



**Universidade de Brasília
Instituto de Biologia
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-graduação em Ecologia**

MODELAGEM ESPACIAL E TEMPORAL NA MATA DE GALERIA DO GAMA – DF

IRIS ROITMAN

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília (UnB), como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

BRASÍLIA (DF), 22 DE JULHO DE 2011



**Universidade de Brasília
Instituto de Biologia
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

MODELAGEM ESPACIAL E TEMPORAL NA MATA DE GALERIA DO GAMA – DF

IRIS ROITMAN

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília (UnB), como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

ORIENTADOR: JOHN DU VALL HAY

BRASÍLIA (DF), 22 DE JULHO DE 2011

IRIS ROITMAN

Modelagem espacial e temporal na mata de galeria do Gama – DF

Tese aprovada junto ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Banca examinadora:

Dr. John Du Vall Hay
Orientador – ECL/UnB

Dr. Niro Higuchi
Membro titular – INPA

Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho
Membro Titular – IB/UFMG

Dr. Manoel Cláudio da Silva Júnior
Membro Titular – EFL/UnB

Dr. Aldicir Scariot
Membro Titular – Cenargen/Embrapa

Dr. Raimundo Paulo Barros Henriques
Suplente – ECL/Universidade de Brasília

Brasília, 22 de julho de 2011

Dedicado à memória de Jeanine Maria Felfili Fagg

“Feliz aquele que transfere o que sabe e aprende o que ensina.”

Cora Coralina

Agradecimentos

O presente trabalho é fruto do inventário florestal contínuo na mata de galeria do ribeirão do Gama, iniciado em 1985 pela Professora Jeanine Maria Felfili Fagg (*in memoriam*). A ela, agradeço, pelo voto de confiança e pelo convite para continuar os estudos na mata com ênfase na modelagem matemática. Agradeço por seus ensinamentos, desde que ingressei no curso de Engenharia Florestal da UnB em 1994, até sua orientação durante meu doutoramento, interrompida por sua partida. Agradeço ainda, pelo seu modelo de vida, pautada na excelência acadêmica e incansável militância pela proteção da natureza e melhoria social.

Agradeço a meus pais, irmãos, cunhadas e sobrinhos, pelo amor e apoio em todos os momentos, e, em especial, à minha filha Sofia, pelo amor, companheirismo e coragem em enfrentar os muitos desafios compartilhados nessa jornada.

Agradeço aos que, de alguma forma, contribuíram para a elaboração desta tese: o meu orientador, o Professor John Du Vall Hay, pela orientação e apoio; o Professor Jerome Klaas Vanclay, Southern Cross University (SCU), por sua orientação na modelagem florestal, durante o estágio de doutorado sanduíche na Austrália; o Dr. José Natalino da Silva, Serviço Florestal Brasileiro, que sugeriu e, gentilmente, intermediou a parceria com Professor Vanclay; a Dra. Celina Roitman, minha eterna mentora, pela revisão e sugestões; o Professor Pedro Roitman, UnB, pela orientação no campo da matemática; os Professores Lyndon Brooks (SCU) e João Marcelo Brazão Protázio, UFPA, e Ildeu Soares (UnB) pelo auxílio na estatística; o Dr. Benedito Alísio Pereira Silva (IBGE), pelas sugestões na classificação de grupos ecológicos; a colega Marilú Milanez Alves, pela amizade e confecção de mapas; toda a equipe de coleta de dados de 2009, em especial, Newton Rodrigues Silva, Roberto Tramontina, Roberto Ogata; Varlei Oliveira Simões, Vanessa Tunholi e Mariana Medeiros.

Agradeço também aos que, mesmo sem contribuir diretamente para a elaboração da tese, foram fundamentais nesse processo. Foram eles: a Cientista Florestal Bernadette Hine, pela amizade e acolhimento durante minha estada na Austrália; o Professor Doland Nichols, SCU, pela amizade e apoio como Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da SCU; aos amigos, colegas, Professores e funcionários dos Programas de Pós-Graduação em Ecologia e Ciências Florestais da UnB.

Finalmente, agradeço às agências de fomento, CAPES e CNPq, pelas bolsas de Doutorado e Doutorado Sanduíche, e à UnB: berço de minha formação, sempre um lar generoso, desde a infância feliz na Colina, até a conclusão do doutoramento.

Índice

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1. OBJETIVOS	2
1.1.1. Objetivos Gerais	2
1.1.2. Objetivos Específicos	3
CAPÍTULO 2 – REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
2.1. DINÂMICA DE FLORESTAS E RESILIÊNCIA.....	4
2.1.1. A Resiliência nas Matas de Galeria.....	6
2.2. MODELAGEM DE FLORESTAS.....	8
2.2.1. Modelos de Crescimento e Produção.....	9
2.2.2. Modelos com a Cadeia de Markov.....	10
2.3. ÍNDICES DE COMPETIÇÃO	12
2.3.1. Índices Independentes de Distância.....	13
2.3.2. Índices Dependentes de Distância	13
2.3.3. Estratégias e Características Funcionais na Competição por Luz	16
2.4. ANÁLISE DE PADRÃO DE PONTOS APLICADO A FLORESTAS	18
2.4.1. Função K de Ripley	18
2.4.2. Interpretação Ecológica de Padrões de Pontos na Vegetação	20
CAPÍTULO 3 – CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	22
3.1. LOCALIZAÇÃO.....	22
3.2. CLIMA	23
3.3. SOLO	25
CAPÍTULO 4 – DINÂMICA DA MATA DE GALERIA (1985-2009)	26
4.1. INTRODUÇÃO	26
4.1.1. Objetivos	26
4.2. MATERIAL E MÉTODOS	27
4.2.1. Amostragem	29
4.2.2. Análise de Dados	29
4.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	33
4.3.1. Mudanças na Densidade, Área basal e Distribuição Diamétrica	33
4.3.2. Mortalidade, Recrutamento, Acréscimo e Decréscimo em Área Basal	36
4.3.3. Incremento Periódico Anual	45
4.3.4. Dinâmica das principais espécies e grupos ecológicos	47
4.6. CONCLUSÃO	53
CAPÍTULO 5 – PROGNOSE DA DISTRIBUIÇÃO DIAMÉTRICA COM A CADEIA DE MARKOV	55
5.1. INTRODUÇÃO	55
5.1.1. Justificativa	55
5.1.2. Hipótese	56
5.1.3. Objetivos	56
5.2. MATERIAL E MÉTODOS	56
5.2.1. Amostragem	56
5.2.2. Definição do Intervalo de Classe e Número de Estados	57
5.2.3. Construção das Matrizes e Prognose	57
5.2.4. Validação preditiva dos modelos markovianos	59
5.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	59
5.3.1. Matrizes de Transição	59
5.3.2. Prognoses e Validações	66
5.4. CONCLUSÃO	72
CAPÍTULO 6 – ANÁLISE DE ÍNDICES DE COMPETIÇÃO ARBÓREA COM MODELO INDIVIDUAL ESPACIALIZADO	73
6.1. INTRODUÇÃO	73
6.1.1. Objetivos	74
6.2. MATERIAL E MÉTODOS	74
6.2.1. Amostragem	74

6.2.2. Análise dos Dados de Altura.....	74
6.2.3. Relação entre Altura e Diâmetro	74
6.2.4. Padronização dos Dados de Posicionamento das Árvores	75
6.2.5. Índices de Competição	77
6.2.6. Formalização do modelo no ambiente <i>Simile</i>	80
6.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	86
6.3.1. Análise dos Dados de Altura	86
6.3.3. Padronização dos Dados de Posicionamento das Árvores	90
6.3.4. Índices de Competição	90
6.4. CONCLUSÃO	99
CAPÍTULO 7 – PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS ÁRVORES EM 2009	100
7.1. INTRODUÇÃO	100
7.1.1. Objetivos	100
7.1.2. Hipóteses	101
7.2. MATERIAIS E MÉTODOS	101
7.2.1. Amostragem	102
7.2.2. Análise de Dados.....	102
7.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	103
7.3.1. Padrão Espacial das Árvores de Diferentes Classes Diamétricas	103
7.3.2. Padrão Espacial das Árvores em Função da Distância do Curso d'Água	108
3.4. CONCLUSÃO	115
CAPÍTULO 8 – CONSIDERAÇÕES FINAIS	116
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	120
Anexo 1 – Lista de espécies registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama (Brasília – DF) entre 1985 e 2009, classificadas em grupos ecológicos.	133
Anexo 2 – Densidade e área basal por espécie registrada na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009.	137
Anexo 3 – Dinâmica das espécies observadas de 1985 a 2009.	142
Anexo 4 – Incremento periódico anual para as espécies registradas de 1985 a 2009.	145
Anexo 5 – Resultados do teste Kolmogorov-Smirnov ($P>0,05$) para a comparação entre as prognoses e distribuições observadas, para as matrizes construídas no presente estudo.	148

Lista de Figuras

Figura 2.1 – Representação de ciclos adaptativos e sua hierarquia espaço-temporal, denominada panarquia. (Extraído de Holling 2001).....	5
Figura 2.2 – Sistematização de tipos de modelos de índice de competição aplicados a florestas, baseados na diferenciação do espaço.	12
Figura 2.2 – Representação de índices de competição com diferentes resoluções espaciais (modificado de Berger <i>et al.</i> 2008).	16
Figura 3.1 – Localização da Fazenda Água Limpa no Distrito Federal e da mata de galeria do Ribeirão do Gama.	22
Figura 3.2 – Imagem Ikonos da mata de galeria do Ribeirão do Gama, circundada por vegetação de campo limpo (fonte – Google Earth, 2010).	23
Figura 3.3 – Precipitação total mensal média, registrada próximo à área de estudo, na estação climatológica da Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), entre 1984 e 2009 (disponível em http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html).	23
Figura 3.4 – Precipitação total anual de 1984 a 2009, registrada próximo à área de estudo, na Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), de 1984 a 2009. A linha intermitente representa a média da precipitação total anual para o período (disponível em http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html). ..	24
Figura 3.5 – Temperatura média anual de 1984 a 2009, registrada próximo à área de estudo, na Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). A linha intermitente representa a média da temperatura anual para o período (disponível em http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html).	24
Figura 3.6 – Média da velocidade máxima do vento, registrada próximo à área de estudo, na Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), nos intervalos de medições realizadas no presente estudo, entre 1985 e 2009 disponível em http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html).	25
Figura 4.1 – Croqui com a distribuição dos transectos amostrados na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Adaptado de Felfili (1993).	27
Figura 4.2 – Representação das parcelas de árvores adultas (20x 20 m), incluindo a sub-parcelas de regeneração de 2 x 2m, 5 x 5m e 10 x 10 m. A seta pontilhada representa a localização do transecto.	28
Figura 4.3 – Densidades e áreas basais registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009.	33
Figura 4.4 – Distribuição diamétrica da amostra em intervalos de classe de 5 cm, de 1985 a 2009.	35
Figura 4.5 – Número de indivíduos em 1985 e taxa de mortalidade linear por classe diamétrica na mata de galeria do Ribeirão do Gama, observada sobre o intervalo de 1985 a 2009.	38
Figura 4.6 – Flutuações nas taxas mortalidade, recrutamento, acréscimo e decréscimo em área basal, registradas para intervalos de medição entre 1985 e 2009, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília – DF.	40
Figura 4.7 – Mediana do IPA e taxa de acréscimo em área basal (AB) para os	46

diferentes intervalos de medição entre 1985 e 2004, registrados na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF. A linha pontilhada representa a mediana do IPA registrado considerando o intervalo total (1985-2009).	
Figura 4.8 – Média e mediana do incremento periódico anual (IPA), entre 1985 a 2009, por classe diamétrica registrada em 1985.	47
Figura 4.9 – Taxas lineares de mortalidade e recrutamento na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília (DF), para o período de 1985 a 2009, para as 16 espécies mais abundantes (n>36) em 2009.	50
Figura 4.10 – Diâmetro das árvores, entre 1985-2009, que apresentaram o maior IPA durante o período de 1991 a 1994.	51
Figura 4.11 – Diâmetro das árvores, entre 1985-2009, que apresentaram o maior IPA durante o período de 1985 a 2009.	52
Figura 5.1 – Razão de árvores que permaneceram na classe diamétrica, baseadas em intervalos entre medições de três, cinco e seis anos. (A) matrizes baseadas em um intervalo de três anos; (B) matrizes baseadas em intervalos de 5 e seis anos. As linhas contínuas representam a razão média e as barras de erro, o desvio da média. A linha intermitente representa a única matriz baseada no intervalo de seis anos.	65
Figura 5.2. Razões de mortalidade por classe diamétrica de seis modelos markovianos, baseados em diferentes períodos de calibração. A. Matrizes construídas dentro do período 1985 a 1994. B. Matrizes construídas dentro período 1994 a 2004.	66
Figura 5.3 – Seis modelos (G) construídos sobre diferentes períodos de calibração e respectivas projeções testadas (Y'). As setas com linhas contínuas representam o período de calibração; as setas com linhas pontilhadas representam as projeções possíveis; os sinais positivo e negativo representam, respectivamente, as prognoses eficientes e ineficientes, a partir do teste (Kolmogorov-Smirnov (p>0,05)).	67
Figura 5.4 – Projeção da distribuição diamétrica da mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília – DF, para um período de 42 anos, a partir do modelo G ₁₉₉₁₋₁₉₉₄	69
Figura 6.1 – Representação do nível de detalhamento de algumas das variações de índices de competição testadas. Os índices representados de A a C são baseados no espaço implícito e o índice de Hegyi, representado em D, leva em conta o espaço de forma explícita no raio de vizinhança.	78
Figura 6.2 – Representação do modelo para determinação do índice de competição de Hegyi modificado no <i>Simile</i>	80
Figura 6.3 – Detalhe da modificação no modelo para testar o raio fixo de 3m para o índice de competição de Hegyi.	83
Figura 6.4 – Representação gráfica e fórmulas contidas nos sub-modelos <i>lines</i> e <i>occasion</i> no <i>Simile</i>	84
Figura 6.5 – Representação gráfica e fórmulas contidas no submodelo <i>Stats</i> para o cálculo da estatística (r^2) utilizada para a parametrização e avaliar a eficiência dos índices de competição em explicar o incremento diamétrico.	85
Figura 6.6 – Curvas de regressão para as doze espécies mais abundantes (n>70) na mata de galeria do Ribeirão do Gama, registradas em 1985. Onde n = número de indivíduos; d= diâmetro no qual a altura máxima da espécie foi observada; H=heliófita não pioneira; T = tolerante à sombra; P= Pioneira.	88

Figura 6.7 – Curvas de regressão para espécies ($70 > n > 17$) na mata de galeria do Ribeirão do Gama, registradas em 1985. Onde n = número de indivíduos; d = diâmetro no qual a altura máxima da espécie foi observada; H= heliófita não pioneira; T = tolerante à sombra; P = Pioneira.	89
Figura 6.8 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices Σn , Σdap , Σdap^2 e Σdap^p (onde $p = 1,59$), sem a utilização de uma borda de exclusão de dados.	91
Figura 6.9 – Estatística r^2 em função de p , para o índice de Hegyi modificado sem borda de exclusão e um $h_{\text{fixo}} = 0,4$	92
Figura 6.10 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices do somatório do número de árvores vizinhas Σn e do índice de Hegyi modificado (com um $p_{\text{ótimo}} = 0,01$) sem considerar uma borda de exclusão de dados.	92
Figura 6.11 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices Σn , Σdap , $\Sigma(dap)^2$ e índice de Hegyi modificado, considerando uma borda de exclusão de dados de 3m de largura.	93
Figura 6.12 – Gráfico de iteração no <i>Simile</i> para determinação do valor ótimo do parâmetro p para o índice Σdap^p com uma borda de exclusão de dados de 3 m de largura.	93
Figura 6.13 Gráfico de iteração no <i>Simile</i> para determinação do valor ótimo do parâmetro p para o índice de Hegyi modificado.	94
Figura 6.14 – Representação de um raio de vizinhança de 4.2 m, considerando um par de árvores com $dap = 10$ cm. O ponto preto representa a árvore focal. A seta vermelha representa o eixo central do transecto com 10 m de largura. Os quadrados cinza representam a borda de exclusão de 3 m. A. Uma árvore focal situada ao longo do eixo central do transecto, com seu raio de vizinha inteiramente contido na amostra. B. Uma árvore focal situada próxima à borda de exclusão, cujo raio ultrapassa o transecto amostrado.	95
Figura 6.15 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices Σn , Σdap , $\Sigma(dap)^2$ e índice de Hegyi modificado, considerando uma borda de exclusão de dados de 3m de largura.	97
Figura 7.1 – Subdivisão dos transectos para análise do padrão de distribuição espacial das árvores em relação à distância relativa dos cursos d'água.	103
Figura 7.2 – Função $L(r)$ da linha 1 (janela de 10 x 500 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	104
Figura 7.3 – Função $L(r)$ da linha 2 (janela de 10 x 340 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	104
Figura 7.4 – Função $L(r)$ da linha 3 (janela de 10 x 240 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	104
Figura 7.5 – Função $L(r)$ da linha 4 (janela de 10 x 280 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	105
Figura 7.6 – Função $L(r)$ da linha 5 (janela de 10 x 140 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com	

envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	105
Figura 7.7 – Função L(r) da linha 6 (janela de 10 x 140 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	105
Figura 7.8 – Função L(r) da linha 7 (janela de 10 x 160 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	106
Figura 7.9 – Função L(r) da linha 8 (janela de 10 x 240 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	106
Figura 7.10 – Função L(r) da linha 9 (janela de 10 x 480 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	106
Figura 7.11 – Função L(r) da linha 10 (janela de 10 x 300 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $DAP \leq 20$ cm, e árvores com $DAP > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.	107
Figura 7.12 – Função L(r) da linha 1 (janela de 10 x 125 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A, B, C e D.	109
Figura 7.13 – Função L(r) da linha 2 (janela de 10 x 170 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	110
Figura 7.14 – Função L(r) da linha 3 (janela de 10 x 120 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	110
Figura 7.15 - Função L(r) da linha 4 (janela de 10 x 140 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	111
Figura 7.16 – Função L(r) da linha 5 (janela de 10 x 70 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	111
Figura 7.17 – Função L(r) da linha 6 (janela de 10 x 90 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	112
Figura 7.18 – Função L(r) da linha 7 (janela de 10 x 80 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	112
Figura 7.19 – Função L(r) da linha 8 (janela de 10 x 120 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	113
Figura 7.20 – Função L(r) da linha 9 (janela de 10 x 120 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A, B, C e D.	114
Figura 7.21 – Função L(r) da linha 10 (janela de 10 x 150 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B. ..	114

Lista de Tabelas

Tabela 4.1 – Valores de p , do teste pareado de Wilcoxon, para a comparação da densidade entre diferentes anos. Os valores em negrito correspondem a diferenças significativas, a uma probabilidade $p > 0,01$ (**) e $p > 0,05$ (*).	33
Tabelas 4.2 – Valores de p , do teste Wilcoxon, para a comparação da área basal entre diferentes anos. O valores em negrito corresponde à diferença significativa ($p > 0,05$).	33
Tabela 4.3 – Resultado do Kolmogorov-Smirnov ($p > 0,05$) para a comparação das distribuições diamétricas observadas entre os anos de 1985 e 2009. Os valores em negrito indicam diferença significativa entre as distribuições ($P > 0,05$). Onde D_{\max} = diferença máxima absoluta; $D_{95\%}$ = valor crítico a $P > 0,05$	35
Tabela 4.4 – Parâmetros de dinâmica da amostra (3,02 ha) da mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, de 1985 a 2009.	38
Tabela 4.5 – Valores de p no teste de Wilcoxon, para comparação entre taxas de mortalidade registradas na amostra entre 1985 e 2009. Os valores em negrito representam diferença significativa a $p > 0,05$ (*) e a $p > 0,01$ (**).	40
Tabela 4.6 – Valores de p no teste de Wilcoxon, para comparação entre taxas de recrutamento, registradas na amostra entre 1985 e 2009. Os valores em negrito representam diferença significativa a $p > 0,05$ (*) e a $p > 0,01$ (**).	41
Tabela 4.7 – Medidas de tendência central e de dispersão para o incremento periódico anual (IPA), registrado para os intervalos de medição e para o período total do estudo (1985-2009).	44
Tabela 4.8 – Valores de média de incremento periódico anual (IPA), para diferentes formações florestais.	45
Tabela 4.9 – Proporção relativa da ocupação dos grupos funcionais em termos de número de espécies, número de indivíduos e área basal, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009.	47
Tabela 5.1 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1985 a 1988.	58
Tabela 5.2 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1988 a 1991.	58
Tabela 5.3 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1991 a 1994.	59
Tabela 5.4 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1994 a 1999.	59
Tabela 5.5 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1999 a 2004.	60
Tabela 5.6 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1985 a 1991.	60
Tabela 5.7 – Matriz de transição $G_{1985-1988}$, onde m representa a mortalidade.	61
Tabela 5.8 – Matriz de transição $G_{1988-1991}$, onde m representa a mortalidade.	61
Tabela 5.9 – Matriz de transição $G_{1991-1994}$, onde m representa a mortalidade.	61
Tabela 5.10 – Matriz de transição $G_{1994-1999}$, onde m representa a mortalidade.	62

Tabela 5.11 – Matriz de transição $G_{1999-2004}$, onde m representa a mortalidade.	62
Tabela 5.12 – Matriz de transição $G_{1985-1991}$, onde m representa a mortalidade.	62
Tabela 5.13 – Distribuições diamétricas observadas (Y) <i>versus</i> (Y') projetadas, e validação dos modelos markovianos, de acordo com o Kolmogorov-Smirnov ($P>0.05$). Onde D_{max} = desvio absoluto máximo entre distribuições cumulativas observadas e prognosticadas; D_{α} = valor crítico dado pelo Kolmogorov-Smirnov ($p>0.05$); os valores em negrito representam a classe na foi observado o D_{max} ; o símbolo * indica que não há diferença significativa entre a distribuição observada e prognosticada.	66
Tabela 5.14 – Projeções da estrutura diamétrica de 1994 a 2009 (Y'), com os modelos $G_{1985-1988}$ e $G_{1988-1991}$, e respectivos resultados do teste Kolmogorov-Smirnov ($p>0.05$) quando confrontadas com a distribuição observada em 2009 (Y).	69
Tabela 6.1 – Funções de regressão da altura em função do diâmetro das espécies mais abundantes ($n > 17$) na mata de galeria do Ribeirão do Gama em 1985. Onde n = número de indivíduos; DAP = diâmetro a 1.30 de altura; R^2 = coeficiente de determinação; T = tolerante à sombra, H = heliófita não pioneira, P = pioneira. As espécies estão ordenadas em ordem crescente de R^2	86
Tabela 6.2 – Variáveis utilizadas no método dos mínimos quadrados para a padronização das coordenadas de posicionamento.	89
Tabela 6.3 – Índices de competição testados com seus respectivos valores máximos de r^2 (r^2_{max}) e parâmetros (h e p) – fixos e otimizados, a partir de simulações com e sem borda de exclusão de 3 m. Onde $r^2\Delta$ representa a diferença relativa, em termos percentuais, entre o r^2 obtido com borda de exclusão de 3 m de largura e o r^2 obtido sem borda de exclusão de dados.	89
Tabela 6.4 – Índices de competição calculados apenas para árvores heliófitas, com seus respectivos valores máximos de r^2 (r^2_{max}) e parâmetros (h e p) – fixos e otimizados, a partir de simulações com borda de exclusão de 3 m. Onde $r^2\Delta$ representa a diferença relativa, em termos percentuais, entre o r^2 obtido apenas para espécies heliófitas e o r^2 obtido para todas as espécies.	95
Tabela 6.5 – Índices de competição calculados apenas para árvores tolerantes à sombra, com seus respectivos valores máximos de r^2 (r^2_{max}) e parâmetros (h e p) – fixos e otimizados, a partir de simulações com borda de exclusão de 3 m. Onde $r^2\Delta$ representa a diferença relativa, em termos percentuais, entre o r^2 obtido apenas para espécies tolerantes à sombra e o r^2 obtido para todas as espécies.	96
Tabela 7.1 – Comprimento das parcelas utilizadas nas subdivisão dos transectos para a análise do padrão de distribuição espacial das árvores em relação à distância relativa do curso d'água.	103
Tabela A.1 – Espécies registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama (Brasília – DF) entre 1985 e 2009, classificadas em grupos ecológicos conforme Felfili (1993). Onde t = tolerantes à sombra, P = pioneiras e H = heliófitas não pioneiras. A maioria das espécies foi classificada por Felfili (1993), as demais foram de acordo a literatura (Lorenzi 1992, 2002) e consulta ao especialista Dr. Benedito Alísio Silva Pereira do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.....	133
Tabela A.2 – Densidade e área basal das espécies registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009. As espécies estão ordenadas em ordem decrescente de densidade em 1985.	136

Tabela A.3 – Taxas de mortalidade e recrutamento lineares, para as espécies presentes em 1985, entre o período de 1985 a 2009, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF. Onde N_{1985} = indivíduos vivos em 1985; N_m = indivíduos que morreram; N_i = indivíduos que ingressaram; m = mortalidade; r = recrutamento.	140
Tabela A.4. – Valores de incremento periódico anual (IPA) por espécie, registrados para o período de 1985 a 2009, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília (DF). Onde N_{sobrev} = número de sobreviventes; C.V. = coeficiente de variação; na = não se aplica. As espécies estão ordenadas em ordem decrescente de N_{sobrev}	143
Tabela A5.1 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1988 a 1991.	146
Tabela A5.2 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1988 a 1994.	146
Tabela A5.3 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1988 a 2009.	147
Tabela A5.4 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1994 a 2009.	147
Tabela A5.5 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1988-1991}$ para a projeção de 1991 a 1994.	148
Tabela A5.6 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1988-1991}$ para a projeção de 1991 a 2009.	148
Tabela A5.7 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1988-1991}$ para a projeção de 1994 a 2009.	149
Tabela A5.8 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1991-1994}$ para a projeção de 1994 a 2009.	149
Tabela A5.9 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1994-1999}$ para a projeção de 1999 a 2004.	150
Tabela A5.10 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1994-1999}$ para a projeção de 1999 a 2009.	150
Tabela A5.11 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1999-2004}$ para a projeção de 2004 a 2009.	151
Tabela A5.12 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1991}$ para a projeção de 1991 a 2009.	151

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo descrever a dinâmica temporal do componente arbóreo na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília – DF, durante o período de 1985 a 2009, e desenvolver modelos matemáticos para abordar o crescimento, competição e padrão espacial. A amostra é constituída de 151 parcelas permanentes (10 x 20 m), distribuídas em 10 transectos perpendiculares ao curso d'água. Foram incluídos todos os indivíduos com circunferência à altura do peito ≥ 31 cm, registrados nos anos de 1985, 1988, 1991, 1994, 1999, 2004 e 2009. Foi realizada a análise da capacidade preditiva de modelos estacionários com a cadeia de Markov, a análise de índices de competição dependentes de distância e a determinação do padrão espacial das árvores em 2009, por meio da função K de Ripley. Entre 1985 e 2004, a floresta apresentou uma taxa de mortalidade de $2,57\% \text{ ano}^{-1}$, parcialmente compensada por um recrutamento de $1,51\% \text{ ano}^{-1}$. As flutuações destas taxas dentro do período considerado indicaram a existência de intervalos de três e cinco anos, caracterizados por diferentes padrões na dinâmica. O comportamento balanceado, com pulsos alternados e regulares da taxa de acréscimo em área basal, revelou sua rápida capacidade de resposta às flutuações dentro do sistema. Verificou-se que os modelos markovianos podem ser confiáveis para projeções simples e curtas (de três e cinco anos), e para projeções múltiplas de médio prazo (até 15 anos), mesmo para sistemas tropicais altamente dinâmicos como matas de galeria. A distribuição espacial das árvores foi aleatória, considerando-se uma escala de até 2,5 m, indicando que a competição não exerce efeito repulsivo significativo sobre a distribuição espacial nessa escala. O estudo revelou que a largura da parcela de 10 m, comumente usada em inventários contínuos em matas de galeria no Cerrado, é insuficiente para a utilização de índices de competição dependentes de distância.

