudanças nas populações usando informações de censos, com a contagem e posterior recontagem de indivíduos sobreviventes, perdas e ganhos, sendo as informações comumente sumarizadas na forma de taxas de mortalidade e recrutamento (Sheil e May, 1996). Diversos trabalhos nos últimos 10 anos têm apresentado uma sumarização dos resultados encontrados nas diversas florestas onde se usa a metodologia de parcelas permanentes (Swaine et al., 1987b; Swaine, 1989; Hartshorn, 1990; Phillips e Gentry, 1994).

As parcelas permanentes utilizadas possuem as mais variadas formas e tamanhos; o limite mínimo de DAP não é o mesmo entre os trabalhos, o método de cálculo para taxas anuais de mortalidade diferem, além disso alguns estudos incluem palmeiras, lianas ou arbustos, outros, apenas espécies arbóreas; os tipos florestais são também variados, havendo florestas de várzea, de terra firme, de terras baixas, de encosta, de galerias etc.; cada uma submetida ainda a diferentes precipitações anuais, em diferentes altitudes, com diferentes históricos de perturbação etc.

Apesar de toda essa variabilidade os estudos indicam que as mudanças e flutuações na estrutura da floresta madura seguem um padrão em toda a área tropical. Há uma constância dos parâmetros estruturais da floresta como densidade, área basal e número de espécies,

flutuando em torno de um valor médio ao longo do tempo. Essa constância é mantida através de um balanço adequado entre mortalidade e recrutamento de árvores (Lieberman e Lieberman, 1987; Peralta et al., 1987; Swaine et al., 1987a; Lieberman et al., 1990; Jardim, 1990).

Alguns trabalhos mostram que estes parâmetros podem ser sensivelmente modificados por distúrbios mais intensos, tendendo a retornar ao valor médio, em seguida. Por exemplo, um furacão que atingiu El Verde (Porto Rico) modificou sensivelmente a estrutura da floresta, que em seguida apresentou uma tendência à recuperação (Crow, 1980). Distúrbios antrópicos afetaram uma floresta na Malásia e num período posterior houve uma tendência à recuperação (Manokaram e Kochummen, 1987). O fenômeno conhecido com “El Niño” provocou uma seca severa na floresta de Barro Colorado (Panamá) elevando a taxa de mortalidade (Hubell e Foster, 1990), mas também é mostrada uma tendência à recuperação da floresta em períodos posteriores (Condit et al., 1992). Períodos prolongados de seca também afetaram aspectos da estrutura de florestas na Malásia (Primack e Hall, 1992) demonstrando ser um distúrbio importante e amplamente distribuído na região tropical.

Neste trabalho analisaram-se a mortalidade e recrutamento de árvores com DAP ≥ 10 cm, ocorridos de 1980 a 1995 na floresta atlântica em Linhares (ES) e avaliar a influência de uma seca severa, ocorrida no ano de 1987, sobre aspectos estruturais da floresta.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Florestal de Linhares (RFL), que se distribui sobre uma área de quase 22.000 ha entre os municípios de Linhares e Jaguaré, ao norte do Estado

do Espírito Santo. Geograficamente situa-se entre os paralelos 19° 06' - 19° 18' de latitude sul e entre os meridianos 39° 45' - 40° 19' de longitude W Gr.

O clima do local é do tipo AWi de Köppen (tropical úmido), com estação chuvosa no verão e seca no inverno. A precipitação pluviométrica média anual é estimada em 1224,3 mm no período de 1975 a 1995, temperatura média de 23 °C e umidade relativa do ar de 83,5%. Segundo Jesus et al. (1992), para a área experimental os solos predominantes são “Podzólicos Vermelho-Amarelo, distróficos, com horizonte B textural de atividade baixa (não hidromórfico) e horizonte A moderado com textura variável de argilosa a areno-argilosa. O relevo é plano, formando os chamados platôs litorâneos, com uma altitude que varia de 28 a 65 m. A tipologia florestal da região insere-se na Floresta Estacional Semidecidual de Terras Baixas. (IBGE, 1992)

Obtenção dos dados

No ano de 1980 foi instalado na RFL um ensaio de manejo florestal, que vem sendo monitorado, desde então, em intervalos de 3 anos (1980, 1983, 1986, 1989, 1992 e 1995). O ensaio foi instalado em blocos ao acaso, com 9 tratamentos e 5 repetições, onde cada parcela mede 50 x 100 m (0,5 ha). Uma descrição completa deste ensaio e dos tratamentos que foram aplicados pode ser encontrada em Jesus et al. (1992) e Batista (1994).

Para atender os objetivos deste estudo foi selecionado o tratamento 1 do ensaio onde não foi aplicada nenhuma forma de intervenção (testemunha), resultando em 5 parcelas, cada uma distribuída em uma área de floresta estacional semidecidual, em estágio maduro. Todas as parcelas foram alocadas paralelamente a uma estrada de acesso, distando 75 m da estrada, visando diminuir o efeito de borda (Jesus et al., 1992).

No ano de 1980, em cada parcela, foram amostradas todas as árvores com diâmetro à

altura do peito (DAP) maior ou igual a 10 cm. Cada árvore foi etiquetada, recebeu uma numeração e teve medido o seu DAP. Nas medições sucessivas cada árvore que atingia ou ultrapassava o limite mínimo de DAP era etiquetada, recebendo uma numeração seqüencial.

As espécies arbóreas da RFL foram classificadas em grupos ecológicos:

a) Pioneiras: espécies não tolerantes, colonizadoras de grandes clareiras, formando banco de sementes no solo, crescimento muito rápido, ciclo de vida curto e madeira caracteristicamente muito leve;

b) Secundárias iniciais: muito semelhantes às espécies do primeiro grupo, entretanto não formam banco de sementes no solo e apresentam um ciclo de vida um pouco mais amplo. Constituem um grupo bastante heterogêneo;

c) Secundárias tardias: as características do ciclo de vida começam a tornar-se bem diferenciadas em relação aos grupos anteriores, têm crescimento mais lento, ciclo de vida mais amplo, madeira dura, sementes tolerantes amplamente dispersas pelo vento;

d) Climácicas: constituem praticamente um extremo em relação ao primeiro grupo, com madeira dura e de alta densidade, crescimento muito lento, ciclo de vida muito amplo, tolerantes e apresentam grandes sementes, geralmente dispersas por grandes animais.

A base da classificação foi a observação do comportamento das espécies em plantios (crescimento), em viveiro (germinação e crescimento), testes de laboratório para germinação e características próprias (tipos de sementes, densidade da madeira etc.). Esta classificação foi aqui utilizada para facilitar a interpretação dos resultados, apesar de serem reconhecidamente uma abstração de um contínuo existente entre as espécies arbóreas da floresta tropical.

Análises

Foi calculada a taxa anual de mortalidade através do modelo algébrico descrito em Primack et al. (1985):

$$m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t}$$

- onde: m é a taxa anual de mortalidade;
- N_0 é o número de indivíduos na amostra inicial (1980);
- N_t é o número de indivíduos na amostra final (1995);
- t é o tempo de observação em anos (15).

A meia-vida ($t_{0,5}$) da floresta ou o tempo estimado para que a população inicial caia pela metade (Swaine e Lieberman, 1987) foi obtido por:

$$t_{0,5} = (\ln 0,5)/\ln (1-m)$$

- onde: $t_{0,5}$ é a meia-vida;
- \ln é o logaritmo neperiano;
- m é a taxa de mortalidade anual

Foi utilizado o Coeficiente de Correlação de Spearman (r_s) (Sokal e Rohlf, 1981) para se testar as correlações entre 3 variáveis NT80, MT95 e RT95, onde:

- NT80 = o número de indivíduos de cada espécie em 1980;
- MT95 = o número de indivíduos mortos de cada uma das espécies da amostra inicial, no período (1980 a 1995);
- RT95 = o número de árvores recrutadas de cada uma das espécies da amostra inicial, no período (1980 a 1995) para a classe de 10 cm de DAP.

Para se analisar as influências das variações temporais na densidade de árvores da floresta atlântica em Linhares (ES) considerou-se que ano e parcela foram variáveis independentes, construindo-se um delineamento experimental em blocos ao acaso, onde os anos de amostragem foram considerados como blocos e as parcelas como tratamentos. As parcelas foram utilizadas como fonte de variação do de-

lineamento visando diminuir o número de graus de liberdade do resíduo e, conseqüentemente, o erro experimental devido ao acaso. Desse modo para um total de 6 blocos e 5 tratamentos aplicou-se o teste F para o teste de hipótese e o teste de Tukey para a comparação das médias referentes a blocos (anos), ambos os testes a 5% de probabilidade.

Foi considerada a seguinte hipótese de nulidade (H_0) com a respectiva hipótese alternativa (H_a):

1) H_0 : As estimativas de densidade (D) não diferem estatisticamente entre os anos de amostragem:

$$D_{1980} = D_{1983} = D_{1986} = D_{1989} = D_{1992} = D_{1995}$$

H_a : a densidade de árvores apresentou diferença estatística significativa entre pelo menos dois dos anos de amostragem.

A mesma hipótese foi testada para o parâmetro densidade em relação aos grupos ecológicos de espécies arbóreas.

A estatística não-paramétrica do Chi-quadrado (χ^2) foi utilizada para as análises de mortalidade e recrutamento.

2) H_0 : a mortalidade total no período (MT95) foi igual em todos os grupos ecológicos:

$$MT95_{Pioneiras} = MT95_{Sec. iniciais} = MT95_{Sec. tardias} = MT95_{Climácicas}$$

3) H_0 : a mortalidade de árvores (M) não diferiu estatisticamente entre os anos de amostragem. Como a mortalidade no ano de 1983 foi igual a zero em todas as parcelas, esse ano não foi considerado na análise:

$$M_{1986} = M_{1989} = M_{1992} = M_{1995}$$

4) H_0 : o recrutamento de árvores (R) não diferiu estatisticamente entre os anos de amostragem:

$$R_{1983} = R_{1986} = R_{1989} = R_{1992} = R_{1995}$$

5) H_0 : a mortalidade de árvores (M) não diferiu estatisticamente entre parcelas:

$$M_{\text{parcela 1}} = M_{\text{parcela 2}} = M_{\text{parcela 3}} = M_{\text{parcela 4}} = M_{\text{parcela 5}}$$

6) H_0 : o recrutamento de árvores (R) não diferiu estatisticamente entre parcelas:

$$R_{\text{parcela 1}} = R_{\text{parcela 2}} = R_{\text{parcela 3}} = R_{\text{parcela 4}} = R_{\text{parcela 5}}$$

7) H_0 : a mortalidade de árvores (M_i) não diferiu estatisticamente do recrutamento (R_i) em nenhum ano de levantamento (1986, 1989, 1992 e 1995), ou seja, ($M_i = R_i$):

$M_i = R_i$, onde i é um dos anos de levantamento

8) H_0 : a mortalidade de árvores (M_i) não diferiu estatisticamente do recrutamento (R_i) em nenhuma das 5 parcelas, ou seja, $M_i = R_i$ em todas as parcelas:

$M_i = R_i$, onde i é uma das parcelas do levantamento

9) H_0 : em cada levantamento (1986, 1989, 1992 e 1995) a mortalidade (M_i) não difere estatisticamente entre classes de tamanho de árvores. Para esta hipótese consideraram-se arbitrariamente

três classes de tamanho de árvores, segundo o diâmetro à altura do peito (DAP): I) $10 \leq \text{DAP} < 50$, II) $50 \leq \text{DAP} < 90$ e III) $\text{DAP} \geq 90$. A mortalidade de cada levantamento foi analisada em relação à distribuição do levantamento anterior (ou seja, quando todas as árvores estavam vivas):

$M_{i \text{ classe I}} = M_{i \text{ classe II}} = M_{i \text{ classe III}}$, onde i é um dos anos de levantamento

10) H_0 : a mortalidade de árvores (MT95) no período (1980 a 1995) ocorreu independentemente das classes de abundância de árvores. Para esta hipótese consideraram-se arbitrariamente três classes de abundância, segundo a densidade de cada espécie (n/ha): I) $n/\text{ha} \leq 1,2$; II) $1,2 < n/\text{ha} < 9,6$ e III) $n/\text{ha} \geq 9,6$:

$$\text{MT95}_{\text{clasab I}} = \text{MT95}_{\text{clasab II}} = \text{MT95}_{\text{clasab III}}$$

11) H_0 : o recrutamento de árvores (RT95) no período (1980 a 1995) ocorreu independentemente das classes de abundância de árvores. As classes de abundância são as mesmas da hipótese 2.2.7:

$$\text{RT95}_{\text{clasab I}} = \text{RT95}_{\text{clasab II}} = \text{RT95}_{\text{clasab III}}$$

RESULTADOS

Densidade total e densidade dos grupos ecológicos

O número de árvores, com $\text{DAP} \geq 10$ cm, amostradas no período de monitoramento foi de 1681, divididas em 266 espécies (sendo 14 identificadas a nível genérico e 2 a nível familiar), 153 gêneros e 52 famílias, de acordo com o Sistema de Cronquist, apresentadas na Tabela 1.

A Tabela 2 mostra os resultados de densidade para os levantamentos de 1980 a 1995 na RFL.

Entre o primeiro e o último levantamento foi observado um acréscimo geral de 6,45% na densidade. Para todos os grupos ecológicos

ocorreu um acréscimo na densidade de árvores entre o primeiro e o último levantamento: 3,22% para pioneiras, 3,02% para secundárias iniciais, 2,96% para secundárias tardias e 10,07% para climácicas.

As variações observadas na densidade total da comunidade e na densidade do grupo ecológico de climácicas foram significativas pelo teste F, rejeitando-se a hipótese de nulidade (hipótese 1). Para os outros grupos a hipótese de nulidade foi aceita, ou seja, não foram encontradas diferenças significativas na densidade, ao longo do período de estudo.

Tabela 1. Lista das espécies amostradas na RFL ao longo do período de monitoramento com as respectivas famílias e grupos ecológicos (GE). PI=pioneira, SI=secundária inicial, ST=secundária tardia e CL=climática.

(List of sampled species, families and ecological groups (GE) during fifteen years in Atlantic primary forest at Linhares - ES). PI=pioneer, SI=initial secondary, ST=late secondary e CL=climax).

ESPÉCIE	FAMÍLIA	GE
<i>Astronium concinnum</i> (Engl.) Schott	Anacardiaceae	SI
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae	SI
<i>Spondias</i> cf. <i>macrocarpa</i> Engl.	Anacardiaceae	SI
<i>Spondias venulosa</i> Mart. ex Engl.	Anacardiaceae	SI
<i>Guatteria</i> aff. <i>pecholtiana</i> R.E.Fr.	Annonaceae	SI
<i>Oxandra reticulata</i> Maas	Annonaceae	CL
<i>Oxandra</i> sp.180	Annonaceae	CL
<i>Rollinia laurifolia</i> Schlttdl.	Annonaceae	SI
<i>Unonopsis linduanii</i> R.E.Fr.	Annonaceae	CL
<i>Xylopia laevigata</i> (Mart.) R.E.Fr.	Annonaceae	ST
<i>Xylopia ochrantha</i> Mart.	Annonaceae	CL
<i>Xylopia sericea</i> A. St. Hil.	Annonaceae	SI
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Mull. Arg.	Apocynaceae	ST
<i>Aspidosperma illustre</i> (Vell.) Kuhlm. & Piraja	Apocynaceae	CL
<i>Geissospermum laeve</i> (Vell.) Baill.	Apocynaceae	CL
<i>Rauwolfia mattfeldiana</i> Markgr.	Apocynaceae	SI
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyermark e Frodin	Araliaceae	PI
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	Bignoniaceae	SI
<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K. Schum.	Bignoniaceae	PI
<i>Tabebuia arianae</i> A. Gentry	Bignoniaceae	SI
<i>Tabebuia riococensis</i> A. Gentry	Bignoniaceae	SI
<i>Tabebuia roseo-alba</i> (Ridley) Sandwith	Bignoniaceae	SI
<i>Bombacopsis stenopetala</i> (Casar.) A. Robyns	Bombacaceae	SI
<i>Eriotheca candolleana</i> (K. Schum.) A. Robyns	Bombacaceae	SI
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	Bombacaceae	SI
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	Bombacaceae	SI
<i>Quararibea penduliflora</i> (A.St.Hil.) K. Schum.	Bombacaceae	CL
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	Boraginaceae	PI
<i>Cordia</i> sp.140	Boraginaceae	SI
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Stend	Boraginaceae	SI
<i>Crepidospermum goudotianum</i> (Tul.) Tr. & Pl.	Burseraceae	ST
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand.	Burseraceae	SI
<i>Protium warmingianum</i> Marchand Vell aff.	Burseraceae	ST
<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A. DC.	Caricaceae	SI
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	Caricaceae	PI