ABSTRACT

This study describes the dynamics of the Gama gallery forest, Brasília – DF, between 1985 and 2009, and the development of mathematical models to address growth, competition, and spatial pattern of trees. The sample consists of 151 permanent plots (10 x 20 m), distributed in 10 transects perpendicular to the stream. It includes all stems with circumference at breast height ≥ 31 cm, recorded in 1985, 1988, 1991, 1994, 1999, 2004, and 2009. The study comprises the analysis of the predictive capacity of stationary Markov models, the analysis distance-dependent competition indexes, and the determination of the spatial pattern of trees in 2009 using Ripley's K-function. Between 1985 and 2004, the forest presented a mortality rate of $2.57\% \text{ yr}^{-1}$, partially compensated by a recruitment of $1.51\% \text{ yr}^{-1}$. Fluctuations in these rates within the study period indicate three and five-year periods with different dynamic patterns. The basal area increment rate presented a balanced behaviour with alternating and regular pulses, indicating the efficient self-regulation mechanism of the forest and its fast response to changes within the system. Markov models can deliver reliable projections ($p > 0,05$) for short-term single projections (three and five years), and multiple medium-term projections (up to 15 years), even for highly dynamic systems such as tropical gallery forests. The spatial distribution of trees was random, considering a spatial scale of up to 2.5 m, indicating that competition does not have a significant repulsive effect on the spatial distribution of trees at this scale. The study revealed that the 10 m wide plots, often used in Cerrado gallery forest continuous inventories, are too narrow for distance-dependent competition index studies.

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL

As matas de galeria são encraves de vegetação florestal no domínio do Cerrado, que compõem uma rede florestal perenifólia ao longo dos cursos d'água. Geralmente estão localizadas nos fundos de vales ou cabeceiras de drenagens, onde os cursos d'água ainda não escavaram canal definitivo (Ribeiro e Walter 1998). As matas de galeria contrastam das formações savânicas do Cerrado por seu caráter perenifólio, e por comportar grande densidade de indivíduos arbóreos com dossel em torno de 20 a 30 m de altura, e cobertura de solo entre 80 a 100% (Silva Júnior *et al.* 2001). Estes ecossistemas são fundamentais para a conservação do solo e da água e funcionam como repositório de biodiversidade, contendo espécies endêmicas e espécies características de diferentes biomas, como Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (Felfili 2001). Abrigam grande riqueza florística no Brasil Central e contribuem com 33% da flora fanerogâmica do Cerrado, ocupando apenas 5% de seu território (Felfili *et al.* 2001a). Constituem o grande corredor no sentido noroeste-sudeste, que atravessa o bioma Cerrado por meio de redes dendríticas que acompanham os cursos d'água, ligando as duas maiores florestas neotropicais, a Amazônia e a Mata Atlântica (Oliveira-Filho e Ratter 1995).

Apesar de sua evidente importância, as matas de galeria são destruídas de forma contínua, com redução que em 2001 chegava em torno de 40% (Silva Júnior 2001). A legislação brasileira não é efetiva para a proteção das matas de galeria, porque as espécies resistentes ao fogo (que compõem a comunidade mais seca da borda), fundamentais para preservar a integridade do interior da floresta (composta por muitas espécies sensíveis ao fogo), geralmente são encontradas além dos 30 m protegidos por lei (Código Florestal, Lei nº 7.511/ 1986). Além de a atual legislação não proteger toda a diversidade florística e estrutural, mesmo a proteção parcial prevista em lei é frequentemente desrespeitada (Silva Júnior 2001, Silva Júnior *et al.* 2001). Além disso, a recente proposta de alteração do Código Florestal inclui a diminuição da faixa de proteção para 15 m em rios com largura inferior a 5 m. Segundo documento recente do grupo de trabalho sobre o tema, da Academia Brasileira de Ciências e Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (Silva *et al.* 2011), estes rios de primeira ordem compõem mais de 50% das drenagens. A redução da faixa para 15 m nesses rios levará à redução bruta de 31 % na área protegida contemplada pelo código vigente. O documento afirma que o conhecimento científico atual aponta para a necessidade da extensão dos limites laterais para limiares mínimos de 50 m, para cursos d'água desse porte, em todos os biomas do Brasil.

As matas de galeria possuem características especiais que lhes permite lidar com níveis de distúrbios locais naturalmente elevados, associados a seu formato linear e estreito (efeito de borda) e aos regimes de inundação. Contudo, não é possível precisar se essa resiliência é suficiente, frente aos distúrbios (atuais) associados a escalas maiores, como a perda e fragmentação de habitat, e os efeitos de eventos climáticos mais intensos causados pelo aquecimento global.

Nesse sentido, estudos de dinâmica em matas de galeria e florestas ripárias, baseados em inventários contínuos, são ferramentas essenciais para conservação desses ecossistemas. De fato, muitos destes estudos têm contribuído para a compreensão de importantes processos ecológicos envolvidos no crescimento e funcionamento dessas fisionomias (Felfili 1993, 1995a, 1995b, 1997a, 1997b, 2000, Cabral 1999; Van den Berg 2001, Bertani *et al.* 2001, Pinto e Hay 2005, Appolinário *et al.* 2005, Schiavini *et al.* 2001, Braga e Rezende 2007, Lopes e Schiavini 2007). No Distrito Federal, destacam-se as pesquisas realizadas a partir do inventário contínuo na mata de galeria do Ribeirão do Gama, objeto de análise do presente estudo, cujas parcelas foram estabelecidas em 1985 e remeidas sistematicamente, em intervalos de três anos (até 1994) e cinco anos (a partir de 1994). Além de aspectos da estrutura e dinâmica da mata de galeria, já bastante explorados em estudos anteriores (Felfili 1993 1994, 1995a, 1995b, 2000, Oliveira e Felifili 2008), essa série temporal possibilita o desenvolvimento de modelos matemáticos do crescimento florestal. Adicionalmente, com o mapeamento das árvores na parcelas, abre-se caminho para a abordagem dependente de distância para investigar processos locais, como a competição entre árvores.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Objetivos Gerais

O presente estudo pretende descrever a dinâmica da vegetação arbórea na mata de galeria do Ribeirão do Gama, para o período de 1985-2009, e desenvolver modelos matemáticos dependentes e independentes de distância, para abordar seus aspectos ecológicos. O estudo lança diferentes olhares sobre a floresta para vislumbrá-la como um todo. Assim, a obra foi dividida em oito capítulos para facilitar a exposição de cada método explorado, mas muitos assuntos permeiam e se repetem em diferentes capítulos. No segundo capítulo é apresentado um breve referencial teórico e metodológico pertinente aos temas centrais da tese. O terceiro capítulo trata da caracterização da área de estudo. Os quatro

capítulos seguintes são separados por abordagens de análise descritas a seguir, e o último compreende a síntese dos resultados mais relevantes encontrados no estudo.

1.1.2. Objetivos Específicos

Os objetivos específicos do presente estudo são:

- a) Descrever a dinâmica da comunidade de 1985 a 2009.
- b) Desenvolver modelos matemáticos de prognose da estrutura diamétrica da amostra, a partir do método da cadeia de Markov, bem como avaliar sua capacidade preditiva e aplicabilidade para florestas tropicais.
- c) Desenvolver um modelo individual espacializado, para a análise de índices de competição.
- d) Determinar o padrão espacial das árvores em 2009, para inferir sobre quais processos biológicos podem ter levado ao padrão encontrado.

CAPITULO 2 – REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. DINÂMICA DE FLORESTAS E RESILIÊNCIA

O estudo da dinâmica florestal consiste, de forma geral, em investigar as mudanças na composição, estrutura e função de florestas. A teoria atual da dinâmica de vegetação possui duas vertentes históricas: os estudos de sucessão, iniciados no começo do século XX (Clements 1916, Gleason 1917); e as Ciências Florestais, cujos fundamentos surgiram muito antes, no século XVIII, principalmente na Alemanha. De fato, muitos avanços na teoria de dinâmica de vegetação são relacionados à modelagem florestal (Terradas 2005).

O modelo teórico de Clements (1916) inclui a hipótese de que a sucessão em comunidades vegetais é um processo linear e estático, que leva sempre ao estado final definido pelo clima (o conhecido clímax climático). Embora esta hipótese já tenha sido abandonada há tempos (Gleason 1917, Whittaker 1953), o modelo de Clements possui dois conceitos importantes, sustentados pela teoria atual: a facilitação e o legado ecológico. O conceito aceito hoje define que o processo de sucessão pode seguir diferentes trajetórias e alcançar diferentes estados de maturidade, que não podem ser considerados finais, porque todo esse processo é cíclico (Terradas 2005). Os ecossistemas passaram a ser vistos como sistemas dinâmicos longe do equilíbrio, enterrando-se também o conceito de equilíbrio-estático. Em vez de permanecer em um ponto de equilíbrio, o sistema oscila ao redor desse ponto, de forma dinâmica.

Para ajudar na compreensão da dinâmica não-linear observada nos ecossistemas, Holling (1973) trouxe à Ecologia o conceito de resiliência de sistemas, que considerou como a quantidade de perturbação que os ecossistemas poderiam suportar sem mudar as estruturas e processos auto-organizados, os quais denominou de estados estáveis alternativos ou domínios de estabilidade. O autor reconhece que em sistemas complexos, como ecossistemas, não existe um único domínio global, mas múltiplos domínios de estabilidade. Outros autores definem a resiliência como o tempo de resposta para se retornar a um estado estável após perturbações. Enquanto Holling chamou esse tempo de resposta de estabilidade e definiu a capacidade adaptativa como a habilidade do sistema em permanecer no seu domínio de estabilidade frente a perturbações (Gunderson 2000).

Holling (2001) propôs ainda o modelo clássico de ciclos adaptativos. Na construção desse modelo, Holling tomou emprestado conceitos já estabelecidos nas Ciências Florestais.

Segundo Terradas (2005), este modelo é essencialmente a reelaboração do modelo de Watt (1984), em dinâmica florestal. O ciclo adaptativo é composto de quatro fases: a exploração (estágio de sucessão inicial); a acumulação ou conservação (estágio avançado de sucessão); a liberação ou destruição criativa (perturbação intensa); e a renovação ou re-organização (dinâmica inicial de clareira). Esses ciclos adaptativos ocorrem e interagem em diferentes escalas espaço-temporais. Holling denominou essa estrutura hierárquica de panarquia (FIGURA 2.2).

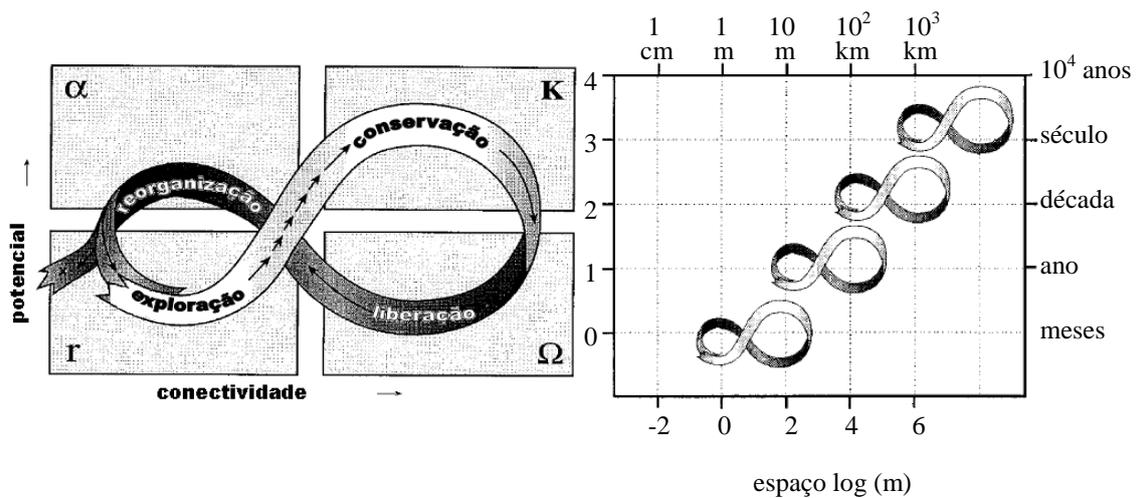


Figura 2.1 – Representação de ciclos adaptativos e sua hierarquia espaço-temporal, denominada panarquia (extraído de Holling 2001).

Existem três propriedades que moldam os ciclos adaptativos e estados futuros dos sistemas: a resiliência, definida anteriormente, o potencial e a conectividade. O potencial representa o potencial inerente disponível para mudança, ou seja, seu capital natural (biomassa) ou ecológico, também considerado a riqueza do sistema, já que esse potencial determinará a amplitude de opções possíveis. A conectividade refere-se à controlabilidade interna dos sistemas, ou o grau de conectividade entre processos e variáveis de controle interno. À medida que a conectividade do sistema aumenta, ela pode levar o sistema a estados de conectividade e rigidez excessivas, tornando-se assim, um acidente prestes acontecer. A mudança é desencadeada por agentes de perturbação, como ventos, doenças, pragas, fogo, eventos de seca, etc. Os recursos acumulados e sequestrados na vegetação e solo são rapidamente liberados e a rígida organização é perdida. Entre as fases Ω e α (FIGURA 2.2), há o período de rápida reorganização, durante o qual novas recombinações podem gerar novos “experimentos” que levam a inovações no próximo ciclo. Esta, por sua vez, depende do legado ecológico remanescente (Holling 2001).

2.1.1. A Resiliência nas Matas de Galeria

Sob a ótica da teoria de sistemas dinâmicos, no curso de seu processo evolutivo e adaptativo, os ecossistemas são moldados de tal forma, que os sistemas ecológicos que persistem hoje têm, de alguma maneira, lidado com sucesso em seu ambiente, ao longo desse processo (Bossel 1992). Partindo dessa perspectiva, as matas de galeria são ecossistemas únicos, porque possuem a fantástica capacidade adaptativa que lhes permite tolerar níveis de distúrbios naturalmente elevados. Essa persistência foi fundamental no processo de evolução da vegetação do Brasil, porque as matas de galerias funcionaram como refúgios florestais durante as eras glaciais. O clima mais seco, associado a esses períodos, levava à redução de florestas úmidas, tanto na região Amazônica como no Brasil Central (Ledru 2000). Assim, as vegetações mais secas, como florestas decíduas, cerrados e campos, dominavam as paisagens, enquanto as florestas tropicais úmidas concentravam-se nas faixas estreitas em fundos de vale, onde havia maior umidade no solo (Meave *et al.* 1991, Ledru 1993).

Diversos fatores contribuem para o mecanismo de resiliência da matas de galeria. A maioria deles está associada a uma característica fundamental: a associação a cursos d'água. Essa associação garante a umidade no solo ao longo de todo o ano, o que condiciona a decomposição mais lenta dos restos vegetais, contribuindo para a formação de uma camada espessa de matéria orgânica (serapilheira), com grande disponibilidade de nutrientes (Correia *et al.* 2001). Além de garantir a umidade e os nutrientes necessários para formar e manter florestas tropicais úmidas no Cerrado, o curso d'água confere às matas duas características importantes, o formato de corredor e o forte gradiente de umidade, que diminui na direção do curso d'água para a borda da floresta. Estas duas características contribuem fortemente para a diferenciação/variabilidade e compartimentalização dentro do ecossistema.

A compartimentalização em matas de galeria já foi descrita em diversos estudos (Felfili 1994, 1998, Correia *et al.* 2001, Silva Júnior *et al.* 2001). As matas de galeria são divididas em pelo menos dois compartimentos: o compartimento de borda e do interior da floresta (Felfili 1994, Silva Júnior 1995, Schiavini 1997). Esses compartimentos possuem características ambientais distintas, as quais geram pressões de seleção diferentes. São compostos por grupos de espécies diferentes que exercem funções distintas dentro do ecossistema. As árvores do compartimento da beira do rio, por exemplo, são expostas à saturação do solo e às possíveis inundações periódicas. Devem, portanto, possuir características morfológicas e fisiológicas adaptadas a essas condições. As espécies da borda, por outro lado, devem ser mais resistentes ao efeito de borda e ao fogo, bastante comum nas

áreas circunvizinhas. Enquanto as árvores do interior da floresta capturam umidade suficiente no sistema para dificultar ou mesmo impedir que o fogo atinja o interior da floresta, as árvores de borda devem ser resistentes ao fogo, perturbação frequente nas bordas dessas matas. Toda essa estrutura decorrente da compartimentalização leva à organização no sistema (entalpia) e à conectividade, o que contribui para a estabilidade das matas de galeria. Silva Júnior (1995) identificou espécies, em função de seu habitat preferencial, como de solo úmido, solo seco e indiferentes (generalistas). Assim, da mesma forma que as espécies segregam em função da adaptação à luminosidade (heliófitas e tolerantes à sombra), também segregam em função do regime hídrico. Diversos estudos realizaram a classificação de espécies de acordo com a preferência por micro-habitats (Felfili 1993, Silva Júnior 1995, Walter 1995, Schiavini 1997, Ribeiro *et al.* 1999, Nóbrega 1999, Sampaio *et al.* 2000). Contudo, conforme apontaram Correia *et al.* (2001), é comum algumas espécies serem classificadas de forma distinta em diferentes estudos. Os autores argumentam que isso pode ser devido, em parte, às diferenças metodológicas entre estudos, mas também à plasticidade das espécies.

Se por um lado o formato de corredor propicia o efeito de borda, por outro lado também permite o fluxo gênico a longas distâncias e, assim, cria uma gama de possibilidades genéticas capazes de se adaptar às diferentes condições na mata. De fato, a alta conectividade gênica das matas de galerias entre os biomas Atlântico e Amazônico, já foi bem documentada no estudo de Oliveira-Filho e Ratter (1995). Muitas espécies com comportamento generalista acabam tendo maior facilidade de transitar mais livremente sob diferentes condições ambientais (e com diferenças regionais). Assim, embora as matas de galeria possuam espécies com nichos e funções bastante especializadas, as espécies generalistas também são bastante abundantes nessas matas (Felfili 1993, Silva Júnior 1995). As funções ecológicas de diferentes espécies se sobrepõem, de forma que se uma é removida, sua função ecológica pode persistir no sistema, compensada por aquelas que possuem funções similares. Assim, a riqueza de espécies e o elevado número de espécies generalistas geram uma redundância funcional ao sistema, que lhe confere estabilidade funcional (Peterson 1998).

A floresta tem outra característica importante, que atua como poderosa força motriz, associada ao ritmo (intensidade e frequência) de perturbação natural. Ao definir seus ciclos adaptativos, Holling (2001) afirmou que à medida que a conectividade e o potencial aumentam, o sistema fica tão intrincado em sua forte rede de conexão (rígido), que ele se torna mais suscetível ao efeito dominó e maior é a chance de catástrofes. Na mata de galeria, as frequentes e pequenas perturbações fazem com que (em pequenas escalas) esse processo de

reorganização do sistema aconteça continuamente, ou seja, a floresta está sempre ensaiando, em algum fragmento de seu imenso mosaico, esse processo de destruição-criativa e reorganização do sistema. Assim, o distúrbio intermediário não só contribui para o aumento da diversidade, conforme proclama a conhecida hipótese do distúrbio intermediário (Connell 1978), mas também contribui para aumentar a resiliência do sistema.

2.2. MODELAGEM DE FLORESTAS

Um modelo é uma abstração ou representação simplificada de algum aspecto da realidade, construído para servir a um ou mais propósitos. Encaixam-se nesse conceito desde o simples desenho pré-histórico até o modelo matemático complexo, executado por computador. Um modelo florestal pode conter as hipóteses que descrevem e explicam o sistema, e pode ser descrito matematicamente ou não. Ele pode compreender um conjunto de equações matemáticas e respectivos valores numéricos, a lógica necessária para relacionar estas equações e o código de computador adequado, para que o modelo possa ser implementado (Vanclay 1994). Existem diversos tipos de modelos florestais que se diferenciam, por exemplo, por sua natureza (teórica ou empírica), descrição (qualitativa ou quantitativa), estrutura (mecanística ou determinística), objetivo (prognose ou compreensão), resolução (modelos de povoamento, de classes/grupos funcionais, ou modelos individuais), tratamento do espaço (independente e dependente de distância).

Os modelos podem ser separados, de acordo com seu objetivo principal, naqueles voltados para compreensão ou prognose. Os modelos para compreensão visam elucidar os mecanismos e o funcionamento dos sistemas. Os benefícios vêm dos *insights* adquiridos enquanto se está desenvolvendo e explorando o modelo. Seus usos futuros, caso existam, são menos importantes (Vanclay 1994). Exemplos clássicos desse tipo, são os modelos de processos, os quais têm como objetivo a representação de processos de crescimento, como a fotossíntese, respiração e alocação dos produtos fotossintéticos nas raízes, caules e folhas, tomando como *input* a luz, a temperatura e os níveis de nutrientes (Lansberg 1986). Também conhecidos como mecanísticos ou fisiológicos, esses modelos ajudam a compreender a dinâmica do crescimento e da amostra, embora ainda não tenham sido capazes de prever de forma eficiente a produção de madeira voltada ao setor florestal.

Em contraste com os anteriores, os modelos de prognose podem sacrificar detalhes específicos do processo de crescimento, em troca de maior eficiência e precisão nas informações acerca, por exemplo, da produção de madeira para o manejo florestal. O realismo

não é necessariamente uma virtude na modelagem, e talvez seja melhor abstrair apenas aqueles aspectos que sejam mais relevantes para cada ocasião (Vanclay 1994). Os modelos de prognose, como os modelos determinísticos, se concentram no resultado final (*output*) como, por exemplo, em termos de produção e estrutura diamétrica, quando o sistema é alimentado por uma ou mais variáveis de entrada (*input*). Modelos de crescimento determinísticos dão uma estimativa do crescimento esperado de uma amostra florestal, da mesma maneira que a média indica uma tendência central para uma população (Vanclay 1994). Esses modelos são tidos como simples “caixas pretas” foscas, que não revelam quaisquer características do sistema (Bossel 1992). Contudo, isso não os impede de cumprir os objetivos para os quais foram criados. De fato, grande parte da demanda por informação para o planejamento e manejo florestal pode ser atendida por modelos de prognose, os quais podem servir para prever a produção, simular o crescimento após uma intervenção, e ser usados para indicar a condição ótima de um povoamento (Vanclay 1994).

2.2.1. Modelos de Crescimento e Produção.

Os modelos de crescimento e produção são capazes de descrever quantitativamente a dinâmica da floresta (recrutamento, crescimento e mortalidade) ao longo do tempo e, por isso, são amplamente utilizados no manejo florestal. Além das aplicações diretas para o manejo da produção florestal, podem, em conjunção com informações ambientais, subsidiar a caracterização do *status* de conservação e auxiliar na recuperação, manutenção e conservação de ecossistemas ameaçados (Vanclay 1994).