Tabela 1. Continuação

<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	Cecropiaceae	PI
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl. ssp. <i>guianensis</i>	Moraceae	CL
<i>Maytenus multiflora</i> Reiss.	Celastraceae	ST
<i>Couepia carautae</i> Prance	Chrysobalanaceae	CL
<i>Couepia schottii</i> Fritsch	Chrysobalanaceae	CL
<i>Exellodendron gracile</i> (Kuhl.) Prance	Chrysobalanaceae	CL
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric.ex A. P. DC.	Chrysobalanaceae	CL
<i>Hirtella insignis</i> Briq. ex Prance	Chrysobalanaceae	ST
<i>Licania heteromorpha</i> Benth. var. <i>heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	ST
<i>Licania kunthiana</i> Hook f.	Chrysobalanaceae	CL
<i>Parinari excelsa</i> Sabine	Chrysobalanaceae	ST
<i>Kielmeyera albopunctata</i> Saddi	Clusiaceae	SI
<i>Rheedia gardneriana</i> Triana & Planch.	Clusiaceae	CL
<i>Tovomita brevistaminea</i> Engl.	Clusiaceae	CL
<i>Terminalia argentea</i> Mart.& Zucc.	Combretaceae	SI
<i>Terminalia</i> cf. <i>kuhlmannii</i> Alwan & Stace	Combretaceae	SI
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	Combretaceae	SI
<i>Connarus detersus</i> Planch.	Connaraceae	CL
<i>Stephanopodium blanchetianum</i> Baill.	Dichapetalaceae	CL
<i>Diospyros araripensis</i> P. Cav.	Ebenaceae	CL
<i>Sloanea</i> aff. <i>granulosa</i> Duke	Elaeocarpaceae	CL
<i>Sloanea</i> sp.339	Elaeocarpaceae	CL
<i>Erythroxylum columbinum</i> Mart.	Erythroxylaceae	CL
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Mull. Arg.	Euphorbiaceae	SI
<i>Caryodendron grandifolius</i> (Mull. Arg.) Pax.	Euphorbiaceae	ST
<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	Euphorbiaceae	SI
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	Euphorbiaceae	PI
<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.	Euphorbiaceae	SI
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	Euphorbiaceae	SI
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	Euphorbiaceae	ST
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax.	Euphorbiaceae	SI
<i>Sebastiania discolor</i> (Spreng.) Mull. Arg. Var.	Euphorbiaceae	ST
<i>Senefeldera multiflora</i> Mart.	Euphorbiaceae	CL
<i>Banara brasiliensis</i> (Schott) Benth.	Flacourtiaceae	SI
<i>Banara kuhlmannii</i> (Sleumer) Sleumer	Flacourtiaceae	CL
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi.) A. Gray	Flacourtiaceae	CL
<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	Flacourtiaceae	ST
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Flacourtiaceae	SI
<i>Casearia</i> sp.228	Flacourtiaceae	CL

Tabela 1. Continuação

<i>Casearia ulmifolia</i> Vahl.	Flacourtiaceae	SI
<i>Flacourtiaceae</i> sp.369	Flacourtiaceae	ST
<i>Humiriastrum spiritus-sancti</i> Cuatrec	Humiriaceae	CL
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) Howard	Icacinaceae	ST
<i>Beilschmiedia</i> sp. nov.379	Lauraceae	CL
<i>Ocotea</i> aff. <i>telleiandra</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	CL
<i>Ocotea argentea</i> Mez	Lauraceae	ST
<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez vel. aff.	Lauraceae	SI
<i>Ocotea conferta</i> Coe-Teixeira	Lauraceae	ST
<i>Ocotea confertiflora</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	ST
<i>Ocotea divaricata</i> (Poir.) Mez	Lauraceae	ST
<i>Ocotea elegans</i> Mez	Lauraceae	CL
<i>Ocotea glauca</i> (Nees) Mez	Lauraceae	ST
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Lauraceae	SI
<i>Ocotea organensis</i> Mez	Lauraceae	CL
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze.	Lecythidaceae	ST
<i>Couratari asterotricha</i> Prance	Lecythidaceae	SI
<i>Eschweilera</i> cf. <i>ovata</i> (Cambess.) Miers.	Lecythidaceae	ST
<i>Lecythis lanceolata</i> Poir.	Lecythidaceae	CL
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) Mori	Lecythidaceae	CL
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	Lecythidaceae	CL
<i>Apuleia leiocarpa</i> Macbide	Caesalpiniaceae	ST
<i>Bauhinia forficata</i> Link subsp. <i>forficata</i>	Caesalpiniaceae	SI
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desv.	Caesalpiniaceae	SI
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Caesalpiniaceae	ST
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	Caesalpiniaceae	ST
<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	Caesalpiniaceae	ST
<i>Poeppigia procera</i> C. Presl.	Caesalpiniaceae	SI
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Caesalpiniaceae	PI
<i>Sclerolobium striatum</i> Dwyer	Caesalpiniaceae	CL
<i>Tachigalia paratyensis</i> (Vell.) Lima	Caesalpiniaceae	SI
<i>Acosmium lentiscifolium</i> Spreng.	Fabaceae	ST
<i>Centrolobium sclerophyllum</i> H.C.Lima	Fabaceae	CL
<i>Deguelia longeracemosa</i> (Benth.) Az.- Tozzi	Fabaceae	SI
<i>Grazilodendron rio-docensis</i> H.C. Lima	Fabaceae	SI
<i>Lonchocarpus guillemianus</i> (Tul.) Malme	Fabaceae	SI
<i>Machaerium fulvovenosum</i> H.C.Lima	Fabaceae	ST
<i>Machaerium ovalifolium</i> Glaz. ex Rudd	Fabaceae	ST
<i>Myrocarpus frondosus</i> Fr. All.	Fabaceae	CL

Tabela 1. Continuação

<i>Ormosia nitida</i> Vogel	Fabaceae	SI
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	Fabaceae	ST
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Fabaceae	SI
<i>Swartzia apetala</i> Raddi	Fabaceae	ST
<i>Swartzia apetala</i> var. <i>glabra</i> (Vog.) Cowan.	Fabaceae	CL
<i>Swartzia</i> cf. <i>acutifolia</i> Vog.	Fabaceae	CL
<i>Swartzia flaemingii</i> Raddi var. <i>flaemingii</i>	Fabaceae	ST
<i>Swartzia myrtifolia</i> J.E. Smith var. <i>elegans</i> (Schott) Cowan	Fabaceae	CL
<i>Vatairea heteroptera</i> (Fr. All.) Ducke	Fabaceae	SI
<i>Zollernia latifolia</i> Benth.	Fabaceae	CL
<i>Zollernia modesta</i> A. M. Carvalho & Barneby	Fabaceae	CL
<i>Acacia glomerosa</i> Benth.	Mimosaceae	SI
<i>Albizzia polycephala</i> (Benth.) Killip	Mimosaceae	SI
<i>Inga</i> aff. <i>cylindrica</i> (Vell.) Mart.	Mimosaceae	SI
<i>Inga cabelo</i> T.D. Penn.	Mimosaceae	ST
<i>Inga capitata</i> Desv.	Mimosaceae	ST
<i>Inga flagelliformis</i> (Vell.) Mart.	Mimosaceae	ST
<i>Inga hispida</i> Schott. ex Benth.	Mimosaceae	CL
<i>Inga striata</i> Benth.	Mimosaceae	SI
<i>Inga thibaudiana</i> subsp. <i>thibaudiana</i> T.D. Penn.	Mimosaceae	SI
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Benth.) Brenan	Mimosaceae	SI
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima	Mimosaceae	SI
<i>Byrsonima cacaophila</i> W. Anderson	Malpighiaceae	PI
<i>Byrsonima rassifolia</i> (L.) H.B.K. sens. lat.	Malpighiaceae	SI
<i>Pavonia calyculosa</i> St.-Hilaire & Naudin	Malvaceae	PI
<i>Mouriri arborea</i> Gardner	Melastomataceae	CL
<i>Mouriri glazioviana</i> Cogn.	Melastomataceae	CL
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	SI
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	Meliaceae	CL
<i>Trichilia lepidota</i> Mart. subsp. <i>schumaniana</i>	Meliaceae	CL
<i>Trichilia quadrijuga</i> Kunth. ssp. <i>quadrijuga</i>	Meliaceae	SI
<i>Trichilia</i> sp.573	Meliaceae	SI
<i>Trichilia</i> sp.581	Meliaceae	SI
<i>Trichilia</i> sp.626	Meliaceae	CL
<i>Siparuna reginae</i> (Tul.) A. DC.	Monimiaceae	CL
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trecul.	Moraceae	ST
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae	CL
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	Moraceae	CL
<i>Ficus</i> aff. <i>gomelleira</i> Klunth & Bouche	Moraceae	SI

Tabela 1. Continuação

<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poep. et Endl.) Rusby	Moraceae	ST
<i>Naucleopsis mello-barretoii</i> (Standl.) C.C. Berg	Moraceae	CL
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	Moraceae	CL
<i>Viola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	Myristicaceae	CL
<i>Myrsine</i> cf. <i>umbellata</i> Mart.	Myrsinaceae	SI
<i>Calyptanthus lucida</i> var. <i>polyantha</i> (Berg) Legrand	Myrtaceae	CL
<i>Campomanesia aromatica</i> (Aubl.) Griseb.	Myrtaceae	SI
<i>Campomanesia espiritosantensis</i> Landrum	Myrtaceae	CL
<i>Campomanesia guavirova</i> (DC.) Kiaersk.	Myrtaceae	CL
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Camb.) Berg	Myrtaceae	SI
<i>Eugenia</i> aff. <i>oxyphylla</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia arianae</i> Barroso	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia beaurepaireana</i> (Kiaersk.) Legrand	Myrtaceae	CL
<i>Eugenia bimarginata</i> DC.	Myrtaceae	SI
<i>Eugenia blastantha</i> (Berg) Legrand	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	Myrtaceae	CL
<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia</i> cf. <i>moonioides</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia</i> cf. <i>tinguyensis</i> Camb.	Myrtaceae	CL
<i>Eugenia</i> cf. <i>ubensis</i> Camb.	Myrtaceae	CL
<i>Eugenia excelsa</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia fluminensis</i> Berg	Myrtaceae	SI
<i>Eugenia ligustrina</i> Berg	Myrtaceae	CL
<i>Eugenia menandroana</i> Barroso et Peixoto	Myrtaceae	CL
<i>Eugenia microcarpa</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia oblongata</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia platysema</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia pruinosa</i> Legrand	Myrtaceae	ST
<i>Eugenia</i> sp.584	Myrtaceae	ST
<i>Marlierea acuminatissima</i> (Berg) Legrand.	Myrtaceae	ST
<i>Marlierea estrellensis</i> Berg	Myrtaceae	CL
<i>Marlierea grandifolia</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Marlierea obversa</i> Legrand.	Myrtaceae	ST
<i>Marlierea parviflora</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Marlierea strigipes</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Marlierea sucrei</i> G.M. Barroso et Peixoto	Myrtaceae	SI
<i>Myrcia</i> aff. <i>clauseniana</i> (Berg) Barroso et Peixoto	Myrtaceae	CL
<i>Myrcia falax</i> (Richard) DC.	Myrtaceae	CL

Tabela 1. Continuação

<i>Myrcia follii</i> Barroso et Peixoto	Myrtaceae	CL
<i>Myrcia lineata</i> (Berg) G.M. Barroso	Myrtaceae	ST
<i>Myrcia pubiflora</i> Berg	Myrtaceae	SI
<i>Myrcia riococensis</i> G.M. Barroso et Peixoto	Myrtaceae	SI
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	Myrtaceae	CL
<i>Myrciaria amazonica</i> Berg	Myrtaceae	ST
<i>Myrciaria delicatula</i> (DC.) Berg	Myrtaceae	CL
<i>Myrciaria floribunda</i> (West. ex Willd.) Berg	Myrtaceae	CL
<i>Myrciaria jaboticaba</i> (Vell.) Berg	Myrtaceae	CL
<i>Myrciaria</i> sp.203	Myrtaceae	CL
<i>Myrtaceae</i> sp.606	Myrtaceae	ST
<i>Neomitranthes langsdorffii</i> (Berg) Mattos	Myrtaceae	ST
<i>Plinia glandulosa</i> Barroso et Peixoto	Myrtaceae	ST
<i>Plinia involucrata</i> (Berg) McVaugh.	Myrtaceae	ST
<i>Psidium</i> aff. <i>macrospermum</i> Berg	Myrtaceae	CL
<i>Psidium sartorianum</i> (Berg) Nied.	Myrtaceae	SI
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz.	Nyctaginaceae	SI
<i>Pisonia</i> aff. <i>ambigua</i> Heimert.	Nyctaginaceae	SI
<i>Cathedra bahiensis</i> Sleumer	Olacaceae	SI
<i>Heisteria</i> cf. <i>ovata</i> Benth.	Olacaceae	CL
<i>Schoepfia brasiliensis</i> A. DC.	Olacaceae	SI
<i>Schoepfia oblongifolia</i> Turez	Olacaceae	CL
<i>Coccoloba longipes</i> S. Moore	Polygonaceae	CL
<i>Rhamnidium glabrum</i> Reissek	Rhamnaceae	SI
<i>Ziziphus glaziovii</i> Warm.	Rhamnaceae	ST
<i>Alseis floribunda</i> Schott	Rubiaceae	ST
<i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Benth.& Hook. ex Mull. Arg.	Rubiaceae	CL
<i>Duroia</i> sp. nov.442	Rubiaceae	CL
<i>Faramea bahiensis</i> Mull. Arg.	Rubiaceae	CL
<i>Faramea pachyantha</i> Mull. Arg.	Rubiaceae	CL
<i>Guettarda angelica</i> Mart.ex Mull. Arg.	Rubiaceae	SI
<i>Psychotria cartaginiensis</i> Jacq.	Rubiaceae	SI
<i>Randia armata</i> D.C.	Rubiaceae	SI
<i>Randia</i> sp.466	Rubiaceae	ST
<i>Simira glaziovii</i> (K. Schum.) Steyermark	Rubiaceae	ST
<i>Simira grazielae</i> A.L. Peixoto	Rubiaceae	CL
<i>Simira sampaioana</i> (Standl.) Steyermark	Rubiaceae	CL
<i>Simira</i> sp.297	Rubiaceae	SI