A modelagem do crescimento florestal iniciou por volta de 1850, na Europa Central com a utilização de tabelas de produção e métodos gráficos para interpretar o crescimento e produção de florestas européias (Voukila 1965). As tabelas de projeção de povoamento são uma das mais antigas técnicas para determinar a composição futura de florestas inequidêneas. Estas consistem em resumos tabulares que mostram o número de árvores em cada uma das diferentes classes de tamanho, como classes de diâmetros. A simples regra para calcular a produção florestal é baseada no tempo de passagem, i.e., o tempo necessário para as árvores de uma classe diamétrica crescerem e passarem para outra classe diamétrica. Este método tem sido usado para determinar ciclos de corte em florestas naturais, especialmente quando dados mínimos de inventário são disponíveis. O método prevê a tabela de povoamento futuro, a partir da atual, ao ajustar cada entrada na tabela com o incremento em diâmetro (e mortalidade). Agora, com computadores, as tabelas de povoamento podem ser atualizadas com equações de incremento preparadas a partir de análises de regressão.

Em povoamentos múltiplos, existem diversas linhas para cada espécie ou grupo de espécies. Essas tabelas são comumente usadas para resumir dados de inventário e fornecem a base para diversos modelos de florestas mistas. A partir de 1960, a modelagem evoluiu bastante devido aos avanços em técnicas estatísticas refinadas e recursos computacionais. As metodologias de modelagem para florestas inequiâneas e mistas têm incorporado diversas técnicas, como por exemplo: regressão linear, sistema de equações, projeção de tabelas do povoamento, modelos de matriz de transição, como a cadeia de Markov e técnicas de rede neural artificial (Vanclay 1994).

2.2.2. Modelos com a Cadeia de Markov

O método da cadeia de Markov é, na verdade, a extensão lógica e formalizada do método de projeção de tabelas de povoamento (Pulz *et al.* 1999), no qual as razões de movimentação e outros detalhes são sumarizados em matrizes, de forma que as projeções de crescimento são feitas com a simples multiplicação de matrizes. A álgebra matricial permite o agrupamento e manipulação de conjuntos de dados. A matriz é o arranjo de números reais, organizados em linhas e colunas. A matriz representa, portanto, não um único número, mas o arranjo de muitos números tratados como objeto único, sobre o qual é possível trabalhar com grandes conjuntos de números como simples unidades (Schwartz 1961).

Os modelos que utilizam matrizes de transição são apropriados para a análise de muitos problemas biológicos, principalmente os estudos relacionados à dinâmica de florestas (Enright e Ogden 1979). Estes são bastante utilizados em simulações para decisões de manejo florestal, especialmente para florestas nativas; e constituem importante alternativa aos modelos clássicos de crescimento, uma vez que, ao contrário destes últimos, não se apóiam em variáveis de difícil acesso, tais como idade e índice de sítio (Higuchi 1987, Sanquetta *et al.* 1996, Cunha *et al.* 2002).

Premissas markoviana e estacionária

Para que um processo possa ser denominado puramente markoviano, duas premissas devem ser satisfeitas. A primeira, premissa markoviana, requer que a probabilidade de qualquer evento dependa apenas do seu estado inicial, e não de qualquer estado anterior. Em outras palavras, esta propriedade de “perda de memória”, também chamada de “memória markoviana” define que a probabilidade de $X(t)$ estar no estado j no próximo período, depende apenas do estado presente, e não dos estados visitados em períodos passados. A segunda

premissa, a premissa estacionária, requer que estas probabilidades não mudem ao longo do tempo (Vanclay 1994).

As duas premissas podem ser consideravelmente restritivas em aplicações florestais, já que possíveis diferenças no padrão de crescimento das árvores, causadas por competição, por exemplo, não podem ser expressas por constantes fixas. Da mesma maneira, agentes causadores de mortalidade e recrutamento não são incorporados ao modelo (Bruner e Moser 1973, Sanquetta *et al.* 1994, Vanclay 1994, Pulz *et al.* 1999). A premissa markoviana torna difícil levar em conta a competição e supressão, já que a probabilidade de avançar para classes posteriores não deve depender de outras árvores ou da área basal total do povoamento. A premissa estacionária também representa uma limitação porque ao definir que os parâmetros matriciais não devem mudar ao longo do tempo, torna-se difícil reduzir as taxas de crescimento durante a projeção à medida que a área basal total estimada aumenta (Vanclay 1994). Estudos teóricos (Hulst 1979) e empíricos (Binkley 1980, Roberts e Hruska 1986) sugerem que tais premissas são inatingíveis na modelagem da dinâmica florestal.

Utilização no Brasil e no Mundo

Apesar de suas premissas restritivas, o método já foi amplamente aplicado em diferentes florestas em todo o mundo. Como, por exemplo, por Bruner e Moser (1973), em povoamento de folhosas mistas em Wisconsin-EUA; Enright e Ogden (1979), em populações de Araucária na floresta tropical úmida em Novas Guiné e de *Nothofagus fusca* nas florestas temperadas da Nova Zelândia; Buongiorno e Mitchie (1980), em povoamentos de *Acer saccharum* em Wisconsin e Michigan – EUA; Roberts & Hruska (1986), em povoamento de *Pinus* sp. nos Estados Unidos; Mendonza e Setyarso (1986) para a determinação do ciclo de corte na Indonésia; Osho (1991, 1995), para florestas tropicais úmidas na Nigéria; Sanquetta *et al.* (1994, 1996) em florestas sob diferentes intensidades de corte no Japão; Lin e Buongiorno (1997) em florestas do Centro-Norte dos Estados Unidos; e, mais recentemente, Picard *et al.* (2009) em florestas da África Central.

A aplicação da cadeia de Markov em estudos voltados para o manejo florestal no Brasil começou no final da década de 1980 com os trabalhos de Higuchi (1987), Freitas & Higuchi (1993) e Azevedo (1993). O método já foi amplamente utilizado em diferentes regiões e para diferentes tipos de vegetação, como: florestas de terra firme no Amazonas (Higuchi 1987, Teixeira *et al.* 2007) e no Pará (Cunha *et al.* 2002); na Mata Atlântica (Azevedo *et al.* 1994, 1995), em florestas estacionais semidecíduas em Minas Gerais (Nappo

et al. 2002, Austregésilo *et al.* 2004) e no Paraná (Sanquetta *et al.* 2001), em florestas ombrófilas mistas no Paraná (Mello *et al.* 2003), em florestas semidecíduas montanas (Pulz *et al.* 1999) e em cerrado *sensu stricto* (Rezende 2002, Oliveira *et al.* 2002).

2.3. ÍNDICES DE COMPETIÇÃO

A competição e a coexistência afetam o agrupamento, a estrutura e a resposta de comunidades a distúrbios. Assim, tais mecanismos possuem diversas implicações ecológicas na biodiversidade e no funcionamento de ecossistemas (Fargione e Tilman 2002). Um índice de competição (IC) é a tentativa de quantificar, em simples expressões, o efeito de plantas vizinhas sobre o crescimento de uma árvore individual (Vanclay 2006). Esse tipo de índice é frequentemente utilizado como uma das variáveis preditoras em modelos de crescimento de árvores individuais. A avaliação de seu desempenho geralmente examina a correlação entre os valores observados do IC e o crescimento das árvores, i.e, o incremento em diâmetro, área basal ou altura (Daniels *et al.* 1986, Holmes e Reed 1991, Radtke *et al.* 2003).

Historicamente, os IC's foram desenvolvidos para prever o crescimento em povoamentos equiâneos monoespecíficos (Brown 1965; Bella 1971; Daniels 1976; Hegyi 1974; Lorimer 1983a; Becker 1992 *apud* De Luiz *et al.* 1998). Estes têm sido aplicados com sucesso a formações que possuem condições mais controladas, como espaçamento, idade e espécie. Já a aplicabilidade de índices de competição em florestas naturais tropicais é dificultada pela complexidade associada a essas florestas.

Os índices de competição podem ser divididos em dois grandes grupos: independentes de distância, que não consideram o posicionamento das árvores dentro da parcela, e dependentes de distância, que levam em conta a posição relativa entre as árvores na parcela (FIGURA 2.2).



Figura 2.2 – Sistematização de tipos de modelos de índice de competição aplicados a florestas, baseados na diferenciação do espaço.

2.3.1. Índices Independentes de Distância

Os índices independentes de distância podem ser separados em dois tipos: aqueles baseados na densidade do povoamento, sem considerar as dimensões das árvores, individualmente; e aqueles baseados em medidas de dominância das árvores, que incluem a dimensão individual da árvore focal e traduzem sua dominância dentro do povoamento (Tomé 2005). Dentre os modelos baseados na medida de densidade do povoamento está o de área basal por hectare (Martin e Ek 1984) e aquele que se refere à avaliação da área média disponível por árvore no povoamento, em relação ao seu valor num povoamento com densidade padrão, geralmente povoamentos totalmente estocados (*full stocked stands*) ou árvores isoladas. Curtis (1970), ao analisar um grande número de medidas de densidade deste tipo, concluiu que a maior parte é equivalente.

Os índices baseados em medidas de dominância possuem maior “resolução”, porque levam em consideração a ocupação da árvore em relação ao povoamento ou parcela (ocupação relativa). Existem diversos índices desse tipo como, por exemplo, aqueles baseados na razão entre uma dimensão da árvore (diâmetro ou altura) e o valor médio correspondente para o povoamento (Glover e Hool 1979, Daniels *et al.* 1986); na razão entre a dimensão da árvore e o valor médio correspondente para as árvores dominantes (Alder 1979); e na proporção da copa (Daniels *et al.* 1986). Além destes, destacam-se ainda os baseados na densidade do povoamento e diâmetro quadrático médio (Reineke 1933), e na largura máxima da copa e área da parcela (Krajicek *et al.* 1961).

Há ainda aqueles baseados na área basal (AB) das árvores maiores que a árvore focal (Wykoff *et al.* 1982). Ao considerar como competidoras apenas as árvores maiores, esse modelo já incorpora uma característica importante, associada ao tipo de competição envolvida: a competição assimétrica (como a competição por luz). Outros exemplos desse tipo são o modelo baseado na AB das árvores maiores, na AB do povoamento e no índice de espaçamento relativo da parcela (Schröder e Gadow 1999); e o modelo baseado na área seccional da copa e área da parcela (Biging e Dobbertin 1995).

2.3.2. Índices Dependentes de Distância

Conforme mencionado anteriormente, o objetivo do índice de competição é quantificar o efeito de plantas vizinhas sobre árvores focais. Os modelos dependentes de distância, por sua vez, levam em consideração justamente essa interação local, definida pela área de

vizinhança, a qual pode ter raio fixo ou variável. Nos modelos de IC de raio fixo, área circulares são atribuídas a cada planta e as árvores contidas nesse círculos são consideradas vizinhas. O raio é fixado de forma arbitrária, mas geralmente corresponde à área horizontal ocupada pelos indivíduos adultos da espécie. Os índices de competição dependentes de distância podem ser separados naqueles que consideram o espaço de forma contínua, e são baseados explicitamente na distância relativa entre as árvores dentro da área de vizinhança (espaço explícito), e aqueles, menos precisos, que ignoram a distância relativa dentro do raio de vizinhança (espaço implícito), conforme **FIGURA 2.2**. Estes últimos consideram a competição local entre plantas vizinhas, mas apenas em termos do número total ou ocupação de plantas vizinhas, negligenciando-se a configuração espacial completa, i.e., a sua localização dentro da área de vizinhança. Dentre eles, destacam-se dois índices simples: o que leva em conta o número de árvores vizinhas; o que computa a soma área basal contida na área de vizinhança (Steneker e Jarvis 1963); e a razão da soma dos diâmetros das árvores vizinhas e do diâmetro da árvore focal (Lorimer 1983a).

Índices de competição com o espaço explícito

Os índices que consideram o espaço explícito partem do pressuposto de que os processos relacionados à planta focal (como crescimento, sobrevivência e fecundidade) diminuem, à medida que a ocupação de plantas vizinhas aumenta. Isso significa que ao considerar o espaço dentro do raio de vizinhança, assume-se que o efeito da competição exercida por árvores vizinhas i é função inversa de sua distância em relação à árvore focal j . A partir deste pressuposto, o índice mais simples é o que computa somente a distância linear relativa entre a árvore focal e sua vizinha (unidimensional), sem considerar o tamanho da árvore focal e suas vizinhas.

Outro pressuposto amplamente difundido é o de que a competição exercida por árvores é função direta seu diâmetro (Weiner 1984), o qual determina o tamanho de sua área de influência (bidimensional). Um dos primeiros índices de competição publicados foi o baseado somente na distância entre a árvore competidora e a árvore focal, cujas zonas de influência se sobrepõem (Staebler 1951). Os modelos de zona de influência assumem círculos ao redor do centro das plantas, mas em muitos deles, esse raio não é fixo e depende do tamanho (idade ou biomassa) da planta (Vanclay 1994, Berger *et al.* 2008). Plantas com zonas de influência sobrepostas são consideradas vizinhas e o tamanho da área de sobreposição define a intensidade da competição as mesmas. Na maioria desses modelos a taxa de crescimento diminui à medida que a área de sobreposição aumenta (Berger *et al.* 2008).

Existem muitas variações desse tipo de índice. Um exemplo é o baseado na razão entre a área de sobreposição da zona de influência das árvores (focal e vizinha) e a área total da zona de influência da árvore focal (Gerrard 1969). Outros exemplos são o índice baseado na razão entre as zonas de sobreposição e zona total de influência, e o índice baseado na razão dos diâmetros das árvores competidora e focal (Bella 1971).

Outros índices, como o índice de Hegyi (1974), a intensidade da competição não é computada a partir da zona de influência, mas é função do tamanho e distância relativos entre a árvore focal e sua vizinha. Este índice foi proposto para o manejo de povoamento de pinheiros *Jack Pine (Pinus banksiana)* da América do Norte, e tem sido amplamente utilizado, tanto em sua forma original, quanto de forma modificada. Hegyi (1974) definiu a área de vizinhança como o raio fixo de 3,05 m em torno da árvore focal. Daniels e Buchkart (1975) modificaram o índice de forma que o raio de vizinhança fosse variável, e fosse função da distância e tamanho das árvores competidoras vizinhas, baseado no método de amostragem por pontos. Vanclay (2006), também propôs raios variáveis, baseado no tamanho e distância relativa entre a árvore focal e sua potencial vizinha.

O diâmetro é uma variável reconhecidamente valiosa nas ciências florestais, a qual, muitas vezes, possui forte correlação alométrica com a altura e o tamanho da copa, especialmente em povoamentos homogêneos e equiâneos. Por isso, a competição por luz muitas vezes pode ser descrita de forma eficiente em índices baseados no diâmetro.

Há outros modelos, chamados tridimensionais, que além de descrever a localização horizontal das árvores, representam sua arquitetura tridimensional, como a altura da copa, profundidade e raio (Berger *et al.* 2008). O campo de vizinhança (*field-of-neighbourhood – FON*), desenvolvido para florestas de mangue do Brasil (Berger e Hildenbrandt 2000), é um exemplo. Esse é uma extensão da abordagem da zona de influência, no qual uma zonas circulares dependentes-de-tamanho, situadas ao redor das plantas, marcam a área de interação com suas vizinhas. O campo tridimensional é definido por um campo escalar que decresce de forma cônica do seu centro até a sua borda (**FIGURA 2.3**). Em alguns modelos mais complexos, tridimensionais ou não, também são considerados os processos fisiológicos (modelos mecanísticos ou de processos), de forma que a competição é computada a partir da interação de uma múltiplas variáveis.

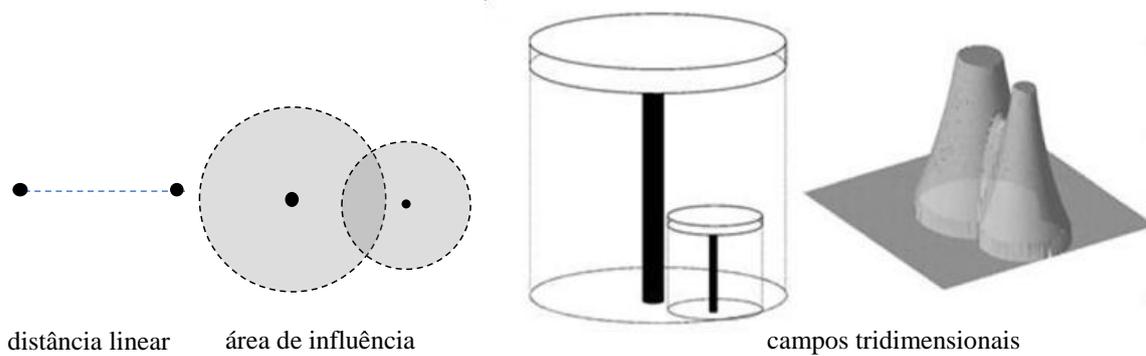


Figura 2.3 – Representação de índices de competição com diferentes resoluções espaciais (modificado de Berger *et al.* 2008)

Embora a formulação e parametrização dos IC's seja essencialmente empírica, do ponto de vista conceitual (teórico), espera-se o acréscimo de precisão com a utilização de modelos de árvore individual dependentes da distância (Tomé 2005). Contudo, diversos estudos que compararam os dois tipos de abordagem concluíram que o seu comportamento não foi substancialmente diferente (Daniels 1976, Alemdag 1978, Noone e Bell 1980, Martin e Ek 1984, Daniels *et al.* 1986, Tomé e Burkhart 1989, Tomé 1990, 2005).

Em sua revisão sobre os avanços em modelos individuais e espacializados, Busing e Maily (2004) também afirmaram que muitas evidências empíricas suportam a premissa de que fórmulas de competição espacializadas não são necessariamente melhores do que fórmulas independentes de distância (citando Opie 1968; Lorimer 1983b; Wimberly e Bare 1996). Contudo, os autores argumentam que boa parte dessa evidência vem de florestas plantadas (Daniels 1976, Martin e Ek 1984) ou de estudos de desbastes (Wimberly e Bare 1996) onde a distribuição espacial das árvores é regular e a competição por recursos é diminuída. Em outros estudos foi demonstrado que modelos com IC's dependentes de distância são superiores aos seus equivalentes não espacializados, na projeção do crescimento arbóreo (Pukkala 1989, Tham 1989, Maily *et al.* 2003, citados por Busing e Maily 2004).

2.3.3. Estratégias e características funcionais na competição por luz

Tomé (1990) chamou a atenção para a importância em conhecer o tipo e intensidade da competição predominante para selecionar o índice de competição mais adequado. Pretzsch e Biber (2010) apontaram para fato de que os algoritmos atuais raramente consideram o modo de competição e que a integração dos modos de competição pode levar a modelos mais sensíveis às variações ambientais no sítio.

A competição simétrica é atribuída à busca por recursos no solo (água e nutrientes), cuja eficiência é proporcional ao tamanho do sistema radicular. Assim, árvores com sistemas radiculares menores podem exercer efeito competitivo sobre árvores vizinhas com maior sistema radicular. A competição por luz, ao contrário, é desigual porque assume-se que somente as árvores maiores vão sombrear as menores. A luz difere de outros recursos no sentido de que é unidirecional, não cumulativa e efêmera e, por isso, a competição por luz é assimétrica (Fargione e Tilman 2002).

Devido à grande diversidade de espécies em florestas tropicais, há uma enorme gama de respostas à luminosidade na sucessão de espécies, e as estratégias na competição variam, em um contínuo, de espécies tolerantes à sombra a espécies intolerantes à sombra, como as pioneiras (Bazzaz 1980).

O *trade-off* é a relação negativa entre duas características em organismos, onde o aumento na alocação de recursos para determinada função implica na diminuição de energia destinada a outra. Existe o forte *trade-off* entre o rápido crescimento e a habilidade em sobreviver em níveis de baixa luminosidade, o que sugere mecanismos de coexistência entre espécies (Wright 2002).

Em ambientes com alta luminosidade, como em clareiras formadas após perturbações, as espécies pioneiras possuem vantagem competitiva inicial (rápido crescimento). Contudo, as espécies tolerantes demonstram maior sobrevivência no sub-bosque sombreado e possuem maior chance de substituir os indivíduos que ocupam o dossel à medida que estes morrem (Kobe *et al.* 1995, Fargione e Tilman 2002). As características atribuídas a espécies heliófitas de rápido crescimento são altas taxas máximas de fotossíntese (por unidade de peso foliar), altas taxas de respiração e transpiração, altos pontos de compensação de luz, sementes pequenas, e germinação epigeal (emergência de cotilédones acima do solo) ativada por condições ambientais relacionadas a perturbações. Por outro lado, as espécies tolerantes à sombra estão associadas às características de baixas taxas máximas de fotossíntese (por unidade de peso foliar), sementes maiores, folhas mais duradouras, menores taxas de herbivoria, respiração e transpiração, menores concentrações de nitrogênio e menores pontos de compensação luminosa (Fargione e Tilman 2002). O ponto de compensação luminosa é a quantidade de intensidade de luz na curva de luz, onde a taxa de fotossíntese corresponde exatamente à taxa de respiração e a planta nem consome nem produz biomassa.

Givnish (1988) aponta o *trade-off* em relação à altura das árvores, no qual, embora as espécies que atinjam maiores alturas e capturem fração desproporcional da luminosidade disponível, estas são menos capazes de sobreviver em baixa luminosidade que espécies de baixa estatura. Ao avaliar a relação entre altura da árvore e alocação de recursos no crescimento, o autor argumenta que as árvores mais altas devem maximizar a captura de energia em altos níveis de luminosidade, o que reduz a tolerância à sombra de indivíduos juvenis, quando comparados a espécies de baixa estatura. Segundo o autor, para persistir em ambientes de baixa luminosidade, as plantas têm que maximizar a captura de fótons e minimizar a utilização de carbono. A baixa capacidade fotossintética nesse caso é benéfica, por ser menos dispendiosa, mas isto deixa a planta mal equipada para utilizar altos níveis de luminosidade. Por outro lado, as plantas de ambientes de alta luminosidade, se beneficiam da alta capacidade fotossintética. Adicionalmente, existe aumento no custo metabólico à medida que a altura da árvore aumenta, o que, em última instância, limita suas dimensões máximas. Finalmente, a eficiência fotossintética é restringida pela ontogenia, ou seja, indivíduos juvenis não podem obter máxima energia tanto em condições de alta quanto baixa luminosidade (Sheil *et al.* 2006).

2.4. ANÁLISE DE PADRÃO DE PONTOS APLICADO A FLORESTAS

2.4.1. Função K de Ripley

Em inventários florestais contínuos, mapas de localização dos indivíduos nas parcelas são criados para facilitar a identificação de árvores em medições posteriores. Esta informação pode ser usada para realizar a análise de padrões de pontos na amostra (Picard *et al.* 2009). O padrão espacial das árvores é reconhecido como rastro dos processos biológicos que conduzem a dinâmica florestal. Por isso, a análise do padrão de pontos, com o método da função de K de Ripley (1977), é utilizada de forma crescente para caracterizar padrões espaciais e desenvolver hipóteses acerca de seus processos determinantes (Picard *et al.* 2009, Wiegand e Moloney 2004).

A densidade de indivíduos (λ), definida como característica de primeira ordem, descreve a variação em larga escala da intensidade de pontos. As características de segunda ordem, por sua vez, são o sumário das estatísticas das distâncias entre todos os pontos da área mapeada. O objetivo principal do método de Ripley é determinar se as árvores tendem a ser distribuídas de forma aleatória ou sistemática. Nesse último caso, se a distribuição das árvores

tende a ser agregada (agrupada) ou dispersa (regular), e ainda em quais escalas estas características ocorrem.

A análise espacial com a função K de Ripley é um método simples, que consiste na geração de um modelo nulo (como uma hipótese nula em estatística) e sua comparação com dados experimentais. O método baseia-se no modelo da aleatoriedade espacial completa (*complete spatial randomness* – CSR), ou seja, quando há a realização de um processo de Poisson espacial (processo estocástico no qual os eventos ocorrem de forma contínua e independente). A função K é uma função de densidade de probabilidade, que considera a variação de todas as distâncias entre todos os eventos (pontos). O método considera determinado círculo de raio r, centrado em cada evento (árvore), no qual o número de árvores dentro do círculo é contado. Para cada raio r, é possível comparar essa função com o número esperado de vizinhos para o padrão de pontos com CSR, e assim detectar se há dispersão (regularidade) ou agregação (agrupamento), se o número observado for, respectivamente, menor ou maior que o esperado para o padrão CSR (Goreaud *et al.* 2002). O método é aplicável em amostras que atendam a duas premissas básicas: a estacionariedade (homogeneidade), que significa a invariância por translação, ou seja, suas propriedades não variam de um ponto a outro no espaço, e a isotropia, que é a invariância sob rotação, i.e., suas propriedades não variam com a orientação espacial.

A função K de Ripley pode ser intuitivamente interpretada quando aplicada a mapas de árvores: se λ é o número de árvores por unidade de área, então $\lambda K(r)$ é o número esperado de árvores dentro da distância r de uma árvore arbitrária (Ripley 1977, Batista e Maguire 1998). Sob uma distribuição com CSR, a função K tem uma forma simples e quadrática.

$$K(r) = \pi r^2 \quad (1)$$

Para linearizar a função e estabilizar a variância, a função é geralmente transformada conforme a seguir (Batista e Maguire 1998, Besag 1977)

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\frac{\hat{k}(r)}{\pi}} - r \quad (2)$$

Essa transformação facilita a análise gráfica dos desvios da CSR porque o padrão aleatório é representado por uma linha horizontal. Valores acima dessa linha indicam agregação, ou seja, há mais vizinhos incluídos no raio r do que o esperado para a CSR. Os valores abaixo da linha da CSR indicam regularidade, ou seja, quando há menos vizinhos do

que o esperado para distribuições completamente aleatórias (Batista e Maguire 1998, Goreaud *et al.* 2002).

2.4.2. Interpretação Ecológica de Padrões de Pontos na Vegetação

Uma vez determinado o padrão espacial é possível inferir sobre os mecanismos que podem ter levado a isso. Na interpretação desses padrões, deve-se ter em mente os processos ecológicos que estão sendo investigados e as escalas utilizadas na análise, já que as árvores podem apresentar padrões diferentes em diferentes escalas. Existem algumas interpretações e tendências estabelecidas na literatura, mencionadas a seguir.

Padrões de distribuição de aleatórios podem estar associados tanto a condições homogêneas de sítios com grande disponibilidade de recursos (Brereton 1971 *apud* Dimov 2004), como a condições heterogêneas de sítios, associadas à habilidade das espécies em tolerar uma larga faixa de condições ambientais (Williamson 1975).

A aglomeração ou agrupamento é característica comum nas assembléias de árvores em sua fase inicial, causada pela heterogeneidade ambiental, dispersão de sementes e competição. Estas causas são por vezes chamadas ambientais, morfológicas e sociológicas. Existem autores que sustentam que durante a evolução da floresta, os padrões tendem à regularidade, o que poderia ser explicado essencialmente pela competição entre árvores vizinhas e a dependência existente entre mortalidade e densidade local. Outros fatores ambientais desempenham papéis de variáveis importantes, como vegetação, cobertura do solo, condições de luz, perfil e história ecológica da área de floresta (Stoyan e Penttinen 2000).

Padrões dispersos, por sua vez, são comumente associados à competição. Vários estudos baseados na análise de padrões indicam que quando a competição é intensa, o padrão espacial tende a ser regular (Barot *et al.* 1999), e que as árvores maiores são, de fato, menos agregadas que as mais jovens (Condit *et al.* 2000, Moeur 1993, Ward *et al.* 1996). Ao estudar a concorrência e distribuição espacial em arbustos do deserto do Mohave e desertos de Sonora, nos EUA, Phillips e McMahon (1981) observaram que tanto a agregação como a regularidade eram comuns, e sugeriram que a agregação foi resultante da reprodução vegetativa e heterogeneidade ambiental, enquanto a regularidade foi produto da competição. No referido estudo, os arbustos pequenos foram mais agregados, os médios distribuídos aleatoriamente e os grandes tiveram padrão regular, o que indicou o aumento do efeito da competição com o aumento do tamanho das árvores. Ao estudar povoamentos de floresta no

sul dos Estados Unidos, Dimov (2004) também observou que com o aumento da dimensão média das árvores, o padrão de distribuição espacial das árvores passou de agregado para disperso.

Na revisão sobre a ecologia de plantas e regulação genética dependente de densidade, Antonovics e Levin (1981) apontaram que o padrão espacial disperso associado à competição também foi observado entre as plantas do deserto (Barbour 1969, Beals 1968, Hill 1973, King e Woodwell 1973, Woodwell *et al.* 1969). No entanto, Antonovics e Levin (1981) argumentam que a evidência dos efeitos da densidade, obtidos pelo mapeamento de população de plantas é, na melhor das hipóteses, circunstancial, uma vez que os efeitos do espaçamento podem ser confundidos com diferenças microambientais nas condições de solo, já que solos mais ricos podem levar a uma distribuição mais agregada.

CAPÍTULO 3 – CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

3.1. LOCALIZAÇÃO

A mata de galeria do Ribeirão do Gama ocupa 64 ha na Fazenda Água Limpa (FAL), Brasília – DF, de propriedade da Universidade de Brasília (UnB). A FAL está situada entre as coordenadas 15°56'S–15°59'S e 47°55'W – 47°58'W, em altitude média de 1100 m, e ocupa uma área de 4.500 ha (**FIGURA 3.1**).

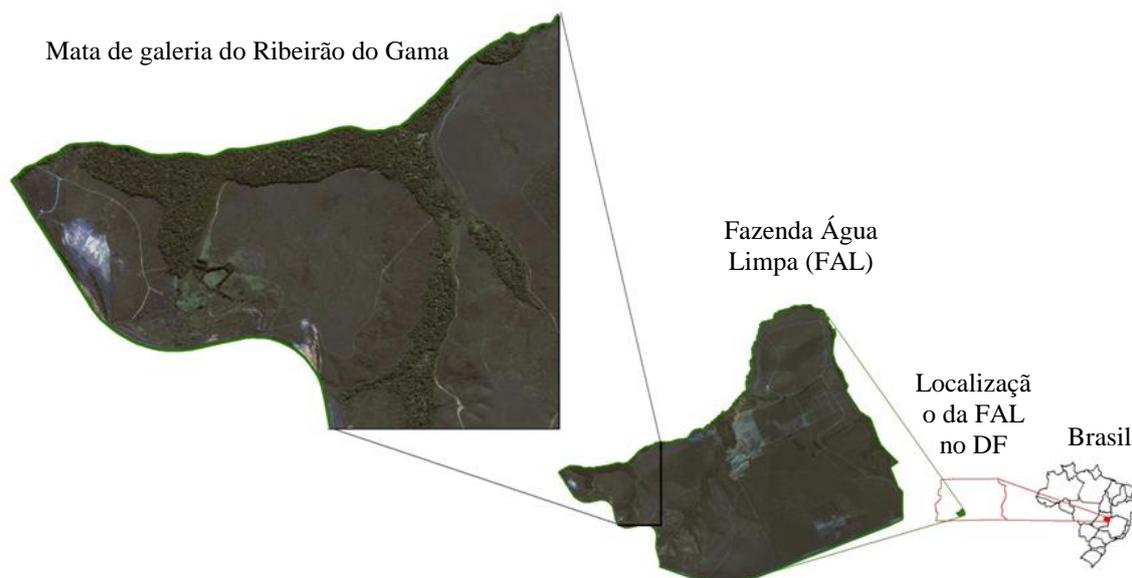


Figura 3.1 – Localização da Fazenda Água Limpa no Distrito Federal e da mata de galeria do Ribeirão do Gama.

A mata está contida em três unidades de conservação. A fazenda compõe parte da Área de Proteção Ambiental (APA) Gama e Cabeça do Veado, criada em 1986 (decreto distrital 9.417/86 regulamentado pelo decreto distrital nº 23.238/02). Juntamente com a Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) e o Jardim Botânico de Brasília, a FAL compõe parte da Área Núcleo da Reserva da Biosfera do Cerrado – Fase I (instituída pela UNESCO em 1994). Além disso, parte da FAL constitui a Área de Relevante de Interesse Ecológico – ARIE Capetinga/Taquara (Decreto Federal nº 91.303/85), também denominada Estação Ecológica da Universidade de Brasília. A AIRE Capetinga/Taquara abrange uma área de cerca de 2.100 ha de área praticamente intocada, a qual inclui a mata de galeria do Ribeirão do Gama.

A mata é circundada por vegetação de campo limpo, onde a transição é bastante abrupta (**FIGURA 3.2**). Embora protegida, o fato de fazer divisa com a área residencial da quadra 17 do Setor de Mansões *Parkway* (SMPW) constitui elevado risco para sua

integridade. Já foram registrados incêndios no campo limpo, os quais atingiram parcialmente a borda da mata, mas não o seu interior (Felfili 1993).



Figura 3.2 – Imagem Ikonos da mata de galeria do Ribeirão do Gama, circundada por vegetação de campo limpo (fonte – Google Earth, 2010).

3.2. CLIMA

O clima é do tipo *Aw* com verão chuvoso e inverno seco. De acordo com os dados da estação climatológica da Reserva Ecológica do IBGE, situada próxima à FAL, para o período entre 1984 e 2009, a precipitação total anual média foi de 1392 mm. O período chuvoso inicia-se em setembro, com a máxima média em dezembro (239,5 mm) e a mínima entre junho e agosto (FIGURA 3.3).

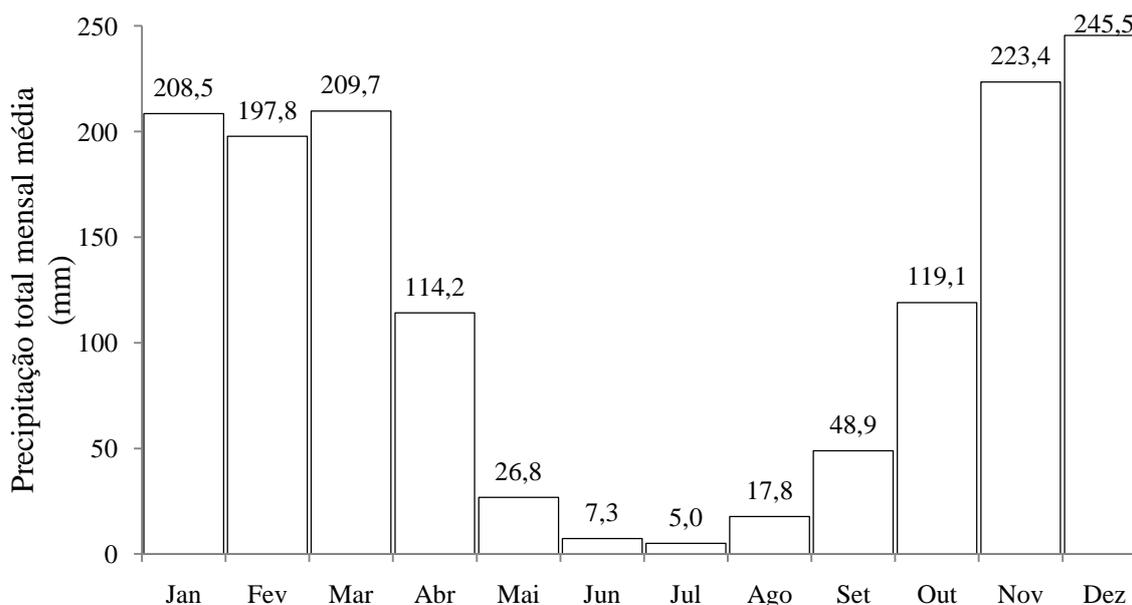


Figura 3.3 – Precipitação total mensal média registrada próximo à área de estudo, na estação climatológica da Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), entre 1984 e 2009 (disponível em <http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html>).

A precipitação anual apresentou padrão oscilatório, com anos de grande volume de precipitação geralmente seguidos de anos com baixo volume. Contudo, entre 1991 e 1995, a precipitação anual foi elevada durante todo o período (**FIGURA 3.4**).

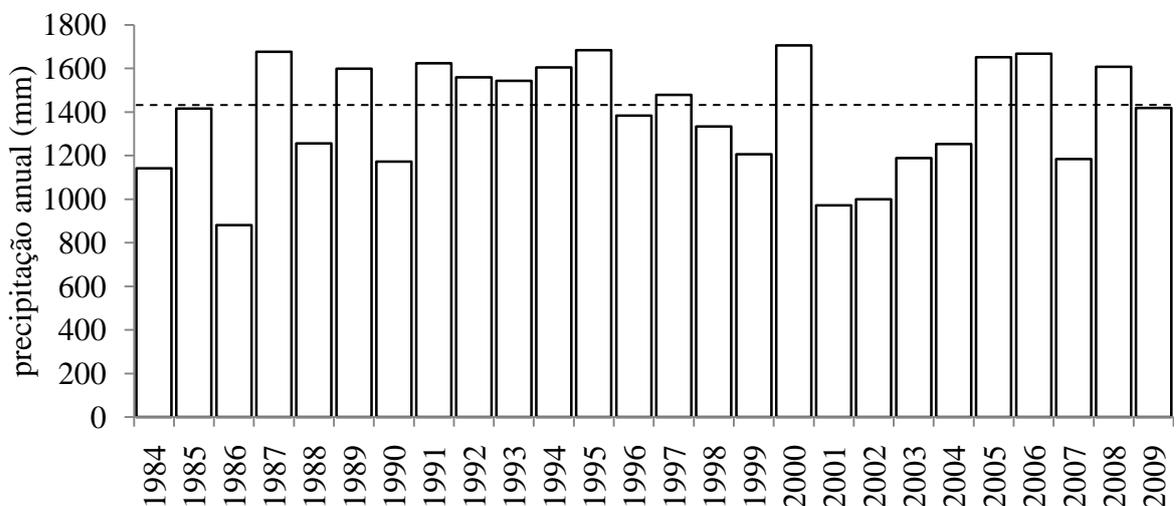


Figura 3.4 – Precipitação total anual de 1984 a 2009, registrada próximo à área de estudo, na Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). A linha intermitente representa a média da precipitação total anual para o período 1984–2009 (disponível em <http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html>).

A temperatura média anual de 1984 a 2009 foi de 22,2° C. A temperatura máxima observada foi de 35,5° C, em outubro de 2001, enquanto a mínima foi 3,1° C, em julho de 2000. A temperatura média mensal do ar máxima ocorreu em outubro (23,5°C) e a mínima em junho e julho (20,2° C) – **FIGURA 3.5**. A maior intensidade de vento ocorre, geralmente, entre os meses de agosto a outubro (**FIGURA 3.6**)

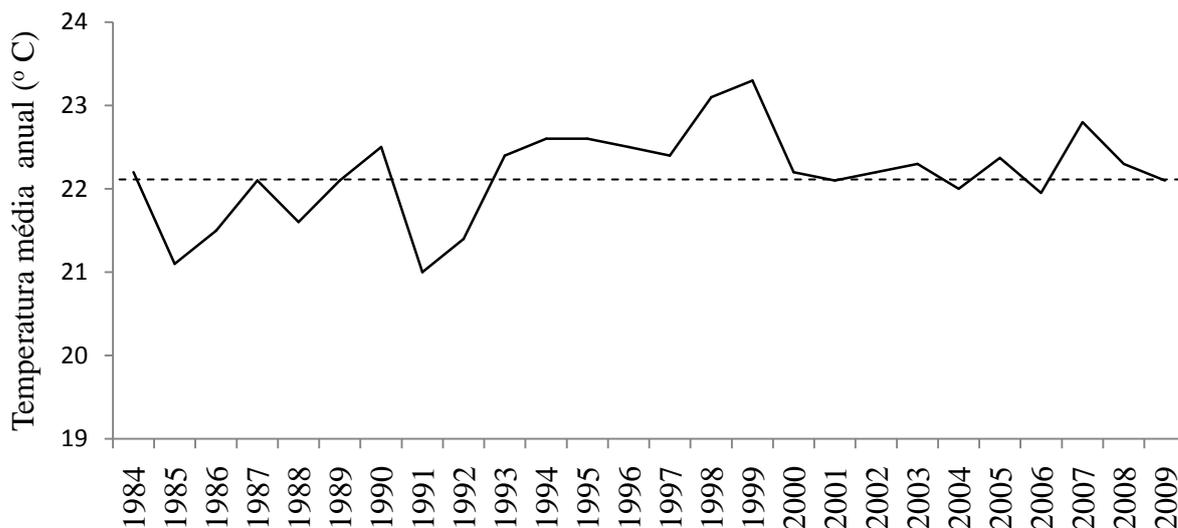


Figura 3.5 – Temperatura média anual de 1984 a 2009, registrada próximo à área de estudo, na Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). A linha intermitente representa a média da temperatura média anual para o período 1984–2009 (disponível em <http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html>).

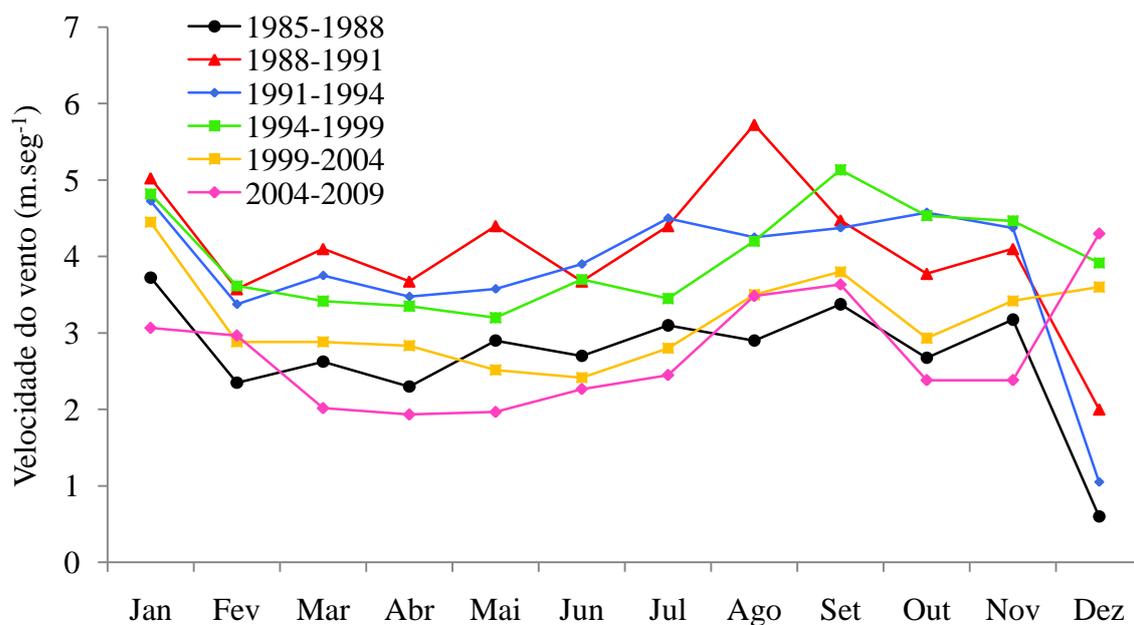


Figura 3.6 – Média da velocidade máxima do vento, registrada próximo à área de estudo, na Reserva Biológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), nos intervalos de medições realizadas no presente estudo, entre 1985 e 2009 (disponível em <http://www.recor.org.br/Estacao/estacao.html>).

3.3. SOLO

Os solos são planos, bem drenados, distróficos e com elevada saturação de alumínio e baixa concentração de nutrientes (Felfili 1993, 1994). A tipologia dos solos da mata do Gama é variada, desde solos Hidromórficos até Latossolo, com camada laterítica a 50 cm de profundidade em alguns trechos (Felfili e Abreu 1999).

CAPÍTULO 4 – DINÂMICA DA MATA DE GALERIA (1985-2009)

4.1. INTRODUÇÃO

A mata de galeria do Ribeirão do Gama é estudada desde 1985, com implementação de seu inventário contínuo em 1985 (Felfili 1993). Essa longa série temporal permitiu a identificação de alguns padrões na dinâmica da comunidade. A mata de galeria encontra-se em estágio maduro. O balanço entre a mortalidade e recrutamento da comunidade para todo o período estudado (1985-2004) foi ligeiramente em favor da mortalidade, com valores de 2,87% e 2,08%, respectivamente (Oliveira e Felfili 2008). Contudo, isso não indica que a floresta esteja em processo de retração, pois desbalanços dessa ordem geram apenas flutuações que tendem a se inverter ao longo do tempo (Felfili 1995a, 2000). Em termos de estrutura diamétrica, a maior mortalidade na mata do Gama ocorre nas menores classes diamétricas (Felfili 1995a), em função da alta competição por recursos que ocorre nessas classes, já que o dossel é bastante fechado. Felfili *et al.* (2001) verificaram que o dossel fechado da mata do Gama filtra em média 99% da radiação fotossinteticamente ativa, reduzindo assim a qualidade do sítio e o crescimento das árvores sob tais condições. De fato, o menor incremento periódico anual (IPA) na mata do Gama ocorre nas menores classes de diâmetro e aumenta gradativamente com o aumento da classe diamétrica até determinado limite, padrão esse bastante característico de florestas tropicais (Felfili 1995a). Essa tendência está relacionada com a maior atividade fotossintética dos indivíduos maiores, que geralmente dominam o dossel da floresta. As taxas de crescimento para as espécies estiveram principalmente associadas à demanda por luz ou tolerância à sombra (Felfili 1995a). Em geral, espécies que demandam luz e as que ocupam o dossel superior tendem a apresentar maiores taxas de incremento (Felfili 1995a). As espécies co-dominantes e suprimidas têm IPA inferiores. As pioneiras possuem IPA elevado. Por outro lado, têm a mortalidade mais expressiva (Salgado 2003).

4.1.1. Objetivos

O objetivo desta análise é descrever as mudanças em termos de mortalidade, recrutamento e crescimento da amostra, ao longo de 24 anos.

4.2. MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1. Amostragem

O estudo teve como base os dados provenientes do inventário contínuo na mata de galeria do Ribeirão do Gama, iniciado em 1985, quando foram instaladas 151 parcelas permanentes (10 × 20 m), alocadas sistematicamente ao longo de 10 transectos perpendiculares ao Ribeirão Gama, dispostos a cada 100 m, totalizando a amostra de 3,02 ha. O comprimento de cada transecto variou de 70 a 500 m, de acordo com a largura da mata (**FIGURA 4.1**). Em 1985, foram fincadas estacas permanentes de madeira, pintadas em amarelo, ao longo da linha do transecto, no início e final de cada uma das parcelas. Nos inventários subsequentes, as estacas foram substituídas quando necessário.

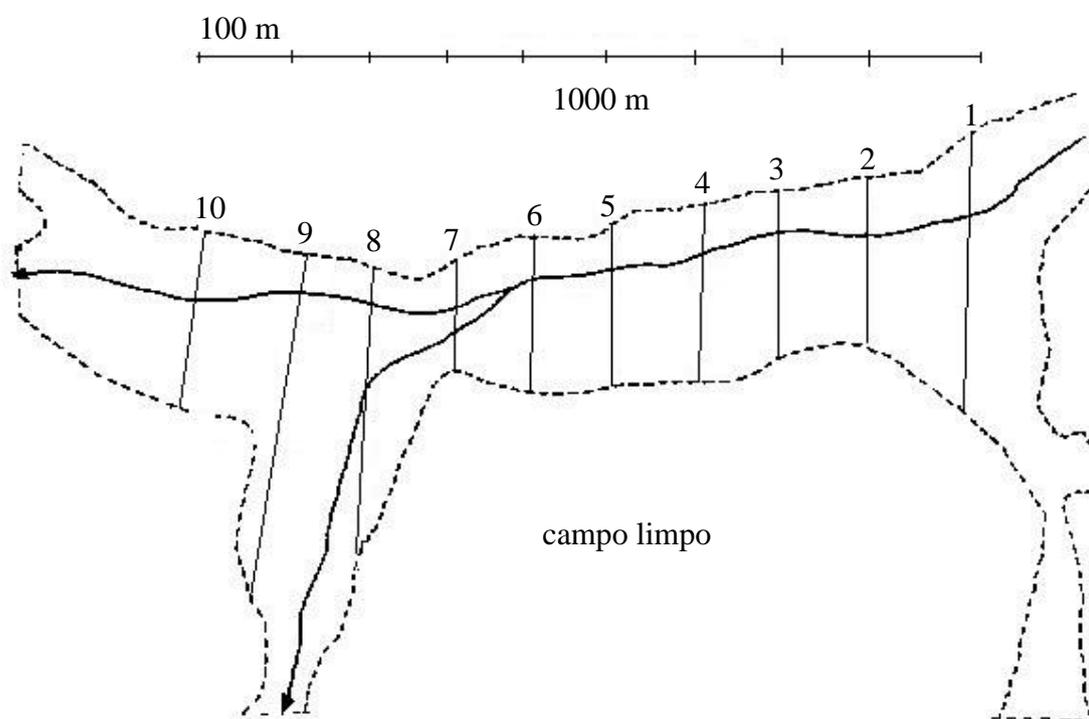


Figura 4.1 – Croqui com a distribuição dos transectos amostrados na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Adaptado de Felfili (1993).

Foram amostrados todos os indivíduos com circunferência à altura do peito (cap) maior ou igual a 31 cm – cerca de 10 cm de diâmetro à altura do peito (dap) – nos anos de 1985, 1988, 1991, 1994 e 1999, 2004 e 2009. As árvores foram numeradas e receberam placas de identificação de alumínio fixadas com prego. Para cada indivíduo, em todos os anos de medição, foram registradas a espécie e a CAP, com fitas métricas (graduadas em centímetros). A altura das árvores foi obtida com o auxílio de uma régua telescópica (graduada em

decímetros) e registrada nos anos de 1985, 1988, 1991 e 2004. Nos anos de 1994 e 1999, não foram registradas as alturas das árvores. Em 2009, foi registrada somente a altura das árvores ingressas. Neste ano também foi registrada a classificação das árvores em função da posição no dossel, como emergente (classe 1) ou não-emergente (classe 2).

De forma a facilitar a localização das árvores em inventários subsequentes, foi realizado o mapeamento das árvores, utilizando um sistema cartesiano de coordenadas. Para isso, foram esticadas, em plano horizontal, trenas (graduadas em centímetros) ao longo do transecto, representando o eixo y. Perpendicularmente à trena, foram esticadas (em plano horizontal) trenas (graduadas em centímetros), representando o eixo x. Este procedimento foi repetido em todos os anos de medição, com exceção do inventário realizado em 1999.