Tabela 1. Continuação

<i>Galipea jasminiflora</i> (St. Hil.) Engl.	Rutaceae	CL
<i>Metrodorea maracasana</i> Kaastra	Rutaceae	CL
<i>Neoraputia alba</i> (Nees et Mart.) Emerich	Rutaceae	CL
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.	Sapindaceae	CL
<i>Cupania</i> cf. <i>scrobiculata</i> L.C. Rich.	Sapindaceae	CL
<i>Cupania rugosa</i> Radlk.	Sapindaceae	CL
<i>Pseudima frutescens</i> (Aubl.) Radlk.	Sapindaceae	CL
<i>Talisia coriacea</i> Radlk.	Sapindaceae	CL
<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	Sapindaceae	CL
<i>Chrysophyllum</i> aff. <i>januariense</i> Eichler	Sapotaceae	CL
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronquist. subsp. <i>lucentifolium</i>	Sapotaceae	CL
<i>Chrysophyllum splendens</i> Spreng.	Sapotaceae	CL
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	Sapotaceae	ST
<i>Lucuma butyrocarpa</i> Kuhlmann	Sapotaceae	CL
<i>Manilkara bella</i> Monach.	Sapotaceae	CL
<i>Micropholis</i> aff. <i>gnphalocladus</i> Pierre	Sapotaceae	CL
<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart. & Eichler.) Pierre	Sapotaceae	CL
<i>Micropholis cuneata</i> (Raunk.) Pierre	Sapotaceae	CL
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. E Gich) Pierre	Sapotaceae	ST
<i>Pouteria</i> aff. <i>filipes</i> Eyma	Sapotaceae	CL
<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) Pennington	Sapotaceae	CL
<i>Pouteria coelomatica</i> Rizzini	Sapotaceae	ST
<i>Pouteria macrostachiosa</i> Pennington	Sapotaceae	CL
<i>Pouteria</i> sp.54	Sapotaceae	CL
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni subsp. <i>amazonica</i> Pennington	Sapotaceae	CL
<i>Pradosia lactescens</i> (Vell.) Radlk.	Sapotaceae	CL
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Simaroubaceae	SI
<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. All.	Sterculiaceae	ST
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	Sterculiaceae	CL
<i>Guazuma crinita</i> Mart.	Tiliaceae	PI
<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlmann	Tiliaceae	SI
<i>Luehea mediterranea</i> (Vell.) Angely	Tiliaceae	SI
<i>Amphelocera glabra</i> Kuhlmann	Ulmaceae	SI
<i>Cithrarexylum laetum</i> Hiern.	Verbenaceae	ST
<i>Vitex</i> cf. <i>montevidensis</i> Cham.	Verbenaceae	SI
<i>Rinorea bahiensis</i> (Moric.) Kuntze	Violaceae	CL
<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	Vochysiaceae	SI
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	ST

Tabela 2. Variações na densidade (D) de árvores por grupo ecológico e para o total amostrado no período de 1980 a 1995 na RFL.

(Variations in tree density (D) for ecological groups and for totality sample during fifteen years in Atlantic primary forest at Linhares - ES).

D (n/ha)	1980	1983	1986	1989	1992	1995	F	Pr>F
Pioneiras	12,4	14,0	12,4	12,0	12,0	12,8	0,71	0,621
Sec. Iniciais	119,2	125,6	127,6	119,6	120,0	122,8	1,48	0,241
Sec. Tardias	134,8	138,4	137,2	130,0	136,0	138,8	2,65	0,054
Climácicas	254,0	266,4	264,4	258,4	274,4	279,6	6,23	0,012
	c	abc	abc	bc	ab	a		
Total	520,4	544,4	541,6	520,0	542,4	554,0	5,02	0,003
	b	ab	ab	b	ab	a		

Mortalidade e recrutamento

Dos 1301 indivíduos amostrados em 1980, 265 morreram até 1995, resultando em uma mortalidade de 20,36% num período de 15 anos (7,06 árvores mortas/ha/ano) ou em uma taxa anual de 1,5%, de acordo com o modelo algébrico utilizado, fornecendo uma estimativa de meia-vida para a floresta de 45 anos. O recrutamento de árvores após o ano de 1980 foi de 29,20% (380 árvores novas incluídas na classe de DAP mínimo). Deste total 31 árvores morreram antes de chegar a 1995, revelando mais um outro parâmetro que pode ser mal interpretado em intervalos muito longos entre medições.

Os 265 indivíduos mortos que pertenciam à amostra inicial foram subdivididos em: 4,9% para o grupo de pioneiras, 27,16% para o grupo de secundárias iniciais, 26,41% para o grupo de secundárias tardias e 41,5% para o grupo de climácicas. Dos 380 indivíduos recrutados em todo o período 5,0% foram do grupo de pioneiras, 23,15% secundárias iniciais, 22,89% secundárias tardias e 48,94% climácicas, mas como já colocado, nem todos os indivíduos recrutados sobreviveram até 1995.

Entretanto, apesar da baixa porcentagem de árvores mortas e recrutadas no grupo de pioneiras, em relação ao total, a situação praticamente se inverte ao se calcular as porcenta-

gens dentro de cada grupo, como mostra a Tabela 3.

Morreram 41,93% dos indivíduos de espécies pioneiras que estavam presentes na amostragem inicial (1980), contra 45,16% de árvores pioneiras que foram recrutadas e sobreviveram até 1995. Nos outros grupos a mortalidade foi de 24,16%, 20,77% e 17,32%, enquanto que o recrutamento das árvores que sobreviveram até 1995 (em relação ao total do grupo em 1980) foi de 27,18%, 23,73% e 27,40%, para secundárias iniciais, secundárias tardias e climácicas, respectivamente. As estimativas de meia-vida projetadas para os grupos ecológicos variaram de 19 anos para as pioneiras até 55 anos para as climácicas. A porcentagem de mortalidade foi estatisticamente diferente entre grupos ecológicos ($\chi^2=15,198$, 3 g.l., $P=0,02$): pioneiras > secundárias iniciais > climácicas e pioneiras > secundárias tardias (hipótese 2).

Verificou-se que tanto mortalidade ($\chi^2=105,77$, 3 g.l., $P=0,001$) como o recrutamento ($\chi^2=20,518$, 4 g.l., $P=0,001$) variaram significativamente entre anos (hipóteses 3 e 4). A análise espacial (entre parcelas) também mostrou diferenças significativas para mortalidade ($\chi^2=14,885$, 4 g.l., $P=0,005$) e para recrutamen-

Tabela 3. Características dos grupos ecológicos em relação à mortalidade e recrutamento de árvores no período de 1980 a 1995 na RFL, para um inventário populacional de 2,5 ha.

(Summary of tree mortality and recruitment during fifteen years and inventory population for 2,5 ha in Atlantic primary forest at Linhares -ES).

Características dos Grupos	Pioneiras	Sec. Iniciais	Sec. Tardias	Climácicas	Total
N inicial em 1980	31	298	337	635	1301
N mortos	13	72	70	110	265
N mortos/ha/ano	0,35	1,92	1,86	2,93	7,06
N recrutadas (sobreviventes)	14	81	80	174	349
N recrutadas (mortas)	5	7	7	12	31
N final em 1995	32	307	347	699	1385
% de mortalidade no grupo	41,93	24,16	20,77	17,32	20,36
% de recrutamento no grupo	45,16	27,18	23,73	27,40	29,20
taxa de mortalidade anual	3,55%	1,82%	1,54%	1,26%	1,50%
meia-vida do grupo (anos)	19	38	45	55	45

to ($\chi^2=19,367$, 4 g.l., $P=0,001$) de árvores na floresta (hipóteses 5 e 6). O mesmo teste indicou que em pelo menos um dos anos de amostragem (hipótese 7) a mortalidade e o recrutamento diferiram estatisticamente entre si ($\chi^2=42,557$, 3 g.l., $P=0,001$). Entretanto a mortalidade foi estatisticamente igual ao recrutamento ($\chi^2=5,605$, 4 g.l., $P=0,231$) em todas as parcelas (hipótese 8), denotando que houve equilíbrio entre perdas e ganhos em diferentes trechos da floresta ($P>0,05$).

Mortalidade nas classes de tamanho

Os resultados de frequência (em 2,5 ha) para a mortalidade nas classes de tamanho de

árvores são apresentados na Tabela 4, enquanto que a Figura 1 apresenta graficamente os resultados em porcentagens.

A mortalidade ocorreu independentemente da classe de tamanho em todos os anos à exceção do ano de 1989 ($\chi^2=7,81$, 2 g.l., $P=0,02$). Neste ano a classe de tamanho III apresentou maior mortalidade que a classe I (hipótese 9), com 5 das 16 árvores (ou 31,25%) com DAP \geq 90 cm que estavam presentes no levantamento de 1986 morrendo até 1989. Nota-se ainda que 50,33% da mortalidade ocorrida nos 15 anos de monitoramento ocorreu de 1986 a 1989.

Tabela 4. Mortalidade absoluta nas classes de tamanho de árvores, ao longo do período. Somente o ano de 1989 mostra diferença significativa, pelo teste de Chi-quadrado, na mortalidade de grandes árvores, DAP \geq 90 cm.

(Absolute mortality in the size class of tree during fifteen years in Atlantic primary forest at Linhares -ES. Only 1989 year shows significantly different mortality, Chi-Squared test, of large tree, DAP \geq 90 cm).

Classe (cm)	1986	1989	1992	1995	Total
I) $10 \leq$ DAP < 50	56 (4,39%)	134 (10,56%)	32 (2,61%)	52 (4,05%)	274
II) $50 \leq$ DAP < 90	2 (2,77%)	10 (14,49%)	3 (4,83%)	2 (3,2%)	17
III) $90 \leq$ DAP	0	5 (31,25%)	0	0	5
Total	58	149	35	54	296

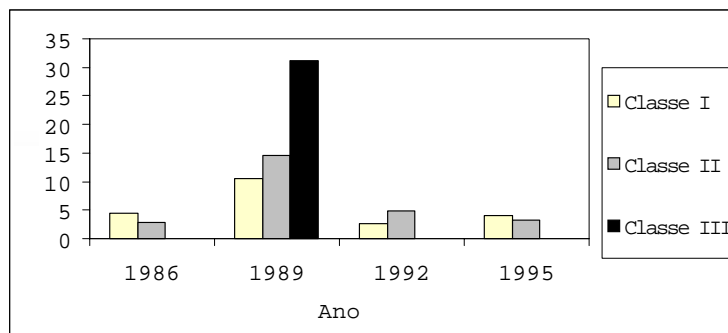


Figura 1. Percentagem de árvores mortas nas classes de tamanho ao longo do período em Linhares - ES. (Percent mortality tree in size class during fifteen years in Atlantic primary forest at Linhares - ES.)

Análise de correlação e classes de abundância

A análise de correlação mostrou que o número de indivíduos de cada espécie em 1980 foi altamente correlacionado ($P < 0,01$) com o número de indivíduos mortos de cada espécie no período (coeficiente de correlação de Spearman = 0,5372). Para o número de árvores recrutadas em cada uma das espécies a correlação foi igualmente significativa (coeficiente de correlação de Spearman = 0,5604). A mortalidade de árvores também foi positiva e significativamente correlacionada com o recrutamento (coeficiente de correlação de Spearman = 0,4317).

O agrupamento das espécies em classes de abundância e os resultados para mortalidade e recrutamento resultou na Tabela 5.

Nota-se que as três classes de abundância apresentaram crescimento na densidade de árvores de 1980 a 1995. O acréscimo foi maior para as espécies comuns (8,1%) do que para espécies raras (4,2%), com as espécies comuns apresentando a menor percentagem de mortalidade (14,9%) e recrutamento (23%). As espécies raras apresentaram a maior taxa de recrutamento (32,5%) e mortalidade (28,3%).

Tabela 5. Percentagem de espécies (S) e indivíduos (N) nas classes de abundância de árvores, mortalidade absoluta total (MT95) e recrutamento absoluto total (RT95) no período. Os totais são diferentes de outras tabelas por que incluem apenas as espécies presentes em 1980.

(Percent species (S) and individuals (N) in abundance class, total absolute mortality (MT95) and total absolute recruitment (RT95) in Atlantic primary forest at Linhares – ES. The totality is different of other tables because include only species presents in 1980).

Classe	Amplitude (n/ha)	S % 1980	N % 1980	MT95 abs. (%)	RT95 abs. (%)
Comuns	$N \geq 9,6$	3,3	23,7	46 (14,9%)	71 (23,0%)
Intermediárias	$1,2 < N < 9,6$	40,6	60,0	186 (23,8%)	208 (26,6%)
Raras	$N \leq 1,2$	56,1	16,3	60 (28,3%)	69 (32,5%)
Total Absoluto	—	241	1301	292	348

As porcentagens de recrutamento e mortalidade das espécies raras foram significativamente maiores que as porcentagens de recrutamento ($\chi^2=6,89$, 1 g.l., $P<0,01$) e mortalidade ($\chi^2=13,82$, 1 g.l., $P<0,01$) das espécies comuns. Portanto, apesar das espécies de maior número de indivíduos apresentarem maior recruta-

mento e mortalidade (correlação altamente significativa pelo coeficiente de Spearman), o conjunto de espécies de baixa densidade (classe de abundância rara) apresentou maior recrutamento e mortalidade que o conjunto de espécies com alta densidade (classe de abundância comum).

DISCUSSÃO

Nota-se pela Tabela 2 que nenhum acréscimo ou diminuição ocorre de forma linear, havendo muito mais uma flutuação nos valores de densidade ao longo do tempo, conforme pode ser visualizado na Figura 2.

dentro do esperado para uma floresta madura em condições naturais de distúrbios, que têm variado de 1 a 2% (Swaine et al., 1987b; Swaine, 1989; Hartshorn, 1990; Phillips e Gentry, 1994). A maior taxa de mortalidade de pioneiras

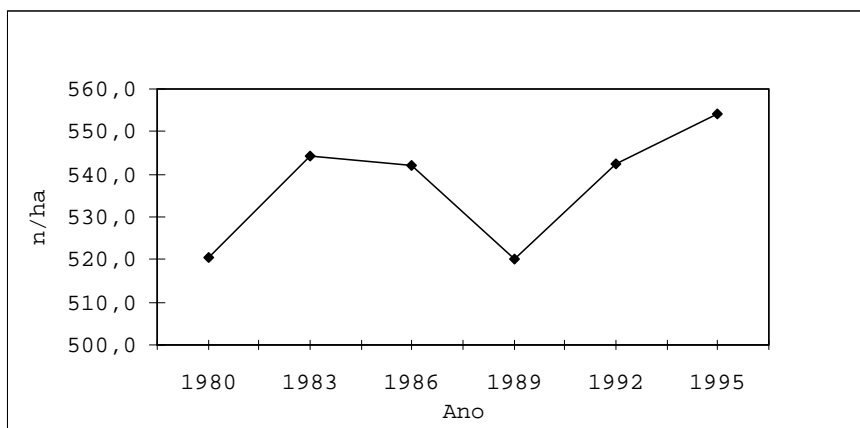


Figura 2. Flutuação da Densidade (n/ha) na floresta Atlântica em Linhares (ES) ao longo do período de estudo. (Fluctuation of density (n/ha) during fifteen years in Atlantic primary forest at Linhares – ES).

Um detalhe importante é que a flutuação pode ser mascarada em períodos mais curtos de monitoramento ou intervalos muito longos entre uma medição e outra. Por exemplo se se tivesse em mãos apenas os levantamentos de 1980, 1986 e 1995, poder-se-ia interpretar que a densidade de árvores estaria aumentando linearmente, ou seja, poder-se-ia tirar conclusões erradas sobre os processos dinâmicos que estariam ocorrendo na floresta. Esse fato demonstra a importância de intervalos curtos entre medições e de períodos longos para estudos sobre a dinâmica de florestas.

A taxa anual de mortalidade de árvores na floresta atlântica em Linhares (ES) (1,5%) está

(3,55%) em relação às climácicas (1,26%) mostra as diferenças na longevidade entre estes dois grupos, como já detectado por Manokaram e Kochummen (1987).

Algumas localidades apresentam valores superiores ao intervalo de 1 a 2%, como é o caso de fragmentos florestais na região de Piracicaba (SP) com uma taxa de 5,11% (Nascimento, 1998), devido principalmente à alta mortalidade de *Trema micrantha* (responsável por 52% das árvores mortas). Segundo o autor o resultado pode estar associado às geadas, a períodos secos ou ao ciclo de vida curto da espécie. Uma severa estação seca detectada no ano de 1983 também elevou a taxa de mor-

talidade na floresta de Barro Colorado (Hubell e Foster, 1990). Entretanto nestes casos a taxa de mortalidade tende a ser superestimada se estiver associada a distúrbios de baixa frequência medidos durante um curto intervalo de monitoramento. Nota-se então a importância de se conhecer os distúrbios naturais (particularmente sua frequência, intensidade e duração) para uma correta interpretação dos processos dinâmicos que ocorrem na floresta. Também em áreas perturbadas por exploração florestal as taxas de mortalidade são sensivelmente maiores (Lopes, 1993), mas segundo Graaf (1986), tendem a declinar para taxas normais após 10 anos da exploração inicial.