Embora não tenha sido objeto do presente estudo analisar categorias de regeneração, como parte da metodologia de coleta desse inventário contínuo, em todos os anos (inclusive em 2009) também foram medidas para cada parcela, três subparcelas de regeneração: de dimensões 2 x 2 m (onde foram incluídos todos os indivíduos com altura < 1 m); 5 x 5 m (incluídos os indivíduos com altura a partir de 1 m e dap < 5 cm); e 10 x 10 m (indivíduos com altura ≥ 1 m e com dap ≥ 5 cm e < 10 cm) – **FIGURA 4.2**. Em todas as subparcelas foram registradas a altura e espécie. Nas sub-parcelas de 5 x 5 m e 10 x 10 m também foram registrados os dap's. Em 2009, os indivíduos das subparcelas de 10 x 10 receberam uma placa de identificação e foram mapeados seguindo o mesmo sistema de coordenadas dos indivíduos adultos (i.e., com DAP ≥ 10 cm).

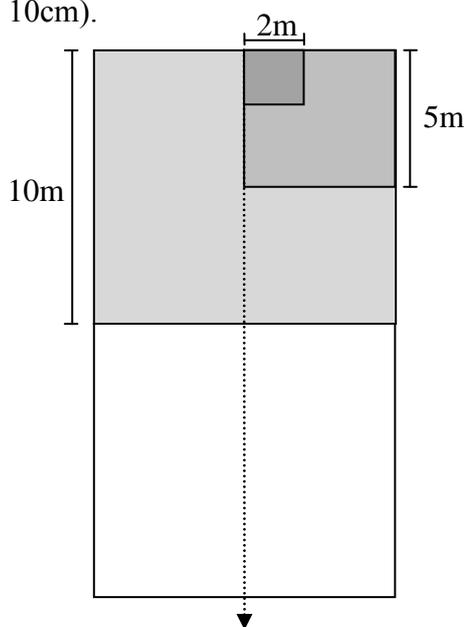


Figura 4.2 – Representação das parcelas de árvores adultas (20x 20 m), incluindo a subparcelas de regeneração de 2 x 2m, 5 x 5m e 10 x 10 m. A seta pontilhada representa a localização do transecto.

4.2.2. Análise de Dados

A densidade e a área basal da amostra foram comparadas, entre diferentes anos de medição, por meio do teste não paramétrico para duas amostras pareadas relacionadas, teste de Wilcoxon (*Wilcoxon signed-rank*), conforme descrito por Zar (1999). Este teste é baseado no ordenamento (*ranking*) da diferença absoluta entre pares de dados. Os valores de cada um dos dez transectos da amostra foram tomados como base para este teste. As análises foram realizadas no software *Bioestat* versão 5.0 (Ayres *et al.* 2007).

As diferenças na estrutura diamétrica foram analisadas por meio do teste não paramétrico Kolmogorov-Smirnov ($p > 0,05$) para duas amostras (Zar 1999), considerando classes diamétricas com intervalo de 5 cm. Esse método aponta a existência, ou não, de diferença significativa na distribuição entre duas amostras, baseado na diferença máxima absoluta entre suas funções de distribuição cumulativa.

$$d = \left| \left(\frac{f_1}{n_1} \right) - \left(\frac{f_2}{n_2} \right) \right| \quad (4.1)$$

Onde : f_1 = frequência acumulada da amostra 1;
 f_2 = frequência acumulada da amostra 2;
 n_1 = número de observações da amostra 1;
 n_2 = número de observações da amostra 2;
 d = diferença absoluta da frequência acumulada relativa para cada classe da distribuição.

O valor de d máximo calculado (D) é comparado ao valor crítico estimado (D_α), obtido pela seguinte expressão aplicada a amostras grandes (Sokal e Rohlf 1995):

$$D\alpha = K\alpha \sqrt{\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2}} \quad (4.2)$$

$$K\alpha = \sqrt{0,5 \times [-\ln(\alpha/2)]} \quad (4.3)$$

onde: D_α = valor crítico estimado a uma probabilidade α ;

α = nível percentual de probabilidade P.

As taxas de mortalidade, recrutamento, acréscimo e decréscimo em área basal foram baseadas no modelo logarítmico de taxa de mortalidade, proposto por Lieberman *et al.* (1985), denominado por Sheil *et al.* (1995) como taxa de mortalidade instantânea (λ).

Lieberman *et al.* 1985 utilizaram a proporção de indivíduos sobreviventes para gerar curvas de sobrevivência, utilizando um modelo de declínio logarítmico na forma de:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = -\lambda N \quad (4.4)$$

Esta equação, em sua forma integral, é representada da seguinte maneira (Sheil *et al.* 1995)

$$N_1 = N_0 e^{-\lambda t} \quad (4.5)$$

Onde: N_0 = número de indivíduos da medição no tempo t_0 ;
 N_1 = número de sobreviventes na medição no tempo t_1 .

A equação acima, por sua vez, pode ser representada por:

$$\lambda \text{ (ano}^{-1}\text{)} = \frac{[\ln(N_0) - \ln(N_0 - N_m)]}{t} \quad (4.6)$$

ou

$$m \text{ (% ano}^{-1}\text{)} = 100 \cdot \frac{[\ln(N_0) - \ln(N_0 - N_m)]}{t} \quad (4.7)$$

Onde m = taxa de mortalidade instantânea;
 N_0 = número de indivíduos no tempo t_0 ;
 N_m = número de indivíduos que morreram no período
 t = período decorrido em anos.

No presente estudo, a taxa de decréscimo em área basal inclui, além da perda em área basal por mortalidade, a perda em razão do decremento diamétrico, causado, por exemplo, pela perda de casca, quebra ou perda parcial do tronco, conforme descrito a seguir.

$$D_{AB} \text{ (% ano}^{-1}\text{)} = 100 \cdot \frac{[\ln(AB_0) - \ln(AB_0 - AB_m - AB_d)]}{t} \quad (4.8)$$

onde: D_{AB} = taxa de decréscimo em área basal;
 AB_0 = área basal no tempo t_0 (m^2);
 AB_m = perda em área basal em razão da mortalidade (m^2);
 AB_d = perda em área basal em razão do decremento diamétrico em árvores sobreviventes (m^2).

No caso da taxa de recrutamento, se o número de ingressos for maior que zero, o elemento λ assumirá um valor negativo na EQUAÇÃO 4.2. Assim, a taxa de recrutamento (r) terá um valor negativo.

$$r(\text{ano}^{-1}) = \frac{[\ln(N_0) - \ln(N_0 + N_r)]}{t} \quad (4.9)$$

$$r(\% \text{ano}^{-1}) = 100 \cdot \frac{[\ln(N_0) - \ln(N_0 + N_r)]}{t} \quad (4.10)$$

Onde: r = taxa de recrutamento instantâneo ($r < 0$ se $N > 0$);

N_0 = número de indivíduos no tempo t_0 ;

N_m = número de indivíduos que morreram no período;

N_r = número de indivíduos ingressaram no período;

t = período decorrido em anos.

Pela mesma razão, a taxa acréscimo em área basal terá um valor negativo, quando houver qualquer ganho bruto em área basal.

$$A_{AB}(\% \text{ano}^{-1}) = 100 \cdot \frac{[\ln(AB_0) - \ln(AB_0 + AB_r - AB_c)]}{t} \quad (4.11)$$

onde: A_{AB} = taxa de acréscimo em área basal;

AB_0 = área basal no tempo t_0 (m^2);

AB_r = ganho em área basal em razão das árvores ingressas (m^2);

AB_d = ganho em área basal em razão do crescimento das árvores sobreviventes (m^2).

As taxas de mortalidade e recrutamento foram comparadas, entre diferentes períodos, também por meio do teste de Wilcoxon para amostras relacionadas ($P > 0,05$) conforme (Zar 1999), por meio do software *Bioestat 5.0* (Ayres *et al.* 2007).

A partir das taxas acima foram estimadas, de acordo com Korning e Balsev (1994), a meia-vida ($t_{1/2}$), que representa o tempo necessário para que o número de sobreviventes seja reduzido à metade da população inicial; e o tempo de duplicação (t_2), que representa o tempo necessário para que a amostra atinja o dobro de seu tamanho inicial, considerando-se o recrutamento isoladamente (i.e., excluindo-se o efeito da mortalidade).

$$t_{1/2}(\text{anos}) = \frac{\ln(0,5)}{\ln [1 + (-1 \cdot m)]} \quad (4.12)$$

$$t_2(\text{anos}) = \frac{\ln(2)}{\ln [1 + (-1 \cdot r)]} \quad (4.13)$$

onde: $t_{1/2}$ = meia vida (anos);

t_2 = tempo de duplicação (anos);

m = taxa de mortalidade (ano^{-1});

r = taxa recrutamento (ano^{-1}).

Vale ressaltar que Korning e Balslev (1994) utilizaram um modelo diferente para calcular taxas de mortalidade e recrutamento, descrito a seguir, no qual, ao contrário do modelo utilizado no presente estudo, a taxa de mortalidade assume valores negativos para $N_m > 0$ e a taxa de recrutamento valores positivos $N_r > 0$, como descrito a seguir.

$$r_{KB}(\text{ano}^{-1}) = \left[\left(\frac{C_t}{C_0} \right)^{1/t} \right] \quad (4.14)$$

Onde: r_{kb} = taxa de mudança de Korning e Balslev (1994), denominada taxa de mortalidade média anual, quando $r > 0$, e de recrutamento médio anual, quando $r < 0$.

C_t = número de sobreviventes (i.e., $N_0 - N_m$), para a mortalidade, e $N_0 + N_r$, para recrutamento.

C_0 = número de indivíduos no tempo t_0 (N_0);

t = período decorrido em anos.

Por essa razão, os valores de m e r , nas EQUAÇÕES 4.12 e 4.13, respectivamente, foram multiplicados por -1.

A meia-vida e o tempo de duplicação são combinados para se calcular a estabilidade e a rotatividade (*turn over*) ou tempo de substituição (Korning e Balslev 1994). Segundo estes autores, a estabilidade é medida como a “diferença numérica” (a diferença absoluta) entre a meia-vida e o tempo de duplicação. Enquanto a rotatividade consiste na média entre a meia-vida e o tempo de duplicação.

Além das taxas de recrutamento/acrécimo em AB e mortalidade/decrécimo em AB, foi determinada a taxa de mudança líquida (l), utilizando-se a mesma relação matemática destas taxas, mas incluindo o efeito combinado do recrutamento/acrécimo em AB e mortalidade/decrécimo em AB.

$$l_N (\% \text{ano}^{-1}) = 100 * \frac{[\ln(N_0) - \ln(N_0 - N_m + N_r)]}{t} \quad (4.13)$$

$$l_{AB} (\% \text{ano}^{-1}) = 100 * \frac{[\ln(AB_0) - \ln(AB_0 - AB_m + AB_r)]}{t} \quad (4.14)$$

Onde: l_N = taxa de mudança líquida em número de indivíduos;

l_{AB} = taxa mudança líquida em área basal;

N_0 = número de indivíduos no tempo t_0 ;

N_m = número de indivíduos que morreram no período;

N_r = número de indivíduos ingressaram no período;

t = período decorrido em anos.

O crescimento também foi analisado em termos do incremento periódico anual, conforme a seguir.

$$IPA (cm \text{ ano}^{-1}) = \frac{DAP_{t_1} - DAP_{t_0}}{t} \quad (4.15)$$

4.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.3.1. Mudanças na Densidade, Área basal e Distribuição Diamétrica

Em 1985, a mata de galeria do Ribeirão do Gama apresentou densidade de 649,67 ind. ha⁻¹ e área basal de 30,59 m² ha⁻¹. Após 24 anos, foi registrada pequena redução na densidade e área basal, na ordem de 4,89% e 6,52 %, respectivamente, que passaram para 617,9 ind. ha⁻¹ e 28,6 m² ha⁻¹. Ao longo desse período, foram observadas pequenas flutuações na densidade e área basal (**FIGURA 4.3**), a maioria delas sem diferença significativa ($p > 0,05$) – **TABELAS 4.1 e 4.2**, respectivamente.

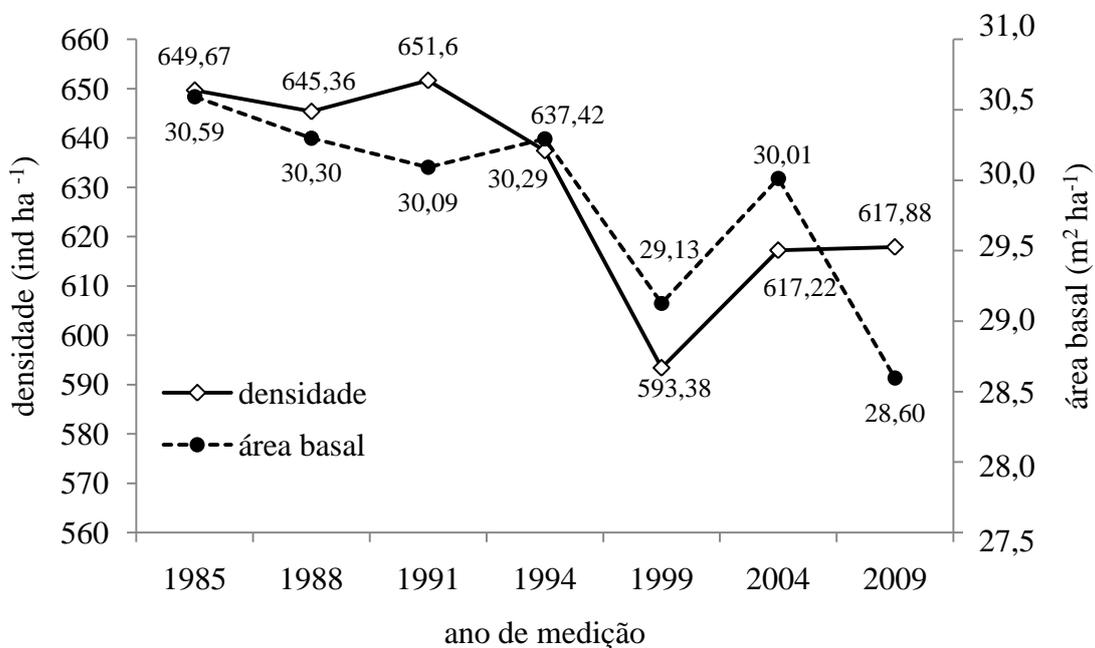


Figura 4.3 – Densidades e áreas basais registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009.

De 1985 a 1988, houve ligeira redução na densidade, compensada após três anos (1988-1991). No período subsequente (1991-1994), a densidade teve outra pequena redução. Entre 1994 e 1999, houve maior redução na densidade, que atingiu o valor mínimo observado durante todo o período estudado (593,38 ind. ha⁻¹). Esta densidade foi significativamente diferente da densidade de 1985 ($p > 0,01$) e das três medições subsequentes, 1988, 1991 e 1994 ($p > 0,05$) – **TABELA 4.1**. Após 1999, a densidade passou a aumentar, de forma que, ao final do período de estudo (2009), foi apenas pouco menor, mas sem diferença significativa ($p > 0,05$), do que a densidade inicial, observada em 1985.

Tabela 4.1 – Valores de p , do teste pareado de Wilcoxon, para a comparação da densidade entre diferentes anos. Os valores em negrito correspondem a diferenças significativas, a uma probabilidade $p > 0,01$ (**) e $p > 0,05$ (*).

	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
1985		0.594	0.9528	0.2622	**0.0093	0.2361	0.4446
1988			0.3139	0.499	* 0.0367	*0.0367	0.6465
1991				0.0745	* 0.0284	0.2076	0.5076
1994					* 0.0367	0.5076	0.7213
1999						0.0593	0.0593
2004							0.7213

4.2 – Valores de p , do teste Wilcoxon, para a comparação da área basal entre diferentes anos. O valor em negrito corresponde à diferença significativa ($p > 0,05$).

	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
1985		0.5751	0.5076	0.7989	0.0745	0.5076	0.1141
1988			0.2026	0.2026	0.0745	0.6465	0.0926
1991				0.2411	0.1394	0.9594	0.2845
1994					0.0166	0.5076	0.0745
1999						0.2411	0.5076
2004							0.0926

Após 24 anos, a área basal também teve uma ligeira redução, não significativa ($p > 0,05$) – (TABELA 4.2), tendo passado de $30,59 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (em 1985) para $28,6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (em 2009). A menor área basal também foi registrada em 1999, a qual foi significativamente diferente da área basal na medição anterior (1994), mas estatisticamente similar à observada nos demais anos de medição.

A estrutura diamétrica manteve o padrão j-reverso durante todo o período, o que indica que a floresta manteve estoque de regeneração suficiente para garantir a estabilidade de sua estrutura diamétrica. A FIGURA 4.4 descreve a evolução da estrutura diamétrica da amostra entre 1985 a 2009. As últimas classes diamétricas mantiveram-se relativamente estáveis, enquanto as maiores oscilações ocorreram nas primeiras classes.

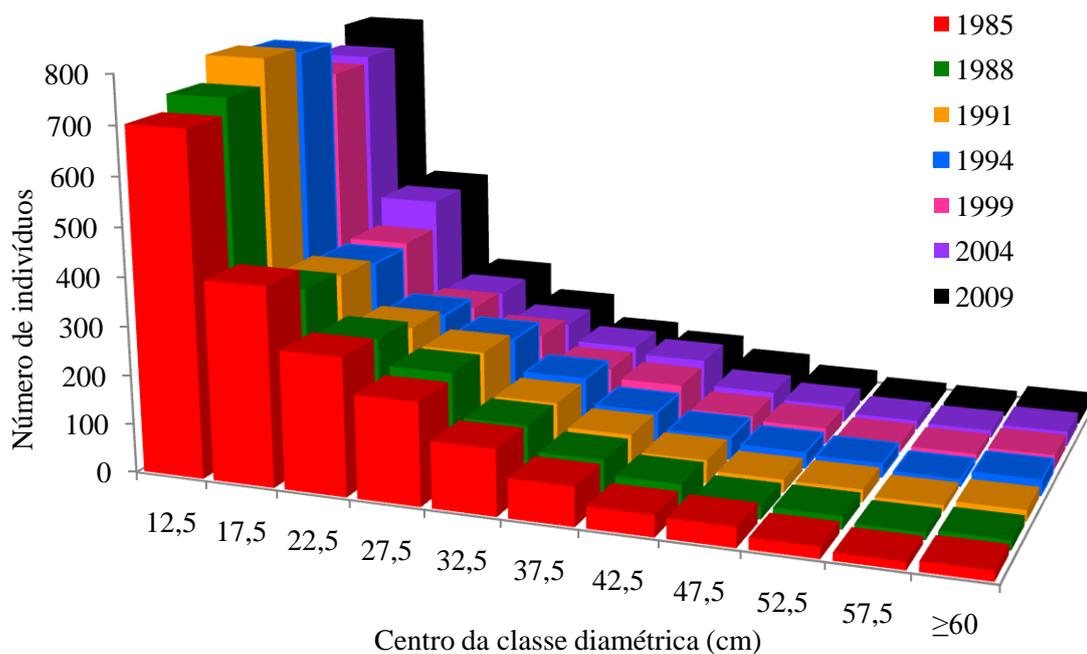


Figura 4.4 – Distribuição diamétrica da amostra em intervalos de classe de 5 cm, de 1985 a 2009.

Nos seis primeiros anos (1985-1991), houve aumento gradual na primeira classe diamétrica, resultado do recrutamento e da baixa mobilidade dos indivíduos para a classe seguinte, o que também levou à diminuição na segunda classe diamétrica. Mesmo assim, a estrutura manteve-se estatisticamente similar (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) ao longo desse período – **TABELA 4.3**.

O mesmo teste apontou diferença significativa entre as distribuições de 1985 e 1994, devido à diferença na primeira classe diamétrica.¹ Em 1999, a distribuição foi estatisticamente similar à de 1985 (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$), devido à diminuição na primeira classe diamétrica, causada pela elevada mortalidade ocorrida nesta classe, somada à transição de árvores para as classes seguintes, que não foram compensadas pelo recrutamento. Em 2004, houve pequeno aumento nas duas primeiras classes diamétricas. Na classe 1 esse aumento prosseguiu até 2009. O pequeno aumento foi o responsável pela diferença significativa (na segunda classe diamétrica) entre a distribuição de 2009 e as distribuições de 1985, 1988, 1991 e 1994 (Kolmogorov-Smirnov $p > 0,05$) – **TABELA 4.3**.

¹ Vale notar que a diferença absoluta entre o número de indivíduos na primeira classe é maior em 1991 (89 ind.) do que em 1994 (74 ind.), quando comparado ao número de indivíduos na mesma classe em 1985. Entretanto, o teste Kolmogorov-Smirnov não apontou diferença entre as distribuições de 1991 e 1985 e apontou diferença entre 1994 e 1985. Isso acontece devido a uma particularidade do método, que se baseia na diferença entre frequências cumulativas relativas (influenciadas pelo tamanho total da amostra naquele ano) e não na diferença absoluta.

Tabela 4.3 – Resultado do Kolmogorov-Smirnov ($p>0,05$) para a comparação das distribuições diamétricas observadas entre os anos de 1985 e 2009. Os valores em negrito indicam diferença significativa entre as distribuições ($P>0,05$). Onde D_{\max} = diferença máxima absoluta; $D_{95\%}$ = valor crítico a $P>0,05$.

	1988	1991	1994	1999	2004	2009
	$D_{\max} = 0.0193$					$D_{\max} = 0.0655$
1985	$D_{\max} = 0.0431$ $D_{95\%} = 0.0434$	$D_{\max} = 0.0431$ $D_{95\%} = 0.0433$	$D_{\max} = 0.0458$ $D_{95\%} = 0.0436$	$D_{\max} = 0.0378$ $D_{95\%} = 0.0444$	$D_{\max} = 0.0404$ $D_{95\%} = 0.0439$	$D_{95\%} = 0.0439$
1988		$D_{\max} = 0.0238$ $D_{95\%} = 0.0434$	$D_{\max} = 0.0265$ $D_{95\%} = 0.0436$	$D_{\max} = 0.0270$ $D_{95\%} = 0.0444$	$D_{\max} = 0.0428$ $D_{95\%} = 0.0440$ $D_{\max} = 0.0264$	$D_{\max} = 0.0679$ $D_{95\%} = 0.0440$
1991			$D_{\max} = 0.0087$ $D_{95\%} = 0.0435$	$D_{\max} = 0.0188$ $D_{95\%} = 0.0443$	$D_{95\%} = 0.0439$ $D_{\max} = 0.0254$	$D_{\max} = 0.0515$ $D_{95\%} = 0.0439$
1994				$D_{\max} = 0.0143$ $D_{95\%} = 0.0446$	$D_{95\%} = 0.0441$	$D_{\max} = 0.0505$ $D_{95\%} = 0.0441$
1999					$D_{\max} = 0.0158$ $D_{95\%} = 0.0449$	$D_{\max} = 0.0409$ $D_{95\%} = 0.0449$
2004						$D_{\max} = 0.0251$ $D_{95\%} = 0.0445$

4.3.2. Mortalidade, Recrutamento, Acréscimo e Decréscimo em Área basal

A taxa de mortalidade média da amostra para o período de 1985 a 2009 (24 anos) foi de 2,9 % ano⁻¹, a qual foi parcialmente compensada pela taxa de recrutamento 1,51 % ano⁻¹ (TABELA 4.4). Embora tenha havido leve desbalanço em favor da mortalidade, este não foi suficiente para reduzir, de forma significativa, a densidade e área basal da mata de galeria (conforme visto acima nas TABELAS 4.1 e 4.2). Estes valores são compatíveis com outros encontrados para matas de galeria, para períodos acima de dez anos. Lopes e Schiavini (2007) ao analisar amostra de 0,3 ha de mata de galeria em Poços de Caldas – MG, por 16 anos, registraram taxas de mortalidade e recrutamento na ordem de 2,85% ano⁻¹ e 1,88 % ano⁻¹, respectivamente. Braga e Rezende (2007) registraram desbalanço maior ainda, entre a mortalidade (5,55% ano⁻¹) e o recrutamento (1,42% ano⁻¹) na mata de galeria do Catetinho (Brasília – DF) para um período de 11 anos.

Dentre as taxas de mortalidade observadas nos intervalos de três a cinco anos, foram registrados valores pouco mais altos que em outras matas de galeria, quando comparados a outros estudos com intervalos similares. Na mata do Gama foram observados valores de mortalidade de 3,55 % ano⁻¹, 3,042 % ano⁻¹ e 3,36 % ano⁻¹ para os intervalos de três anos. Pinto (2002) registrou mortalidade de 2,68 % ano⁻¹ versus recrutamento de 3,25 % ano⁻¹, para

intervalo semelhante, em floresta de vale, situada logo à vazante da cachoeira Véu de Noiva (córrego Coxipozinho), no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, MT,

As taxas de mortalidade registradas nos dois primeiros intervalos de cinco anos, 1994-1999 e 1999-2004, foram as mais extremas do estudo (4,1 % ano⁻¹ e 1,62 % ano⁻¹, respectivamente). Já a taxa sobre o período seguinte (2004-2009), de 2,45 % ano⁻¹, foi compatível com valores encontrados na literatura. Em floresta de galeria em Itutinga, MG, Van den Berg (2001) registrou, para o intervalo de 5 anos, mortalidade de 2,13 % ano⁻¹ *versus* recrutamento de 2,41 % ano⁻¹. Werneck e Franceschinelli (2004) registraram, para o período de 4 anos, taxa de mortalidade de 2,3 *versus* 1,6% ano⁻¹ de recrutamento.

As matas de galeria tendem a ser tão dinâmicas, ou ainda mais dinâmicas que as extensas florestas tropicais úmidas de terra firme na Amazônia, cujas taxas de mortalidade e recrutamento tendem a se concentrar em torno de 1 a 2% (Phillips *et al.* 2004). No Cerrado, as florestas semidecíduas também apresentam taxas indicativas de elevada dinâmica. Carvalho e Felfili (2011) registraram taxas de mortalidade de 2,77 % ano⁻¹ e 4,43 % ano⁻¹, para o período de seis anos, na floresta semidecídua no Vale do Paranaíba, DF. Os autores argumentam que o condicionamento ao déficit hídrico sazonal nesse tipo de floresta, leva à intensificação desses processos dinâmicos.

Mortalidade por classe diamétrica

Considerando o período total do estudo, observa-se a diminuição nas taxas de mortalidade lineares, da primeira à quinta classe diamétrica, onde se concentravam 88,48 % dos indivíduos em 1985 (**FIGURA 4.5**). A elevada mortalidade nas primeiras classes pode indicar a menor capacidade dos indivíduos jovens em lidar com os efeitos da competição, ou possivelmente, a maior suscetibilidade desses indivíduos ao ataque de predadores e parasitas. Em vegetação de cerrado *sensu stricto* também já foi documentada maior mortalidade nas primeiras classes diamétricas (Henriques e Hay 2002, Roitman *et al.* 2008), associada à competição por água e nutrientes no solo.

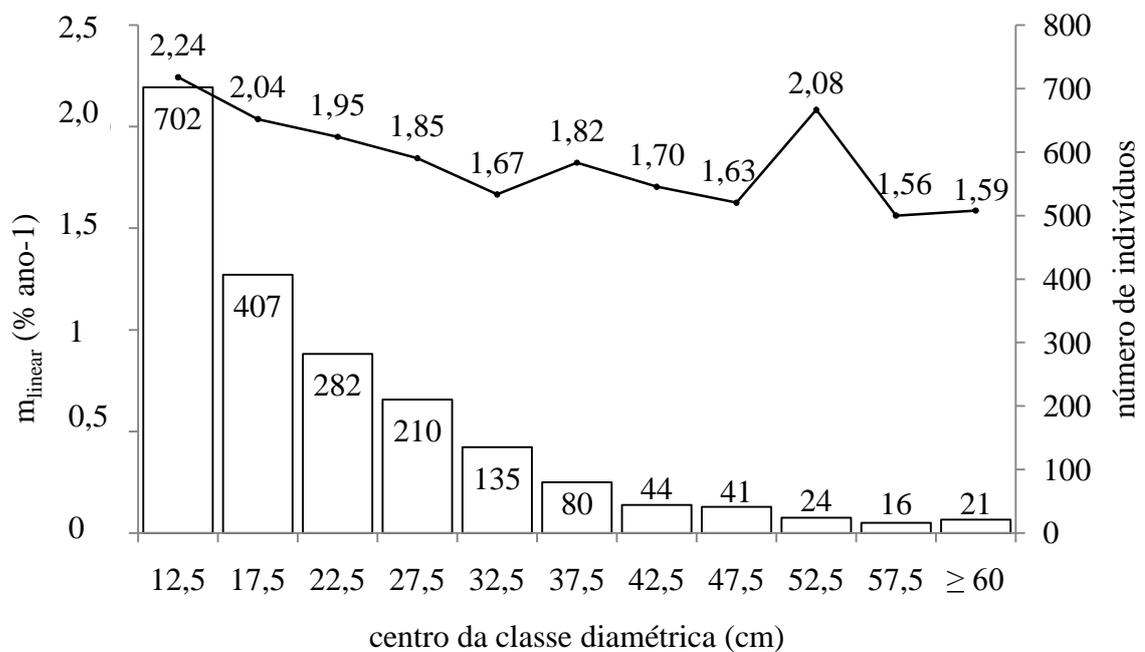


Figura 4.5 – Número de indivíduos em 1985 e taxa de mortalidade linear por classe diamétrica na mata de galeria do Ribeirão do Gama, observada sobre o intervalo de 1985 a 2009.

Flutuações nas taxas

Ao longo do período estudado, as taxas de mortalidade e recrutamento sofreram flutuações, como é típico de florestas tropicais (Condit *et al.* 1995, Phillips *et al.* 2004, Lewis *et al.* 2004, Laurance *et al.* 2009), bem como as taxas de decréscimo e acréscimo em área basal, esta última com menor variação (**FIGURA 4.6**). Além de possuir amplitude de variação menor que as demais taxas, a taxa de acréscimo em área basal foi a única na qual o aumento na taxa sempre foi seguido pela sua diminuição e vice-versa. Todas as outras taxas apresentaram pelo menos uma redução ou aumento consecutivo.

Tabela 4.4 – Parâmetros de dinâmica da amostra (3,02 ha) da mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, de 1985 a 2009.

ano	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	2009
período		1985-1988	1988-1991	1991-1994	1994-1999	1999-2004	2004-2009	1985-2009
número de indivíduos	1962	1949	1968	1925	1792	1864	1866	1866
recrutamento (ind.)		185	189	151	224	211	217	855
mortandade (ind.)		198	170	194	357	139	215	951
taxa de mortalidade (% ano ⁻¹)		3.546	3.042	3.459	4.103	1.615	2.451	2.763
taxa de recrutamento (% ano ⁻¹)		-3.004	-3.085	-2.464	-2.202	-2.226	-2.202	-1.507
t _{1/2} (anos)		19.20	22.44	19.69	16.55	42.58	27.93	24.74
t ₂ (anos)		23.42	22.81	28.47	31.83	31.48	31.82	46.34
estabilidade (anos)		4.22	0.38	8.79	15.28	11.10	3.89	21.60
rotatividade (anos)		21.31	22.62	24.08	24.19	37.03	29.87	35.54
taxa de mudança líquida (% ano ⁻¹)		↓ 0.22	↑ -0.32	↓ 0.74	↓ 1.43	↑ -0.79	↑ -0.02	↑ 0.43
área basal total (m²)	92.39	91.50	90.88	91.49	87.96	90.64	86.36	86.36
decréscimo em AB (m ²) por mortalidade		8.0858	6.5023	6.2399	12.5209	7.0710	10.6334	41.0059
decréscimo em AB (m ²) por decremento		0	0	0.0063	0.0129	0.0705	0.9368	0.0265
decréscimo total em AB (m ²)		8.0858	6.5023	6.2462	12.5338	7.1415	11.5702	41.0323
acréscimo em AB (m ²) por crescimento		5.4423	4.0353	5.3599	6.4895	7.6664	5.1511	21.7522
acréscimo em AB (m ²) por recrutamento		1.7584	1.8407	1.4970	2.5174	2.1512	2.1436	13.2532
acréscimo total em AB (m ²)		7.2007	5.8760	6.8569	9.0069	9.8176	7.2948	35.0054
taxa de decréscimo em AB (m ² ano ⁻¹)		0.03053	0.02457	0.02374	0.02947	0.01694	0.02731	0.02447
taxa de decréscimo em AB (% ano ⁻¹)		3.05	2.46	2.37	2.95	1.69	2.73	2.45
taxa de acréscimo em AB (% ano ⁻¹)		-0.02502	-0.02075	-0.02425	-0.01878	-0.02116	-0.01548	-0.01339
taxa de acréscimo em AB (% ano ⁻¹)		-2.50	-2.07	-2.42	-1.88	-2.12	-1.55	-1.34
t _{1/2} (anos)		22.36	27.86	28.85	23.17	40.58	25.03	27.98
t ₂ (anos)		28.05	33.76	28.93	37.25	33.10	45.12	52.12
estabilidade (yr)		5.70	5.89	0.08	14.08	7.48	20.09	24.14
rotatividade (anos)		25.20	30.81	28.89	30.21	36.84	35.07	40.05
taxa de mudança líquida (% ano ⁻¹)		↓ 0.32	↓ 0.23	↑ -0.22	↓ 0.79	↑ -0.60	↓ 0.97	↓ 0.28

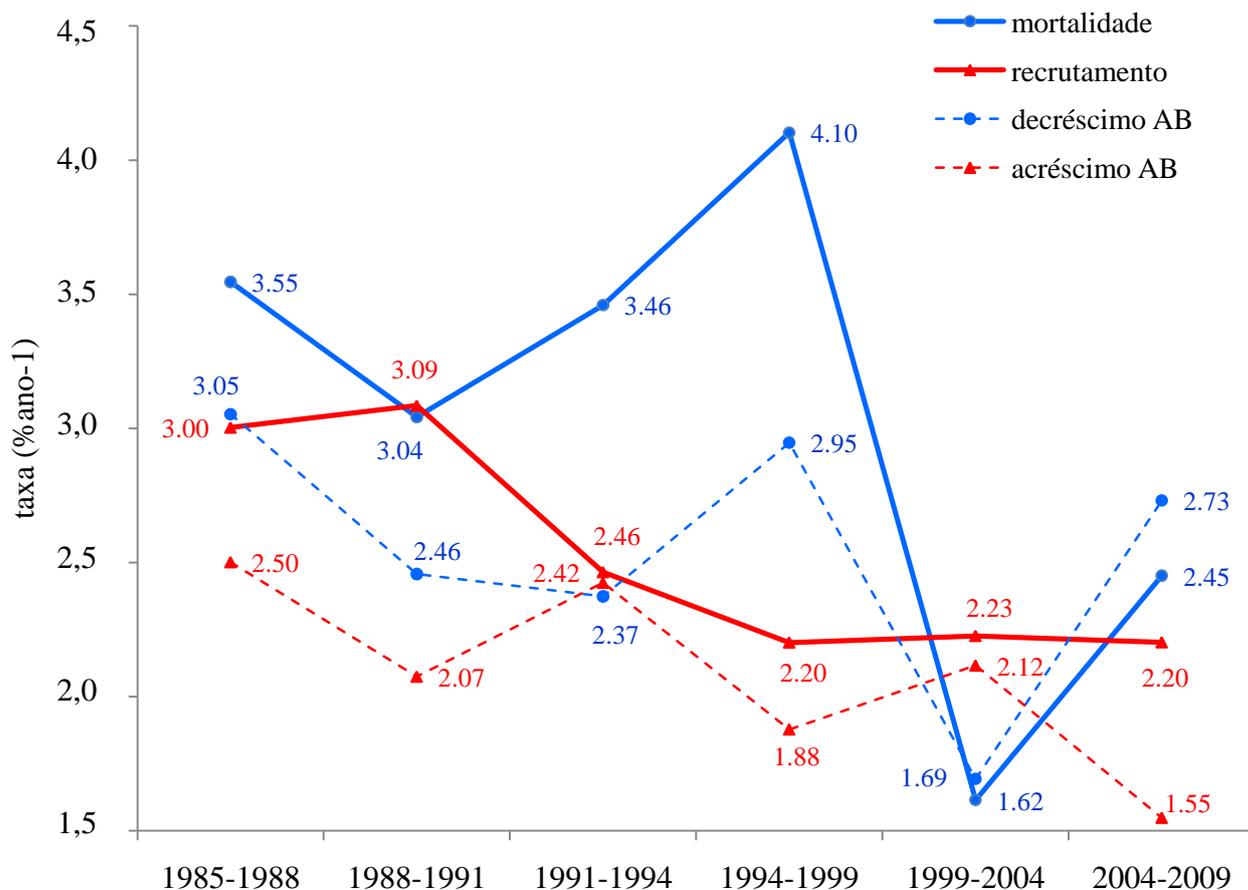


Figura 4.6 – Flutuações nas taxas mortalidade, recrutamento, acréscimo e decréscimo em área basal, registradas para intervalos de medição entre 1985 e 2009, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília – DF.

A taxa de mortalidade variou de 1,62 a 4,1 % ano⁻¹, enquanto a de recrutamento variou menos, de 2,2 a 3,1 % ano⁻¹. No primeiro intervalo (1985-1988), a taxa de mortalidade foi de 3,55 % ha⁻¹ e o recrutamento de 3 % ano⁻¹. No intervalo seguinte (1988-1991), a taxa de mortalidade diminuiu para 3,04 % ha⁻¹ e a taxa de recrutamento aumentou para 3,09 % ha⁻¹, invertendo-se o desbalanço em favor do recrutamento. Isso contribuiu para que em 1991 fosse atingida a maior densidade observada durante todo o período de estudo. Por outro lado, o crescimento das árvores já existentes foi lento, tendo sido registrado o menor acréscimo em área basal (4.035 m²) dentre todos os intervalos de medição de três anos; e o terceiro menor acréscimo anual (1,345 m²ano⁻¹) entre todos os intervalos de medição. Assim, embora a taxa de recrutamento tenha aumentado, a taxa de acréscimo em área basal diminuiu. Este fato explica o aumento na densidade e diminuição na área basal em 1991, em relação à medição anterior. De fato, na **FIGURA 4.6**, observa-se que ao longo do estudo, nem sempre o aumento na taxa de recrutamento foi acompanhado pelo aumento na taxa de acréscimo em

área basal. Da mesma forma, nem todo o aumento na taxa de mortalidade foi acompanhado pelo aumento na taxa de decréscimo em área basal.

De 1991 a 1994, a taxa de mortalidade aumentou 13,7 % e quase atingiu aquela observada no primeiro intervalo (1985-1988). Entretanto, a taxa de recrutamento teve diminuição mais intensa (20,39 %) em relação à taxa anterior. Durante o período de 1991 a 1994, observa-se ainda que embora a taxa de mortalidade tenha aumentado, a taxa de decréscimo em área basal diminuiu em relação ao período anterior. Isso se deve ao fato de que a mortalidade de indivíduos de grande porte foi menor no intervalo de 1991-1994 que no período de 1988 a 1991.²

O período entre 1994 e 1999 foi o que mais se destacou em relação aos demais, em função da taxa de mortalidade (4,01 % ano⁻¹), que foi a maior encontrada nesse estudo. A mortalidade ocorreu em todas as classes diamétricas, porém, também foi mais intensa nas classes de dap < 20cm.³ A taxa de recrutamento continuou a diminuir, atingindo o valor mínimo observado ao longo de todo o período estudado (2,20 % ano⁻¹). Essa combinação (de alta mortalidade e baixo recrutamento) também levou à menor densidade observada no estudo (593,4 ind. ha⁻¹), e segunda menor área basal (29,13 m² ha⁻¹). Durante esse período, não foram registrados extremos climáticos (CAPÍTULO 3, item 3.2) que pudessem justificar a mortalidade excessiva. Embora a taxa de mortalidade de 1994-1999 tenha sido a mais alta do estudo, de fato, ela não foi significativamente diferente das taxas de mortalidade de 1985-1988 e de 1988-1991 (**TABELA 4.5**). Assim, a baixa densidade observada em 1999 ocorreu, em grande parte, porque houve dois períodos sucessivos (1991-1994 e 1994-1999) com desbalanço em favor da mortalidade.

Tabela 4.5 – Valores de *p* no teste de Wilcoxon, para comparação entre taxas de mortalidade registradas na amostra entre 1985 e 2009. Os valores em negrito representam diferença significativa a *p*>0,05 (*) e a *p*>0,01 (**).

	1988-1991	1991-1994	1994-1999	1999-2004	2004-2009	1985-2009
1985-1988	0.0858	0.5076	0.3329	*0.0166	*0.0367	0.0745
1988-1991		0.5751	0.0926	0.0593	0.2845	0.9594
1991-1994			*0.0367	*0.0284	*0.0367	0.0593
1994-1999				**0.0051	**0.0051	**0.0051
1999-2004					0.0593	*0.0125
2004-2009						0.0593

² A mortalidade por classe diamétrica para os períodos 1988-1991 e 1991-1994 é apresentada nas Tabelas 5.2 e 5.3 do capítulo seguinte, onde são abordadas mudanças por classe diamétrica.

³ Tabela 5.4.

No período seguinte (1999-2004), em compensação, houve redução significativa na taxa de mortalidade (na ordem de 60,6 %), que atingiu o mínimo observado ao longo de todo o período (1,61 % ano⁻¹). E a taxa de recrutamento, após 9 anos em queda, finalmente teve modesto aumento (1,1 %) atingindo o patamar de 2,23 % ano⁻¹. A taxa de acréscimo em área basal teve aumento mais acentuado (na ordem de 12,17 %) do que a taxa de recrutamento, em função do crescimento das árvores sobreviventes, o que permitiu recuperação em área basal (para 30,01 m² ha⁻¹).

No último intervalo de medição (2004-2009), a taxa de recrutamento voltou a cair, atingindo novamente o patamar mínimo encontrado no estudo (2,02 % ano⁻¹). Essa taxa foi significativamente menor do que todas as outras registradas no estudo (**TABELA 4.6**). A taxa de acréscimo em área basal, que antes havia aumentado, também voltou a cair (redução de 26,84 %) e também atingiu o patamar mínimo encontrado (1,55 % ano⁻¹). Isso ocorreu não só pela baixa contribuição do recrutamento na composição da área basal, mas também pelo lento crescimento das árvores já existentes, que foi o menor encontrado entre os intervalos de medição (1,05 m² ano⁻¹).

Tabela 4.6 – Valores de *p* no teste de Wilcoxon, para comparação entre taxas de recrutamento, registradas na amostra entre 1985 e 2009. Os valores em negrito representam diferença significativa a *p*>0,05 (*) e a *p*>0,01 (**).

	1988-1991	1991-1994	1994-1999	1999-2004	2004-2009	1985-2009
1985-1988	0.6784	0.3329	0.3329	0.3329	0.1688	** 0.0069
1988-1991		0.0745	0.1394	0.1394	0.1141	** 0.0051
1991-1994			0.9594	0.6465	0.5751	** 0.0093
1994-1999				0.8785	0.8785	** 0.0093
1999-2004					0.5751	** 0.0051
2004-2009						* 0.0166

O fato de a taxa de acréscimo em área basal apresentar flutuações menos intensas e mais regulares que as demais taxas, merece ser destacado. Em agrupamentos biológicos de indivíduos sésseis, a mortalidade (dependente da densidade) é um processo associado ao mecanismo de auto-regulação da floresta devido à competição por recursos (água, luz nutrientes e até espaço). No entanto, por mais que a mortalidade venha a ter algum tipo de relação com a densidade, a mortalidade e, conseqüentemente, o decréscimo em área basal serão sempre afetados pela estocasticidade associada a esse evento. Além disso, outros fatores, como parasitismo e predação, contribuem para aumentar sua variabilidade. O recrutamento, por sua vez, também é afetado pela densidade. Contudo, mesmo que a regeneração seja uma resposta rápida do sistema, a uma diminuição na densidade (como, por exemplo, quando ocorre a abertura de uma clareira), o tempo necessário (*time-lag*) para os

novos indivíduos atingirem o diâmetro mínimo de inclusão do inventário é longo. Assim, medir essa resposta leva tempo. O acréscimo em área basal, por outro lado, indica a resposta da floresta, por meio de seu ritmo de crescimento, às mudanças no sistema em tempo real, sejam elas motivadas por distúrbios ambientais ou interações bióticas. O comportamento balanceado (com pulsos alternados e regulares) da taxa de acréscimo em área basal é um reflexo do eficiente mecanismo de auto-regulação da floresta, e de sua rápida capacidade de resposta às flutuações dentro do sistema.

Taxas de mortalidade e recrutamento *versus* a dimensão do intervalo

De uma forma geral, a taxa de mortalidade média para todo o período (24 anos) foi menor do que a maioria das taxas de mortalidade obtidas para os intervalos de medição menores no estudo (de 3 e 5 anos). Esse resultado empírico corrobora a hipótese de que a taxa de mortalidade tende a diminuir com o aumento no intervalo de medição. Esta hipótese é tomada como premissa para o desenvolvimento de modelos matemáticos de taxas de mortalidade, popularmente utilizados, como, por exemplo, a taxa logarítmica de Lieberman *et al.* 1985 e as taxas exponenciais de Korning e Balslev (1994) e de Sheil *et al.* (1995). Lewis *et al.* (2004) demonstraram empiricamente (em estudo baseado em 14 séries de longo prazo, com intervalos variados), que a taxa de mortalidade tende a diminuir com o aumento do período entre medições (tanto as lineares, como as logarítmicas e exponenciais). Curiosamente, o fundamento teórico dessa premissa é pouco discutido na literatura e, por vezes, omitido na proposição de modelos (Korning e Balslev 1994, Lieberman *et al.* 1985). No artigo de Lewis *et al.* (2004), os autores argumentam que a taxa tende a diminuir com o aumento do intervalo porque, segundo Sheil e May (1996), quando a população é formada por subpopulações com diferentes taxas de mortalidade, as subpopulações cujos indivíduos morrem mais rapidamente (como espécies pioneiras, por exemplo), acabam diminuindo em relação às subpopulações formadas por indivíduos que demoram mais para morrer (como espécies clímax). Esta suposição faz sentido ao se comparar a composição de grupos ecológicos de florestas em estágio inicial de sucessão, com florestas em estágio de sucessão mais avançado, i.e., sobre uma janela de observação temporal grande o suficiente para conter mudanças significativas na proporção destes grupos ecológicos. Entretanto, a mesma não faz sentido quando aplicada a outras situações, como no caso estudos iniciados sobre florestas que já estão em processo avançado de sucessão.

Considerando a escala de tempo e o estágio de sucessão avançado da floresta do presente estudo, acredita-se que a taxa de mortalidade para o período de 24 anos foi menor na

maioria dos demais intervalos, por outro motivo: o simples fato de que intervalos maiores (e suficientemente grandes) podem incorporar a variabilidade (flutuações) ocorrida em intervalos menores. De fato, a taxa de mortalidade média para todo o período, foi inferior às taxas dos quatro primeiro intervalos, sendo estatisticamente diferente da taxa do quarto intervalo ($p>0,01$); mas foi maior do que a dos dois últimos intervalos, sendo estatisticamente diferente do penúltimo ($p>0,05$) – **TABELA 4.5**.

A taxa de recrutamento para o período total, por sua vez, foi menor do que em todos os outros intervalos, com diferença significativa ($p>0,01$) das taxas dos cinco primeiro intervalos, e diferença significativa ($p>0,05$) da taxa do último intervalo (**TABELA 4.6**). A taxa de recrutamento tende a ser naturalmente inferior nesse caso, devido ao fato de que no seu cálculo para o período total não são computadas as árvores que ingressaram após 1985, mas não sobreviveram ao período total do estudo. Muitas destas árvores, por sua vez, podem ter sido computadas nas taxas calculadas sobre os intervalos de medição mais curtos, de 3 e 5 anos. Assim, o cálculo das taxas de recrutamento para esses períodos deve ser maior do que para o período total.

Meia-vida e tempo de duplicação

O tempo de meia-vida, calculado sobre o período total do estudo (1985-2009), foi 24 anos, enquanto o tempo duplicação foi de 46,34 anos. O balanço entre estas duas estimativas sinaliza a estabilidade do sistema. No caso da mata do Gama, a diferença de 22 anos entre o tempo de duplicação e a meia-vida, indica que nos últimos 24 anos, o ritmo do recrutamento não vem sendo suficiente para acompanhar o da mortalidade.

O fato de que as taxas calculadas sobre intervalos mais curtos são mais altas, influencia diretamente as estimativas dos tempos de meia-vida e duplicação, levando-as à subestimativa. A taxa de meia vida calculada sobre o primeiro intervalo (1985-1988) foi de 19,2 anos. Ou seja, foi estimado que 50% dos indivíduos presentes no primeiro levantamento morreriam após esse período. Essa estimativa foi pouco inferior ao valor observado. Em 2004, 19 anos após a primeira medição, foi registrada a morte de 820 indivíduos, dos 1962 que estavam presentes em 1985 (41,8%). Após 24 anos da primeira medição, esse número aumentou para 951 mortos, o que representa 47,9 % do número inicial de indivíduos.

Da mesma forma, o tempo de duplicação calculado sobre o primeiro intervalo foi subestimado. O tempo de duplicação calculado sobre 1985-1988 foi de 23,42 anos. Ou seja,

após esse período, estimou-se o número de ingressos que somado à população inicial (excluindo-se a mortalidade), chegaria ao dobro população inicial. Em 2009, 24 anos depois, foram registrados 855 ingressos (em relação a 1985), os quais somados ao número de indivíduos presentes em 1985 totalizaram 2817, o que representa 1,43 vezes a população inicial.

4.3.3. Incremento periódico anual

O incremento periódico anual (IPA) representa a taxa de crescimento individual de árvores na floresta. Esse valor é extremamente variável em florestas naturais, diante da diversidade de fatores que podem afetar o crescimento individual, tais como, heterogeneidade ambiental, genética, distúrbios bióticos e abióticos, competição, etc. O coeficiente de variação para os intervalos de medição de 3 e 5 anos variaram entre 115,18 % e 184,94 %, e foi de 87 % para o período de 24 anos (**TABELA 4.7**).

A mediana do incremento periódico anual para o período total ($IPA_{1985-2009}$) foi de 0,16 $cm\ ano^{-1}$. A mediana do IPA, entre os intervalos de medição, variou de 0,11 $cm\ ano^{-1}$ a 0,21 $cm\ ano^{-1}$, e apresentou flutuações, as quais foram acompanhadas pelas flutuações de acréscimo em área basal (**FIGURA 4.7**). A mediana do IPA de 1991 a 1994 foi semelhante à mediana para todo o período. Observa-se ainda, na **TABELA 4.7**, que muitos indivíduos não apresentaram qualquer crescimento para intervalos de três e cinco anos (moda = 0).