Em linhas gerais o recrutamento de árvores na floresta se iguala à mortalidade (hipótese 8) proporcionando um balanço relativamente constante na densidade de árvores e refletindo uma flutuação na densidade que pode ser maior ou menor, em cada floresta, dependendo do tipo, intensidade e frequência de distúrbios a que a floresta está submetida.

Nem mortalidade nem recrutamento são uniformemente distribuídas no espaço e no tempo. Franklin et al. (1987) discutem esta questão, relatando que as taxas e mecanismos de mortalidade diferem dramaticamente na paisagem, sendo que muitos agentes de mortalidade têm padrões distintos na paisagem. As taxas variam entre espécies arbóreas, tipos florestais, estágio sucessional, com alguns episódios previsíveis e outros determinados pelo acaso como os associados a eventos climáticos extremos. Os estudos conduzidos por Lieberman e Lieberman (1987), Swaine et al. (1987a), Welden et al. (1991) e Carey et al. (1994) também mostram a mortalidade variando dentro de um mesmo sítio. Outros estudos também mostraram a variação entre períodos sucessivos de monitoramento (Manokaram e Kochummen, 1987; Uhl et al., 1988; Condit et al., 1992).

Geralmente se observa, na maioria dos estudos de longo prazo, que a mortalidade ocorre independente da classe de tamanho das árvores com $DAP \geq 10$ cm (em intervalos de classes 10 cm) (Swaine, 1989). Entretanto em florestas onde foram detectados distúrbios mais severos durante o monitoramento (Hubell e Foster, 1990), nota-se claramente uma maior taxa de mortalidade para grandes árvores, como neste estudo. As taxas e causas de mortalidade de árvores mostram uma dramática variação com a sucessão (Harcombe, 1987; Peet e Christensen, 1987). Em períodos curtos de seca, as árvores maiores sobreviveriam devido ao extensivo sistema radicular (Hartshorn, 1990), mas em períodos mais prolongados, devido ao inerente declínio no vigor e no crescimento o indivíduo se torna menos hábil para resistir a uma variedade de agentes danificantes, dos quais se destacam ventos, patógenos, senescência, competição e estresse ambiental (Franklin et al., 1987).

É característico das florestas tropicais um baixo número de espécies arbóreas deter uma considerável porcentagem de indivíduos na floresta, com a maioria das espécies possuindo baixa densidade populacional (Hubell e Foster, 1986; Rolim e Nascimento, 1998).

Pela análise de correlação constatou-se que para o período analisado as espécies com mais indivíduos apresentaram maior recrutamento tendendo a manter suas dominâncias, resultado também encontrado por Felfili (1995). Só que também apresentam alta mortalidade, o que impede estas espécies de elevar indefinidamente suas densidades. Segundo Denslow (1987) são os distúrbios e taxas de mortalidade dependente da densidade que interrompem a dominância da comunidade por poucas espécies, proporcionando a alta diversidade do sub-bosque da floresta tropical. Estas espécies mais comuns da floresta demonstram uma estabilidade estrutural de suas populações, estando o fato relacionado a uma maior adaptação ao re-

gime de distúrbios das florestas onde ocorrem (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980). Por outro lado nas classes mais baixas de abundância o distúrbio age como mantenedor da diversidade, realizando o rodízio de espécies na comunidade através da mortalidade e recrutamento de novos indivíduos.

Para se entender melhor a situação apresentada deve-se ter em mente o papel dos distúrbios naturais na dinâmica da floresta. O ano de 1989 foi caracterizado pelo maior número de árvores mortas do período de estudo (50% do total de árvores morreram no intervalo de 1986 a 1989). Rolim et al. (no prelo) relatam que aproximadamente 65% do desaparecimento de espécies nas parcelas deste estudo ocorreu entre 1986 e 1989 e 75% das novas espécies foram recrutadas após 1986, entretanto apresentaram evidências de que o desaparecimento não significa necessariamente um fenômeno de extinção já que as espécies continuaram ocorrendo na comunidade. A elevação repentina da mortalidade neste período está associada a um período prolongado de seca (4 meses) que ocorreu de maio a agosto do ano de 1987. Nota-se pela Figura 3 que esse período ficou bem abaixo da média de 21 anos na RFL (1975 a 1995).

E mesmo com essa elevada taxa de mortalidade, detectada em 1989, a floresta já se encontrava perfeitamente balanceada em 1992, demonstrando uma alta capacidade de resiliência em relação a este distúrbio.

Estes fatos mostram a importância do distúrbio na dinâmica da floresta. Deve ser ressaltado que distúrbios mais extremos são uma característica normal de florestas tropicais. Os processos de mortalidade, crescimento e recrutamento são influenciados por distúrbios, os quais podem operar sobre uma ampla variedade de escalas temporais e espaciais (White e Pickett, 1985). Existe uma estreita adaptação da floresta a esses distúrbios, refletida na sua grande capacidade de resiliência, mas que é pouco explorada na literatura (Lugo, 1995).

Essa adaptação é tão estreita que a simples idéia de distúrbio como uma ruptura no “estado normal” do ecossistema, comunidades ou populações, com posterior “recuperação” é inapropriada e uma definição mais adequada para distúrbio seria “um evento relativamente discreto causando uma alteração na estrutura física do ambiente”. (Clark, 1990)

Obviamente que só com uma boa caracterização do distúrbio ocorrido (tipos de danos e intensidade) é que se poderia inferir sobre a dinâmica do recrutamento. Nota-se pela Tabela 4 que o recrutamento praticamente dobrou do ano de 1986 para o ano de 1989 e continuou alto nos intervalos posteriores, entretanto a densidade de pioneiras e secundárias iniciais não se alterou no período (Tabela 2). Duas considerações devem ser feitas. Primeiro que o banco de plântulas e arvoretas tem um papel mais importante no processo de cicatrização e fechamento das clareiras do que espécies pio-

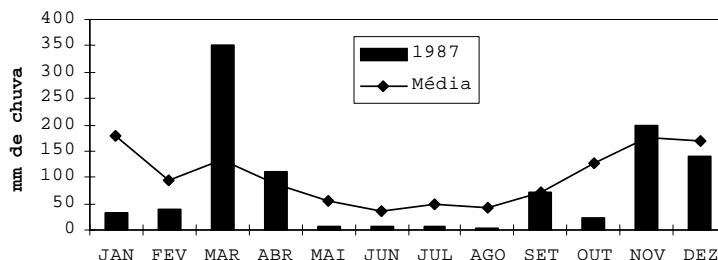


Figura 3. Distribuição da precipitação no ano de 1987 e a média de 1975 a 1995 na Reserva Florestal de Linhares. (Distribution of precipitation in 1987 year and the mean of last twenty one years in Linhares Forest Reserve (1975-1995).

neiras, que formam o estoque do banco de sementes (Uhl et al., 1981; Denslow, 1987; Lawton e Putz, 1988). E mesmo no caso da abertura de grandes clareiras Vandermeer et al. (1990) mostraram que o processo de regeneração é dominado pelo crescimento de espécies já existentes, via rebrotação epicórnica ou plântulas.

Nem todas as árvores criam clareiras “visíveis” quando morrem (Denslow e Hartshorn,

1994). Mesmo com a elevação da mortalidade em 1989 o nível de luz proporcionado ao sub-bosque pode não ter sido suficiente para o recrutamento de espécies pioneiras. Entretanto não deve ser descartado que o período de 8 anos (1987 a 1995) pode não ter sido suficiente para que estas espécies atingissem a classe mínima de DAP (10 cm) e somente levantamentos posteriores elucidarão esta questão.

CONCLUSÕES

Existe uma flutuação na densidade de árvores da floresta, plenamente balanceada pelas taxas de mortalidade e recrutamento de árvores. Para uma adequada interpretação desta flutuação são necessários curtos intervalos entre medições, 2 a 3 anos por exemplo.

A taxa de mortalidade de árvores na Floresta Atlântica em Linhares está dentro do esperado para uma floresta madura e a meia vida estimada para os grupos ecológicos reflete melhor a longevidade das espécies do que a meia vida calculada para a floresta como um todo. As espécies pioneiras apresentaram uma mortalidade significativamente maior que espécies de caráter mais tardio. Nem a mortalidade nem

o recrutamento de árvores são uniformemente distribuídos no espaço. Notou-se também uma maior taxa de mortalidade de grandes árvores, que geralmente está associada a distúrbios mais severos, como o que ocorreu em Linhares (ES). Estes resultados confirmam outros estudos.