Tabela 4.7 – Medidas de tendência central e de dispersão para o incremento periódico anual (IPA), registrado para os intervalos de medição e para o período total do estudo (1985-2009).

Período	Ns (ind.)	$IPA_{MÉDIA}$ ($cm\ ano^{-1}$)	Desv. pad ($cm\ ano^{-1}$)	C. V. (%)	Var ($cm\ ano^{-1}$) ²	$IPA_{MEDIANA}$ ($cm\ ano^{-1}$)	IPA_{MODA} ($cm\ ano^{-1}$)
1985-1988	1764	0,258	0,297	115,182	0,088	0,212	0
1988-1991	1779	0,206	0,293	142,659	0,086	0,106	0
1991-1994	1774	0,263	0,357	135,66	0,127	0,159	0
1994-1999	1568	0,21	0,279	133,007	0,078	0,127	0
1999-2004	1653	0,235	0,278	118,013	0,077	0,191	0
2004-2009	1648	0,136	0,251	184,937	0,063	0,076	0
1985-2009	1011	0,198	0,172	87,313	0,03	0,157	0,1061

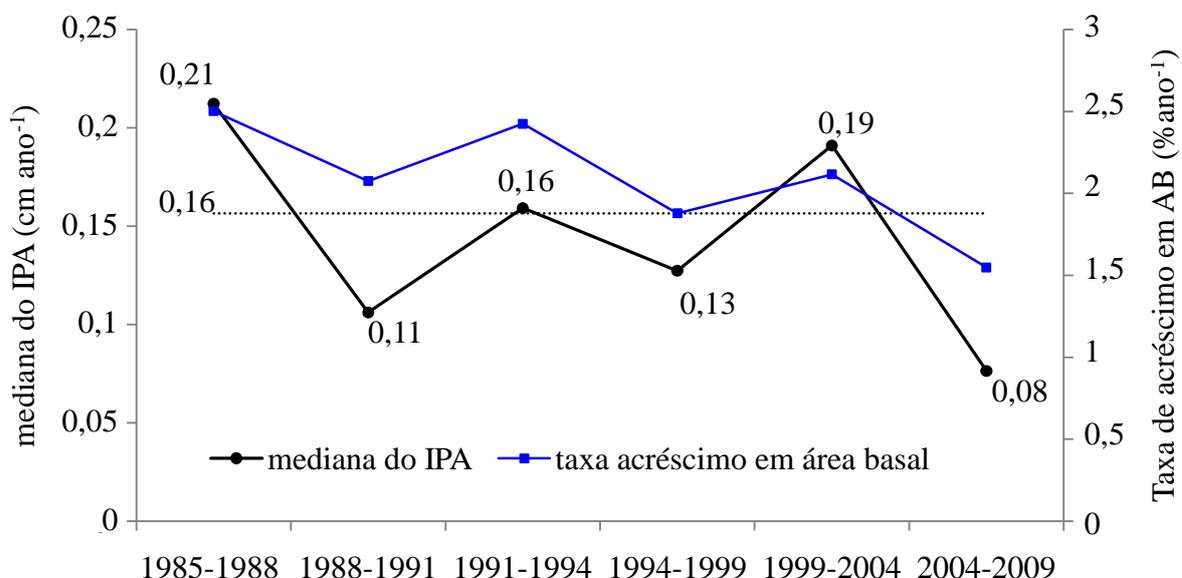


Figura 4.7 – Mediana do IPA e taxa de acréscimo em área basal (AB) para os diferentes intervalos de medição entre 1985 e 2004, registrados na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF. A linha pontilhada representa a mediana do IPA registrado considerando o intervalo total (1985-2009).

A mediana do IPA foi inferior à média em todos os intervalos. A média de IPA (0,198 cm ano⁻¹) é compatível com outros valores de média de IPA na literatura (TABELA 4.8)

Tabela 4.8 1 – Valores de média de incremento periódico anual (IPA), para diferentes formações florestais.

Vegetação - Local	Intervalo (anos)	IPAmédia (cm ano ⁻¹)	Fonte
Mata de galeria – DF	3	0,206 a 0,263	presente estudo
Mata de galeria-DF	5	0,136 a 0,235	presente estudo
Mata de galeria –DF	24	0,198	presente estudo
Mata de galeria –DF	11	0,2	Braga e Resende 2007
Floresta de vale - MT	3	0.21	Pinto 2002
Floresta semidecídua –GO	6	0.25	Carvalho 2009
Floresta de terra firme (pós-exploração) -PA	8	0.22	Carvalho <i>et al.</i> 2004
Floresta de terra firme (pós- exploração)-PA	13	0.3	Silva <i>et al</i> 1996
Floresta semi-decidua montana - MG	9	0.457	Pulz 1998
Floresta tropical (30cm < dap < 50 cm)- Panamá	10	0.9	Lang e Knight 1983
Floresta tropical - CostaRica	13	0.265	Lieberman <i>et al.</i> 1985

A grande variabilidade nas taxas de IPA reflete a variedade de fatores que interferem nas taxas de crescimento na floresta. Diante da dificuldade em se quantificar o efeito de cada um destes fatores, a modelagem do crescimento de florestas tropicais é tarefa árdua. A competição por recursos é, reconhecidamente, um dos principais componentes que afetam o crescimento. E o diâmetro, por sua vez, que reflete o porte da árvore, tem papel importante

nesse processo. Assim, o diâmetro (juntamente com a altura) é variável importante em modelos de crescimento.

Na mata de galeria estudada, a correlação direta entre o dap registrado em 1985 e o IPA referente ao período de 1985 a 2009 foi de 20,82%. A correlação entre a classe diamétrica de 1985 e o IPA para o mesmo período foi de 21,07%. Embora, estes valores não sejam elevados, de forma geral, a mediana e média da taxa de incremento diamétrico tendem a aumentar com a classe diamétrica (**FIGURA 4.8**). Esse padrão é comumente associado à competição em florestas, e também já foi descrito em vegetação de cerrado *sensu stricto* (Roitman *et al.* 2008). A autocorrelação entre o IPA de 1985-1988 com o IPA de 1995-2009 foi maior, na ordem de 55,65 %.

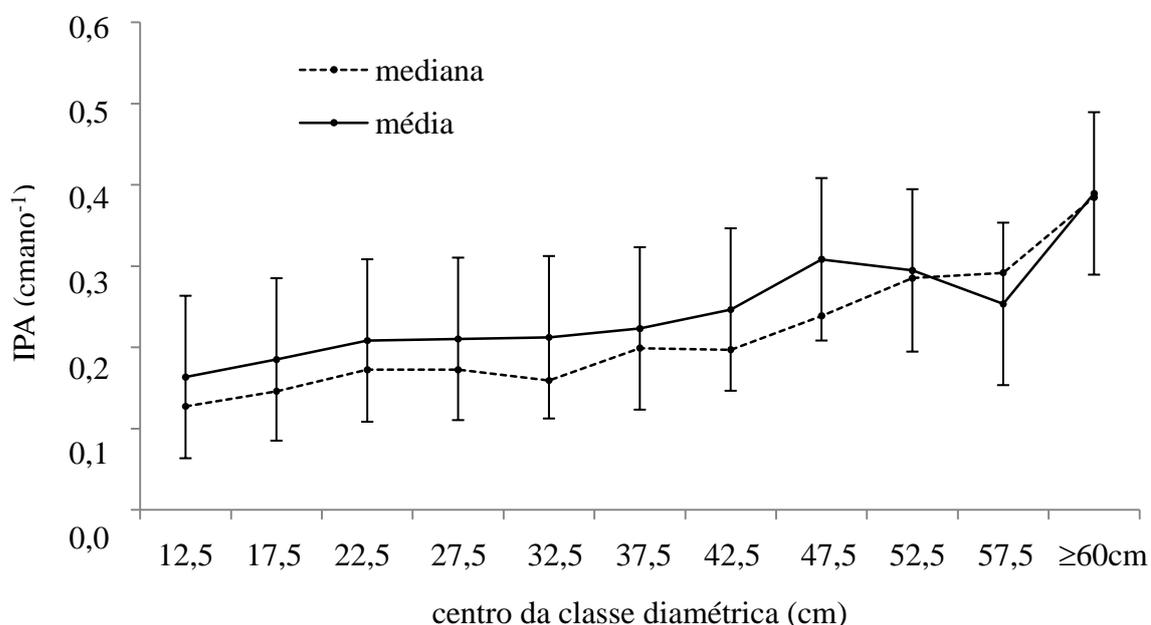


Figura 4.8 – Média e mediana do incremento periódico anual (IPA), entre 1985 a 2009, por classe diamétrica registrada em 1985. As barras de erro representam o desvio padrão.

4.3.4. Dinâmica das principais espécies e grupos ecológicos

Em 1985 foram registradas 106 espécies na mata de galeria do Ribeirão do Gama. Nos anos seguintes, houve pequeno aumento nessa riqueza. O número aumentou para 107 em 1988 e voltou a aumentar em 1994 (109 espécies), 2004 (112 espécies) e 2009 (112 espécies). As principais espécies mantiveram a ocupação relativamente estável ao longo do período total de estudo.

A determinação precisa de grupos ecológicos é tarefa difícil devido à plasticidade de muitas espécies, e ao fato de que algumas possuem comportamento diferente, em diferentes ambientes ou regiões. A variação contínua no ambiente é acompanhada por variações contínuas nas características das árvores presentes na floresta. Assim, espécies que pertencem a determinado grupo provavelmente possuem diferentes níveis de tolerância ou demanda por luz e muitas possuem padrões intermediários (Felfili 1993). Por esses motivos, são encontradas classificações distintas para a mesma espécie na literatura. Assim, a análise da dinâmica em relação a estes grupos deve ser tomada com cautela.

No presente estudo, as espécies registradas de 1985 a 1991 foram classificadas em três grupos ecológicos por Felfili (1993), em relação ao comportamento no estrato de regeneração ($DAP < 10\text{cm}$), em função da luminosidade: espécies tolerantes à sombra (T), espécies pioneiras (P) e espécies heliófitas não pioneiras (H). As espécies que ingressaram desde então, foram enquadradas nessa classificação a partir de consultas bibliográficas (Lorenzi 1992, 2002), e a especialistas com grande experiência prática em matas de galeria.

Proporção dos grupos ecológicos

Em 1985, a mata de galeria apresentava grande proporção de espécies tolerantes à sombra (48,57%), porção também significativa de heliófitas e porção pequena de pioneiras (9,52%). Tais proporções estavam refletidas no número de indivíduos e área basal (**TABELA 4.9**) e mantiveram-se relativamente estáveis ao longo de todo o período estudado. O número de indivíduos tolerantes foi superior ao das heliófitas em todos os anos, o que reforça a presença marcante desse grupo na mata de galeria do Ribeirão do Gama. As heliófitas não pioneiras, por outro lado, têm maior ocupação em área basal. Isso ocorre porque, de forma geral, as espécies tolerantes possuem taxa de crescimento menor que as heliófitas. O baixo número de indivíduos e menor área basal das espécies pioneiras indicam a existência de níveis de perturbação relativamente baixos na floresta.

Tabela 4.9 – Proporção relativa da ocupação dos grupos funcionais em termos de número de espécies, número de indivíduos e área basal, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009.

Ano	Proporção relativa de espécies (%)			Proporção relativa de indivíduos (%)			Área basal relativa (%)		
	H	P	T	H	P	T	H	P	T
1985	41,51	9,43	49,06	42,56	2,29	55,15	58,04	1,87	40,09
1988	42,06	9,35	48,60	42,18	2,26	55,57	58,27	1,95	39,79
1991	42,06	9,35	48,60	42,23	2,24	55,54	57,89	1,88	40,23
1994	42,20	10,09	47,71	42,88	2,49	54,63	58,63	1,85	39,52
1999	44,04	10,09	47,71	43,02	2,34	54,63	58,08	1,76	40,16
2004	44,64	9,82	46,43	43,03	2,47	54,49	57,58	1,92	40,49
2009	44,64	9,82	46,43	41,34	2,63	56,03	57,48	2,01	40,51

As cinco espécies com maior densidade relativa de indivíduos em 1985 são tolerantes à sombra (**ANEXO 1**). Foram elas, em ordem decrescente, *Guatteria selowiana* e *Amaioua guianensis* (com densidades semelhantes), *Cheioloclinium cognatum*, *Licania apetala* e *Metrodorea pubescens*, as quais representavam 26 % de todos os indivíduos, e 14,96 % da área basal. As três espécies seguintes, ainda em ordem decrescente de densidade, são heliófitas (*Lamanonia ternata*, *Aspidosperma olivaceum* e *Protium heptaphyllum*), as quais, somadas às cinco anteriores, perfaziam 39,9% da densidade relativa e 35,58% da área basal. Dentre as cinco espécies seguintes, nessa mesma ordem, três são tolerantes: *Piptocarpha macropoda* (T), *Copaifera langsdorffii* (H), *Tapirira guianensis* (T), *Nectandra oppositifolia* (H), *Cryptocarya aschersoniana* (T). As treze espécies acima citadas representavam 57,4% da densidade e 58,6% da área basal total em 1985.

Em 2009, as cinco primeiras espécies com maior densidade foram *A. guianensis* (T), *L. apetala*, *C. cognatum* (T), *M. pubescens* (T) e *Protium heptaphyllum* (H), que representavam 25,2% da densidade relativa e 15,4% da área basal. Das oito espécies seguintes, em ordem decrescente de densidade, quatro eram heliófitas e quatro tolerantes. São elas: *G. selowiana* (T), *T. guianensis* (T), *C. langsdorffii* (H), *Aspidosperma cognatum* (H), *Salacia elliptica* (H), *Miconia cuspidata* (T), *Nectandra oppositifolia* (H) e *Cryptocarya aschersoniana* (T). Em 2009, essas treze espécies representavam 50,5% da densidade e 49,4% da área basal.

Mortalidade e recrutamento das principais espécies

As taxas de mortalidade e recrutamento lineares, para todas as espécies presentes no estudo em 1985 e 2009, estão apresentadas no **ANEXO 2**. Na **FIGURA 4.9**, está representado o balanço entre essas duas taxas, para as espécies com número de indivíduos >

36 em 2009. Dentre elas, as espécies mais dinâmicas (maior rotatividade) foram *Salacia eliptica*, *Amaioua guianensis*, *Protium heptaphyllum* e *Tapirira guianensis*, as quais tiveram o recrutamento maior que a mortalidade. Dentre as espécies cuja mortalidade superou o recrutamento destacam-se *Pitpocarpa macropoda* e *Lamanonia ternata*, esta última não teve nenhum recrutamento e teve a população reduzida em 47,8%.

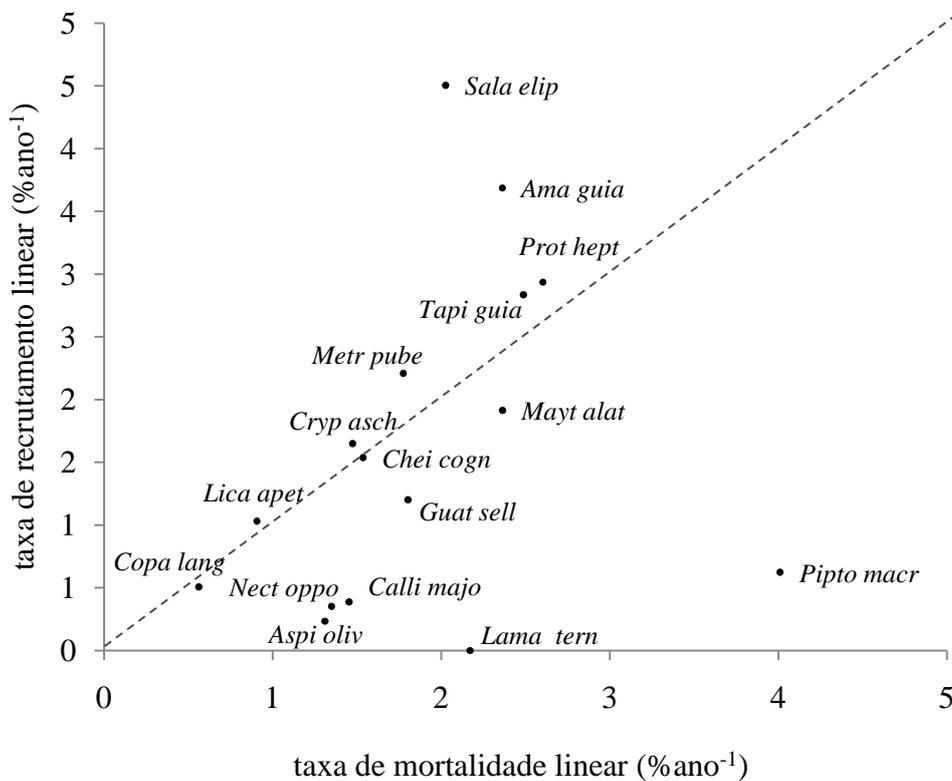


Figura 4.9 – Taxas lineares de mortalidade e recrutamento na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília (DF), para o período de 1985 a 2009, para as 16 espécies mais abundantes (n>36) em 2009.

Incremento diamétrico

Ao longo do estudo, algumas árvores apresentaram um IPA extremamente alto (discrepante) em pelo menos um dos intervalos de medição. A árvore que apresentou o maior IPA observado, dentre todos os intervalos do estudo, foi da espécie *Qualea dichocotoma*, que entre 1991 e 1994 teve $IPA_{1991-1994} = 5,03 \text{ cm ano}^{-1}$. Outras árvores que apresentaram IPA discrepante para o mesmo período foram: uma *Aspidosperma subincanum* ($IPA_{1991-1994} = 3,93 \text{ cm ano}^{-1}$), uma *Callisthene major* ($IPA_{1991-1994} = 3,08 \text{ cm ano}^{-1}$), uma *Lamanonia ternata* ($IPA_{1991-1994} = 2,33 \text{ cm ano}^{-1}$) e uma *Copaifera langsdorfi* ($IPA_{1991-1994} = 1,8 \text{ cm ano}^{-1}$). A evolução do dap dessas árvores é apresentada na **FIGURA 4.10**. Todas estas espécies foram classificadas como heliófitas, sendo que *Q. dichotoma* foi classificada como heliófita e pioneira (Felfili 1993). Com exceção da espécie de *A. subincanum*, as acima mencionadas

também foram classificadas por Felfili (1993) como emergentes, nas quais mais de 30% dos indivíduos eram árvores emergentes, ou seja, suas copas estavam acima do dossel superior e recebiam luz direta do sol. *A. subincanum* foi classificada como dominante, por ocupar principalmente o dossel superior (Felfili 1993).

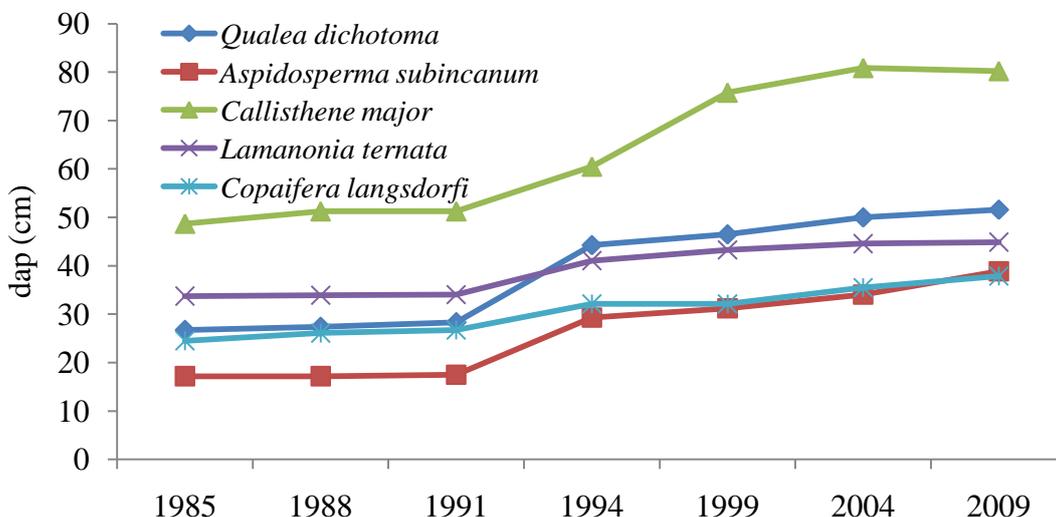


Figura 4.10 – Diâmetro das árvores, entre 1985-2009, que apresentaram o maior IPA durante o período de 1991 a 1994.

Dentre estas árvores, *C. major* continuou com o ritmo de crescimento bastante acelerado no intervalo seguinte ($IPA_{1994-1999} = 3,06$), enquanto as demais tiveram crescimento mais modesto. Depois da *C. major*, as quatro árvores que apresentaram maior IPA, entre 1994 e 1999, foram uma *Piptocarpha macropoda* ($IPA_{1994-1999} = 2,32 \text{ cm ano}^{-1}$), uma *Matayba guianensis* ($IPA_{1994-1999} = 2,23 \text{ cm ano}^{-1}$), uma *Cheilochlinium cognatum* ($IPA_{1994-1999} = 1,59 \text{ cm ano}^{-1}$) e uma *Aspidosperma olivaceum* ($IPA_{1994-1999} = 1,46 \text{ cm ano}^{-1}$).

Considerando o período de 1985 a 2009, as seis árvores que tiveram os maiores valores de IPA estão representadas na **FIGURA 4.11**, bem como a evolução de seu dap. Com exceção das árvores *C. major* e *Q. dichotoma*, também representadas na **Figura 4.10**, essas espécies tiveram ritmo de crescimento constante ao longo do tempo. Diferentemente das demais, *S. paniculatum*, *M. coriacea* e *T. guianensis* foram classificadas como tolerantes à sombra.

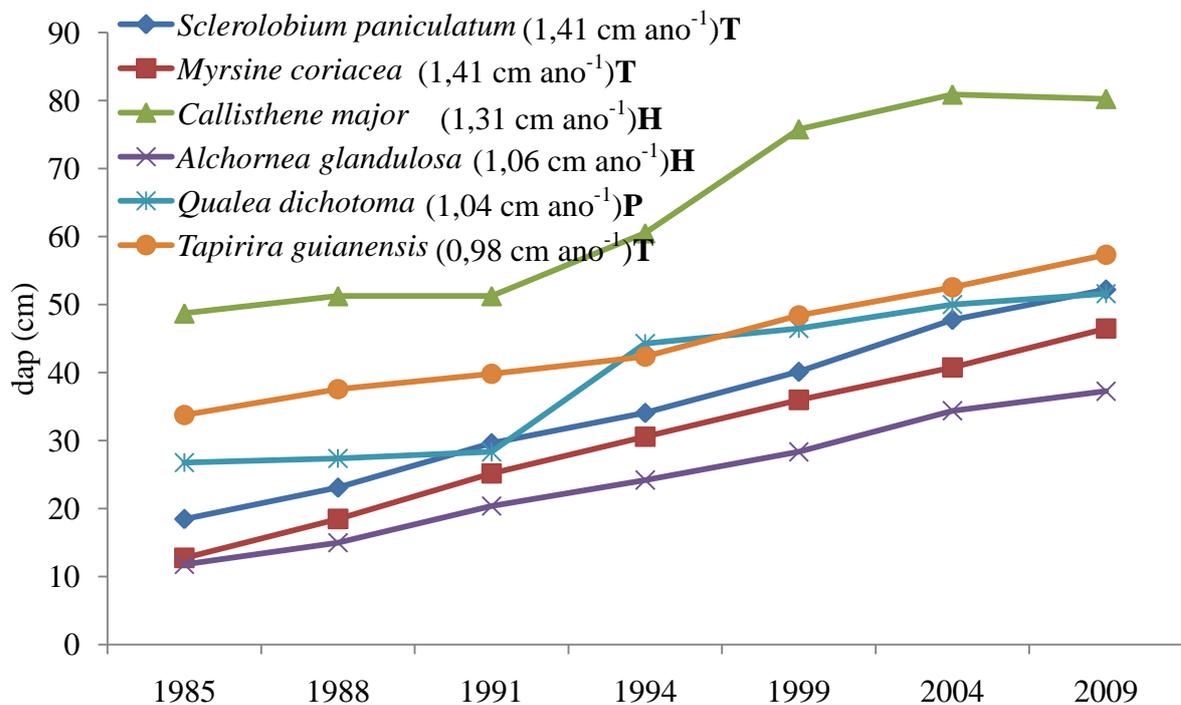


Figura 4.11 – Diâmetro das árvores, entre 1985-2009, que apresentaram o maior IPA durante o período de 1985 a 2009.