A floresta demonstrou uma alta resiliência ao distúrbio ocorrido, indicando um equilíbrio estrutural da floresta no período. As espécies com mais indivíduos são mais adaptadas às condições de distúrbios tendendo a manter suas abundâncias por elevadas taxas de mortalidade e recrutamento.

AUTORES E AGRADECIMENTOS

SAMIR GONÇALVES ROLIM é pesquisador na Reserva Florestal de Linhares, Caixa Postal 91, 29900-970 - Linhares, ES - E-mail: samirgr@dglnet.com.br

RENATO MORAES DE JESUS é pesquisador na Reserva Florestal de Linhares, Caixa Postal 91, 29900-970 - Linhares, ES - E-mail: floresta@tropical.com.br

HILTON THADEU ZARATE DO COUTO é professor titular do Departamento de Ciências Florestais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ/USP, Av. Pádua Dias, 11. Caixa Postal 9, 13400 - 970 - Piracicaba, SP. Fone: (019) 430-8651, Fax: (019) 430-8666 - E-mail: htzcouto@carpa.ciagri.usp.br

Os autores agradecem a Henrique E. M. Nascimento, João L. F. Batista, Flávio A. M. dos Santos pelas sugestões e críticas ao manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATISTA, J.L.F. **Spatial dynamics of trees in a Brazilian Atlantic Tropical Forest under natural and managed condition**. Washington, 1994. 327p. Tese (Doutoramento). University of Washington.
- CAREY, E.V.; BROWN, S.; GILLESPIE, A.J.R.; LUGO, A.E. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. **Biotropica**, v.26, n.3, p.255-265, 1994.
- CLARK, D.B. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. In: POMPA, A.G.; WHITMORE, T.C. **Rain forest regeneration and management**. Paris: M.Hadley/ Unesco, 1990.
- CONDIT, R.; HUBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Short-term dynamics of a neotropical forest. **Bioscience**, v.42, n.11, p.822-828, 1992.
- CROW, T.R. A rainforest chronicle: a 30 year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. **Biotropica**, v.12, n.1, p.42-55, 1980.
- DENSLOW, J.S. Gap-partitioning among tropical rain forest trees. **Biotropica**, v.12(sup.), p.47-55, 1980.
- DENSLOW, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual review of ecology and systematics**, v.18, p.431-451, 1987.
- DENSLOW, J.S.; HARTSHORN, G.S. Tree-fall gap environments and forest dynamic. In: MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.; HARTSHORN, G.S., ed. **La selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press, 1994. p.120-127
- FELFILI, J.M. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over six-year period (1985-1991). **Journal of tropical ecology**, v.11, p.67-83, 1995.
- FRANKLIN, J.F.; SHUGART, H.H.; HARMON, M.E. Tree death as an ecological process. **Bioscience**, v.37, n.8, p.550-556, 1987.
- GRAAF, N.R. **A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname**. Wageningen: University of Wageningen, 1986. 250p.
- HARCOMBE, P.A. Tree life tables. **Bioscience**, v.37, p.557-568, 1987.
- HARTSHORN, G.S. Neotropical forest dynamics. **Biotropica**, v.12(sup.), p.23-30, 1980.
- HARTSHORN, G.S. An overview of neotropical forest dynamics. In: GENTRY, A.H., ed. **Four neotropical rainforests**. New Haven: Yale University Press, 1990. p.585-599
- HUBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: SOULÉ, M., ed. **Conservation biology: science of scarcity and diversity**. Sunderland: Sinauer Associates, 1986. p.205-231.
- HUBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In: GENTRY, A.H., ed. **Four neotropical rainforests**. New Haven: Yale University Press, 1990. p.522-541.
- IBGE – FUNDAÇÃO INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 1992. 92p. (Manuais técnicos em geociências, n.1)
- JARDIM, F.C.S. Mortalidade e crescimento na floresta equatorial de terra firme. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série botânica**, v.6, n.2, p.227-234, 1990.
- JESUS, R.M.; SOUZA, A.L.; GARCIA, A. Produção sustentável de floresta atlântica. **Documento SIF**, n.7, 1992.
- LAWTON, R.O.; PUTZ, F.E. Natural disturbance and gap-phase regeneration in wind-exposed tropical cloud forest. **Ecology**, v.69, p.764-777, 1988.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of tropical ecology**, v.3, p.347-358, 1987.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R. Forest area not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forest. **Ecology**, v.70, n.3, p. 550-552, 1989.
- LIEBERMAN, D.; HARTSHORN, G.S.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985. In: GENTRY, A.H., ed. **Four neotropical rainforests**. New Haven: Yale University Press, 1990. p.509-521
- LOPES, J.C.A. **Demografia e flutuações temporais da regeneração natural após uma exploração florestal: Flona do Tapajós (PA)**. Piracicaba, 1993. Dissertação (Mestrado). Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo

- LUGO, A.E. Management of tropical biodiversity. **Ecological applications**, v.5, n.4, p.956-961, 1995.
- MANOKARAM, N.; KOCHUMMEN, K.M. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. **Journal of tropical ecology**, v.3, p.315-330, 1987.
- NASCIMENTO, H.E.M. **Estrutura e dinâmica de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP**. Piracicaba, 1998. 78p. Dissertação (Mestrado). Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo.
- PEET, R.K.; CHRISTENSEN, N.L. Competition and tree death. **Bioscience**, v.37, n.8, p.586-595, 1987.
- PERALTA, R.; HARTSHORN, G.S.; LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en La Selva, Costa Rica. **Revista de biología tropical**, (supl. 1), p.23-39, 1987.
- PHILLIPS, O.L. ; GENTRY, A.H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**, v.263, p.954-958, 1994.
- PRIMACK, R.B.; HALL, P. Biodiversity and forest change in Malaysian Borneo. **Bioscience**, v.42, n.11, 829-837, 1992.
- PRIMACK, R.B.; ASHTON, P.S.; CHAI, P.; LEE, H.S. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malasia. **Ecology**, v.66, p.577-588, 1985.
- ROLIM, S.G.; Nascimento, H.M.E. Análise da riqueza, diversidade e relação espécie-abundância de uma comunidade arbórea tropical em diferentes intensidades amostrais. **Scientia forestalis**, n.52, p.7-16, 1998.
- ROLIM, S.G.; COUTO, H.T.Z.; JESUS, R.M. Fluctuaciones temporales en la composición florística del bosque tropical atlántico. **Biotropica** (no prelo).
- SHEIL, D.; MAY, R.M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of ecology**, v.84, p.91-100, 1996.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry**. New York: W.H. Freeman, 1981. 859p.,
- SWAINE, M.D. Population dynamics of tree species in tropical forests. In: L. B. HOLM-NIELSEN, L.B.; NIELSEN, I.C.; BALSLEV, H. **Tropical forests: botanical, dynamics, speciation and diversity**. London: Academic Press, 1989. 380p.
- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D. Note on the calculation of mortality rates. **Journal of tropical ecology**, v.83, p.331-333, 1987.
- SWAINE, M.D.; HALL, J.B.; ALEXANDER, I.J. Tree population dynamics at Kade, Gana (1968-1982). **Journal of tropical ecology**, v.3, p.331-345, 1987a.
- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in a tropical forest: a review. **Journal of tropical ecology**, v.3, p.359-369, 1987b.
- UHL, C.; CLARK, K.; CLARK, H.; MURPHY, P. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazonia Basin. **Journal of ecology**, v.69, p.631-649, 1981.
- UHL, C.; CLARK, N.; DEZZEO, N; MAQUINO, P. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, v.69, p.751-763, 1988.
- VANDERMEER, J.; ZAMORA, N.; YIH, K.; BOUCHER, D. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. **Revista de biología tropical**, v.38, n.2b, p.347-359, 1990.
- WELDEN, C.W.; HEWETT, S.W.; HUBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. **Ecology**, v.71, p.35-50, 1991.
- WHITE, P.S.; PICKETT, S.T.A. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: PICKETT, S.T.A. e WHITE, P.S., ed. **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Orlando: Academic Press, 1985. p.3-13.