Dentre as espécies com pelo menos 10 indivíduos sobreviventes entre 1985 e 2009, as que tiveram o maior $IPA_{\text{médio}}$ foram *T. guianensis* (T) ($IPA_{\text{médio}} = 0,40 \text{ cm ano}^{-1}$), *P. heptaphyllum* (H) ($IPA_{\text{médio}} = 0,28 \text{ cm ano}^{-1}$), *Cryptocarya aschersoniana* (T) ($IPA_{\text{médio}} = 0,28 \text{ cm ano}^{-1}$), *Maprounea guianensis* (H) ($IPA_{\text{médio}} = 0,25 \text{ cm ano}^{-1}$), *C. major* (H) ($IPA_{\text{médio}} = 0,25 \text{ cm ano}^{-1}$), *Micropholis venulosa* (T) ($IPA_{\text{médio}} = 0,24 \text{ cm ano}^{-1}$), *C. langsdorffii* (H) ($IPA_{\text{médio}} = 0,24 \text{ cm ano}^{-1}$), *Metrodorea pubescens* (T) ($IPA_{\text{médio}} = 0,21 \text{ cm ano}^{-1}$), *Nectandra oppositifolia* (H) ($IPA_{\text{médio}} = 0,21 \text{ cm ano}^{-1}$) e *Aspidosperma olivaceum* (H) ($IPA_{\text{médio}} = 0,21 \text{ cm ano}^{-1}$). Todas as outras espécies (com pelo menos 10 sobreviventes entre 1985 e 2009) tiveram um $IPA_{\text{médio}} < 0,98 \text{ cm ano}^{-1}$, que foi o $IPA_{\text{médio}}$ encontrado ao considerar todas as espécies juntas para o período total de estudo (1985-2009).

De forma geral, os maiores IPA's individuais ocorreram em árvores de espécies heliófitas. Essa tendência é esperada devido à existência do *trade off* (relação inversa) entre as adaptações (morfológicas e fisiológicas) para lidar com a pouca luminosidade e aquelas capazes de lidar com o excesso de energia luminosa e temperatura, associados à incidência solar direta (Felfili *et al.* 2001, Valladares e Niinemet 2008). Por outro lado, também verificou-se que algumas espécies, aqui classificadas como tolerantes (*S. paniculatum*, *M. coriacea* e *T. guianensis*) tiveram indivíduos cujos IPA's individuais estavam entre os maiores registrados no estudo. Além disso, o IPA médio para algumas espécies tolerantes

estavam entre os maiores encontrados no estudo, como o de (como *T. guianensis*, *C. aschersoniana*, *M. venulosa* e *M. pubescens*).

Isso sugere outra característica comum das espécies que ocupam o dossel de matas de galeria: a plasticidade em função de diferentes condições de luz. Segundo Felfili *et al.* (2001) árvores que ocupam o dossel na mata de galeria, muitas vezes já foram submetidas a diferentes condições de luminosidade ao longo de seu ciclo de vida. Se por um lado o sombreamento pode ser limitante para o estabelecimento de indivíduos na fase juvenil, à medida que a planta cresce e atinge o dossel superior, há aumento considerável nos níveis de irradiação solar incidente sobre as folhas, e os mecanismos de dissipação de energia aumentam de importância. Assim, é esperado que as espécies formadoras de dossel e que habitam o sub-bosque, possuam níveis elevados de flexibilidade fotossintética (Felfili *et al.* 2001).

De fato, as espécies do sub-bosque possuem adaptações específicas para lidar com ambientes onde o recurso luminoso é escasso e se apresenta, muitas vezes, na forma de pulsos de luz (sunflecks), de curta duração, com frequência e intensidades irregulares, ou seja, com variação não linear (Souza e Buckeridge 2004). A maior parte da irradiação incidente sob o sub-bosque é, de fato, devido a esses breves momentos, que correspondem a cerca de 50 a 70% da luz total incidente no sub-bosque das florestas tropicais (Chazdon 1988, Felfili *et al.* 2001) e, por isso, têm papel importante no balanço do carbono dessas espécies (Chazdon e Pearcy 1991)

4.6. CONCLUSÃO

As características estruturais (composição, densidade e área basal) e de dinâmica (mortalidade, recrutamento e incremento diamétrico) na mata de galeria do Ribeirão do Gama são compatíveis com aquelas registradas na literatura para esse tipo de fitofisionomia. A forte presença de indivíduos e espécies tolerantes à sombra e presença pouco expressiva de espécies pioneiras indica a existência de níveis de perturbação relativamente baixos na floresta. Contudo, o regime de perturbação, vem impedindo a mata de galeria de aumentar a densidade arbórea ou expandir a área basal. As principais espécies mantiveram ocupação relativamente estável ao longo de todo o período estudado. A frequência diamétrica apresentou um padrão j-reverso, demonstrando que a floresta vem mantendo estoque de regeneração suficiente para de garantir a estabilidade de sua estrutura. Nos últimos 24 anos, a mata de galeria apresentou elevada dinâmica, com flutuações na mortalidade e recrutamento.

Ao final do período houve ligeira redução na densidade e área basal. A série temporal, com intervalos regulares de 3 e 5 anos, permitiu verificar que as taxas de mortalidade e recrutamento tendem a diminuir com o aumento no intervalo de medição. As flutuações observadas apontam para a existência de micro-ciclos de 3 anos e 5 anos, caracterizados por diferentes padrões na dinâmica. O comportamento balanceado, com pulsos alternados e regulares da taxa de acréscimo em área basal, indica o eficiente mecanismo de autorregulação da floresta e sua rápida capacidade de resposta às flutuações dentro do sistema.

CAPÍTULO 5 – PROGNOSE DA DISTRIBUIÇÃO DIAMÉTRICA COM A CADEIA DE MARKOV

5.1. INTRODUÇÃO

Os modelos markovianos estacionários são a extensão formalizada das tabelas de projeção, onde as razões de movimentação e outros detalhes são resumidos em matrizes, de tal forma que as projeções podem ser realizadas por meio de simples multiplicações de matrizes (Vanclay 1994). Estes modelos, de fácil construção, são amplamente utilizados em simulações para o manejo florestal. Por não dependerem de variáveis de difícil obtenção em florestas tropicais, como idade e índice sítio, são uma importante alternativa aos modelos clássicos de crescimento (Cunha *et al.* 2002, Higuchi 1987, Sanquetta *et al.* 1996).

Em modelos markovianos puros, duas premissas básicas devem ser adotadas. Ambas podem ser bastante restritivas para aplicações florestais. Na primeira, chamada de premissa markoviana, a probabilidade de cada evento depende exclusivamente de seu estado inicial. Ou seja, a probabilidade das árvores crescerem para classes diamétricas posteriores depende somente da classe atual e não de qualquer outra característica arbórea intrínseca, nem da densidade ou qualquer outra característica do povoamento. A segunda premissa, chamada de premissa estacionária, assume que essas probabilidades não mudam ao longo do tempo (Vanclay 1994). Mesmo assim, os modelos markovianos vêm sendo amplamente utilizados no mundo, desde o final do XX (Bruner e Moser 1973, Buongiorno e Mitchie 1980, Enright e Ogden 1979; Mendonza e Setyarso 1986, Roberts e Hruska 1986, Osho 1991, 1995, Sanquetta *et al.* 1994). No Brasil, já foram realizados estudos de modelagem com a cadeia de Markov para diferentes formações florestais (Higuchi 1987, Silva 1989, Sanquetta *et al.* 2001, Scolforo *et al.* 1996, Nappo *et al.* 2002, Pulz *et al.* 1999). Contudo, estudos desse tipo, aplicados a matas de galeria, ainda não existem na literatura.

5.1.1. Justificativa

Na maioria dos estudos que utilizaram a cadeia de Markov para vegetação tropical e subtropical, as projeções futuras não foram validadas comparando-as com dados observados (Cunha *et al.* 2002, Mello *et al.* 2003, Nappo *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2002, Pulz *et al.* 1999, Sanquetta *et al.* 2001, Sanquetta 1999, Spathelf e Durlo 2001, Teixeira *et al.* 2007). Os poucos estudos que de fato compararam projeções com dados observados, consistiram em simples projeções consecutivas, e de curto intervalo (Austregésilo *et al.* 2004, Vasconcelos *et*

al. 2009). A capacidade preditiva de modelos markovianos estacionários, é um aspecto importante a ser demonstrado na literatura, seja para melhor compreender a ferramenta, difundir sua utilização ou definir os limites de sua aplicabilidade no manejo e conservação florestal.

5.1.2. Hipótese

Ao considerar a premissa estacionária, as prognoses do modelo markoviano podem ser pouco confiáveis, caso as condições iniciais do sistema se distanciem demasiadamente daquelas nas quais o modelo foi produzido. Assim, o modelo estacionário deve ter melhor desempenho em sistemas florestais mantidos dentro de faixas estreitas de condições, como em povoamentos submetidos a desbastes regulares para manter determinada área basal, ou em florestas próximas ao estágio maduro e com pouca perturbação (Vanclay 1994). A mata de galeria do Ribeirão do Gama, por sua vez, encontra-se em estágio avançado de sucessão, com grande proporção de espécies tolerantes à sombra, mantida desde 1985. A floresta demonstrou elevado equilíbrio dinâmico, sem intensas perturbações ocorridas ao longo do período estudado (Felfili 1995a, Oliveira e Felfili 2008). Assim, o presente estudo pretende testar a hipótese de que com o método da cadeia de Markov é possível realizar de forma eficiente, a prognose da distribuição diamétrica para projeções simples e múltiplas, em florestas tropicais pouco perturbadas.

5.1.3. Objetivos

O objetivo geral deste estudo é a avaliação da capacidade preditiva do método markoviano estacionário na prognose da estrutura diamétrica de florestas tropicais naturais para projeções simples e múltiplas, a partir de dados coletados na mata de galeria do Ribeirão do Gama, entre 1985 e 2009. Espera-se, portanto, construir e testar a validade preditiva de modelos markovianos de prognose da distribuição diamétrica da amostra, baseados nos intervalos entre medições de três anos (períodos 1985–1988, 1988–1991, 1991–1994), cinco anos (períodos 1994–1999 e 1999–2004) e seis anos (1985–1991).

5.2. MATERIAL E MÉTODOS

5.2.1. Amostragem

O estudo teve como base os dados de diâmetro provenientes do inventário contínuo iniciado em 1985, cuja amostragem está detalhada no CAPÍTULO 4, item 4.2.1.

5.2.2. Definição do Intervalo de Classe e Número de Estados

O critério adotado para a seleção do intervalo de classe nas matrizes de transição foi baseado nas características da amostra, i.e., na estrutura diamétrica e seu comportamento durante o período de calibração. O método da cadeia de Markov baseia-se na movimentação entre classes. Classificar o tamanho de árvores (medida contínua) em classes (medida discreta) acarreta em perda de informação (Picard *et al.* 2007). Para as árvores que permaneceram na classe, não é possível precisar a fração que teve crescimento mínimo ou nulo, ou a fração que obteve algum crescimento considerável, mas insuficiente para passar para a classe seguinte. Assim, o intervalo de classe diamétrica define a resolução obtida no estudo, sendo preferível utilizar classes diamétricas pequenas, desde que estas resultem em matrizes sem estados intermediários absorventes ou em estados vazios (sem nenhuma árvore presente).

Para o desenvolvimento do presente estudo, foram testados os intervalos de classe de 3 cm e 5 cm. O intervalo de 5 cm foi escolhido, porque o de 3 cm resultou no grande número de classes com número muito reduzido de indivíduos e, conseqüentemente, em conjuntos intermediários fechados, nos quais não foi observada qualquer movimentação ou mortalidade. Optou-se pela utilização de onze classes diamétricas, com a última classe aberta, contendo todos os indivíduos com $dap \geq 60\text{cm}$, de forma a evitar a ocorrência de estados intermediários absorventes.

5.2.3. Construção das Matrizes e Prognose

Para cada classe, foi determinado o número de árvores que permaneceram, morreram, ou passaram para a(s) classe(s) seguinte(s), durante o período considerado. As árvores que tiveram redução no diâmetro observado e passaram para a classe anterior, também foram consideradas nas matrizes de transição. A partir destes valores, para cada classe diamétrica, foram calculadas as razões de permanência na classe, transição entre classes e mortalidade. Conforme afirmado anteriormente, no modelo markoviano estacionário assume-se que as probabilidades são constantes ao longo do tempo. Assim, as razões (de permanência, transição e mortalidade), observadas durante o período de calibração, são diretamente tomadas como probabilidades da matriz de transição G , representada na **EQUAÇÃO 5.1**. A mortalidade foi incluída na matriz de transição na última linha e última coluna.

$$G = \begin{bmatrix} \text{classe 1} & \text{classe 2} & \text{classe 3} & \dots & & \text{classe } i & \text{estado } m \\ P_{1_1} & P_{1_2} & P_{1_3} & & & & \\ P_{2_1} & P_{2_2} & P_{2_3} & & & & \\ P_{3_1} & P_{3_2} & P_{3_3} & & & & \\ P_{4_1} & P_{4_2} & P_{4_3} & \ddots & & & \\ \vdots & P_{5_2} & P_{5_3} & & & & \\ & \vdots & P_{6_3} & & & & \\ & & & & & & \\ P_{a_1} & P_{a_2} & P_{a_3} & \dots & P_{a_i} & P_{f_i} & \\ P_{m_1} & P_{m_2} & P_{m_3} & \dots & & P_{m_i} & P_{m_m} \end{bmatrix} \quad (5.1)$$

Onde: G = matriz de transição

P_{1_1} = probabilidade de uma árvore, que estava viva na classe diamétrica 1 no tempo t_0 , permanecer na classe 1 no tempo t_1 ;

P_{f_i} = probabilidade de uma árvore, que estava viva em uma classe diamétrica i no tempo t_0 , permanecer na mesma classe i no tempo t_1 ;

P_{2_1} = probabilidade de uma árvore, que estava viva na classe 1 no tempo t_0 , avançar para a classe 2 no tempo t_1 ;

P_{a_i} = probabilidade de uma árvore, que estava viva em uma classe diamétrica i no tempo t_0 , avançar $a - i$ classes no tempo t_1 ;

P_{1_2} = probabilidade de uma árvore, que estava viva na classe 2 no tempo t_0 , retroceder para a classe 1 no tempo t_1 ;

P_{m_i} = probabilidade de uma árvore, que estava viva em uma classe diamétrica i no tempo t_0 , estar morta no tempo t_1 ;

$P_{m_m} = 1$ (probabilidade de uma árvore que estava morta no tempo t_0 , permanecer morta no tempo t_1).

Na projeção da estrutura da vegetação, o recrutamento foi computado como vetor separado (Rt), adicionado ao produto vetor-matriz (**EQUAÇÃO 5.2**), conforme descrito por Buongiorno e Michie (1980) e utilizado em grande parte dos estudos dessa natureza no Brasil (Pulz *et al.* 1999, Oliveira *et al.* 2002, Mello *et al.* 2003, Austregésilo *et al.* 2004, Nappo *et al.* 2002). Ao retirar-se o recrutamento da matriz de transição, evita-se maior variabilidade dentro da matriz.

$$Y' = G.Y + R \quad (5.2)$$

Onde: Y' = vetor de frequências projetadas para um período;

G = matriz de probabilidade de transição da vegetação;

Y = vetor de frequências observadas;

R = recrutamento observado no período.

Dada a condição inicial do povoamento descrito pelo vetor Y_0 , é possível obter a situação do povoamento para n períodos de crescimento de comprimento k utilizando-se a matriz de potência, conforme descrito por Pulz *et al.* (1999), e a seguir representado.

$$Y_{n,\Delta t} = G^n . Y_0 + \sum_{i=0}^{n-1} G^i . R_{(n-i)} \quad (5.3)$$

onde: $Y_{n,\Delta t}$ = projeção para n períodos Δt ;

A prognose a partir da cadeia de Markov só pode ser aplicada diretamente para períodos de projeção múltiplos do período de calibração. Com base nos intervalos de tempo (de três e cinco anos) entre as medições realizadas no período de 1985 a 2009, foram construídas todas as matrizes nas quais fosse possível executar pelo menos um teste de validação preditiva, confrontando-se as distribuições observadas com as prognosticadas, o que resultou num total de seis matrizes: três baseadas em intervalos de três anos, referentes aos períodos de 1985–1988 ($G_{1985-1988}$), 1988–1991 ($G_{1988-1991}$), 1991–1994 ($G_{1991-1994}$); duas baseadas em períodos de cinco anos, 1994–1999 ($G_{1994-1999}$) e 1999–2004 ($G_{1999-2004}$); e uma baseada em período de seis anos, 1985–1991 ($G_{1985-1991}$).

5.2.4. Validação preditiva dos modelos markovianos

Cada matriz foi testada separadamente, comparando-se as distribuições projetadas com as observadas, para o período seguinte e/ou para o período múltiplo do período de calibração da matriz. A validação preditiva foi realizada por meio do teste não paramétrico Kolmogorov-Smirnov ($p > 0,05$) para duas amostras (Zar 1999), detalhado no capítulo anterior (**EQUAÇÕES 4.1 a 4.3**), método este também utilizado por Austregésilo *et al.* (2004) para validação de prognoses. Os procedimentos de construção, simulação e validação das matrizes foram todos desenvolvidos utilizando-se o software Excel[®] versão 2007.

5.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.3.1. Matrizes de Transição

A distribuição diamétrica, transição entre classes, mortalidade e recrutamento, observados em todos os períodos, estão resumidas nas **TABELAS 5.1– 5.6**. As seis respectivas matrizes são apresentadas nas **TABELAS 5.7– 5.12**.

Tabela 5.1 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1985 a 1988.

Classe	Y ₁₉₈₅	Y ₁₉₈₈	Movimentação diamétrica			Mortas	Recrutadas
			Árvores que permaneceram na classe	Árvores que avançaram uma classe	Árvores que avançaram duas classes		
1	702	735	550	46	1	105	185
2	407	362	316	54		37	
3	282	275	220	42		20	
4	210	222	180	21		9	
5	135	133	112	17		6	
6	80	81	64	12		4	
7	44	51	39	4		1	
8	41	27	23	11		7	
9	24	27	16	4		4	
10	16	15	11	3		2	
11'	21	21	18	3		3	
Total	1962	1949	1545	217	1	198	185

Tabela 5.2 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1988 a 1991.

Classe	Y ₁₉₈₈	Y ₁₉₉₁	Movimentação diamétrica			Mortas	Recrutadas
			Árvores que permaneceram na classe	Árvores que avançaram uma classe	Árvores que avançaram duas classes		
1	735	789	601	52	1	81	188
2	362	351	298	32	1	31	1
3	275	256	223	33		19	
4	222	220	186	21		15	
5	133	131	110	15		8	
6	81	82	67	9		5	
7	51	48	39	5		7	
8	27	27	22	5		0	
9	27	26	21	5		1	
10	15	14	9	3		3	
11'	21	24	21			0	
Total	1949	1968	1597	180	2	170	189

Tabela 5.3 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1991 a 1994.

Classe	Y ₁₉₉₁	Y ₁₉₉₄	Movimentação diamétrica			Mortas	Recrutas
			Árvores que permaneceram na classe	Árvores que avançaram			
				1 classe	2 classes		
1	789	777	628	60	1	100	149
2	351	340	278	35	1	37	2
3	256	242	206	30		20	
4	220	205	174	29		16	1
5	131	136	107	15	1	8	
6	82	81	66	10		6	
7	48	45	33	12		3	
8	27	31	19	5		3	
9	26	26	21	3	1	1	
10	14	12	9	5		0	
11'	24	30	24			0	
Total	1968	1925	1565	204	4	194	151

Tabela 5.4 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1994 a 1999.

Classe	Y ₁₉₉₄	Y ₁₉₉₉	Movimentação diamétrica			Mortas	Recrutas
			Árvores que permaneceram na classe	Árvores que avançaram uma classe	Árvores que avançaram duas classes		
2	340	348	257	37	3	43	2
3	242	217	178	34		30	
4	205	170	133	30	1	41	
5	136	113	83	32	1	20	
6	81	93	60	10		11	
7	45	43	32	8	1	4	
8	31	34	26	2	1	2	
9	26	19	16	6	1	3	
10	12	15	8	1		3	
11'	30	31	29	0	0	1	
Total	1925	1792	1309	249	10	357	224

Tabela 5.5 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1999 a 2004.

Classe	Y ₁₉₉₉	Y ₂₀₀₄	Movimentação diamétrica			Mortas	Recrutadas		
			Árvores que voltaram uma classe	Árvores que permaneceram na classe	Árvores que avançaram 1 classe 2 classes 3 classes				
1	709	721		510	142	6	1	50	208
2	348	405	3	259	50	2		34	3
3	217	210	1	154	45	1		16	
4	170	158		110	44			16	
5	113	118		73	33	1		6	
6	93	103		70	19			4	
7	43	48		28	12		1	2	
8	34	34		22	8			4	
9	19	20		12	5			2	
10	15	16		10	2			3	
11'	31	31		29				2	
Total	1792	1864	4	1277	360	10	2	139	211

Tabela 5.6 – Distribuição diamétrica (Y), movimentação entre classes, mortalidade e recrutamento, observados na amostra durante o período de 1985 a 1991.

Classe	Y ₁₉₈₅	Y ₁₉₉₁	Movimentação diamétrica			Mortas	Recrutadas	
			Árvores que permaneceram na classe	Árvores que avançaram 1 classe 2 classes 3 classes				
1	702	789	450	87	3	1	161	339
2	407	351	261	76	5		65	3
3	282	256	177	67	2		36	
4	210	220	147	37			26	
5	135	131	92	30			13	
6	80	82	52	20			8	
7	44	48	28	9			7	
8	41	27	18	16			7	
9	24	26	10	8			6	
10	16	14	6	6			4	
11'	21	24	18	0	0	0	3	0
Total	1962	1968	1259	356	10	1	336	342

Tabela 5.7 – Matriz de transição $G_{1985-1988}$, onde m representa a mortalidade.

Classe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11'	m
1	0,783											
2	0,066	0,776										
3	0,001	0,133	0,780									
4			0,149	0,857								
5				0,100	0,830							
6					0,126	0,800						
7						0,150	0,886					
8							0,091	0,561				
9								0,268	0,667			
10									0,167	0,688		
11'										0	0,188	0,857
m	0,150	0,091	0,071	0,043	0,044	0,050	0,023	0,171	0,167	0,125	0,143	1

Tabela 5.8 – Matriz de transição $G_{1988-1991}$, onde m representa a mortalidade.

Classe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11'	m
1	0,818											
2	0,071	0,823										
3	0,001	0,088	0,811									
4		0,003	0,120	0,838								
5				0,095	0,827							
6					0,113	0,827						
7						0,111	0,765					
8							0,098	0,815				
9								0,185	0,778			
10									0,185	0,600		
11'										0,200	1	
m	0,110	0,086	0,069	0,068	0,060	0,062	0,137		0,037	0,200	0	1

Tabela 5.9 – Matriz de transição $G_{1991-1994}$, onde m representa a mortalidade.

Classe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11'	m
1	0,796											
2	0,076	0,792										
3	0,001	0,100	0,805									
4		0,003	0,117	0,791								
5				0,132	0,817							
6					0,115	0,805						
7				0,005	0,008	0,122	0,688					
8							0,250	0,704				
9								0,185	0,808			
10									0,115	0,643		
11'										0,038	0,357	1
m	0,127	0,105	0,078	0,073	0,061	0,073	0,063	0,111	0,038	0	0	1

Tabela 5.10 – Matriz de transição $G_{1994-1999}$, onde m representa a mortalidade.

Classe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11'	m
1	0,627											
2	0,115	0,756										
3	0,003	0,109	0,736									
4		0,009	0,140	0,649								
5				0,146	0,610							
6				0,005	0,235	0,741						
7					0,007	0,123	0,711					
8							0,178	0,839				
9							0,022	0,065	0,615			
10								0,032	0,231	0,667		
11'									0,038	0,083	0,967	
m	0,256	0,126	0,124	0,200	0,147	0,136	0,089	0,065	0,115	0,250	0,033	1

Tabela 5.11 – Matriz de transição $G_{1999-2004}$, onde m representa a mortalidade.

Classe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11'	m
1	0,721	0,009										
2	0,202	0,750										
3	0,007	0,144	0,719									
4			0,203	0,647								
5			0,005	0,259	0,646							
6					0,292	0,753						
7					0,009	0,204	0,651					
8							0,279	0,647				
9							0,000	0,235	0,632			
10							0,023	0,000	0,263	0,667		
11'										0,133	0,935	
m	0,071	0,098	0,074	0,094	0,053	0,043	0,047	0,118	0,105	0,200	0,065	1

Tabela 5.12 – Matriz de transição $G_{1985-1991}$, onde m representa a mortalidade.

Classe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11'	m
1	0,641											
2	0,124	0,641										
3	0,004	0,187	0,628									
4	0,001	0,012	0,238	0,700								
5			0,007	0,176	0,681							
6					0,222	0,650						
7						0,250	0,636					
8							0,205	0,439				
9								0,390	0,417			
10									0,333	0,375		
11'										0,375	0,857	
m	0,229	0,160	0,128	0,124	0,096	0,100	0,159	0,171	0,250	0,250	0,143	1

Devido aos curtos intervalos entre medições utilizados nesse estudo, de forma geral, a razão de permanência na classe foi maior que a razão de transição e mortalidade juntas (**FIGURA 5.1**). Nas matrizes baseadas em períodos de três e cinco anos, a razão de permanência na classe foi maior que 0,5, independente do tamanho da classe diamétrica. Nas matrizes baseadas em períodos de três anos ($G_{1985-1991}$, $G_{1988-1991}$ e $G_{1991-1994}$), a variação da razão de permanência, manteve-se dentro de uma amplitude estreita até a sexta classe, onde mais de 92% das árvores estão representadas. A maior variação observada nas classes maiores pode ter sido influenciada pelo baixo número de indivíduos nessas classes, o que compromete a sua interpretação.

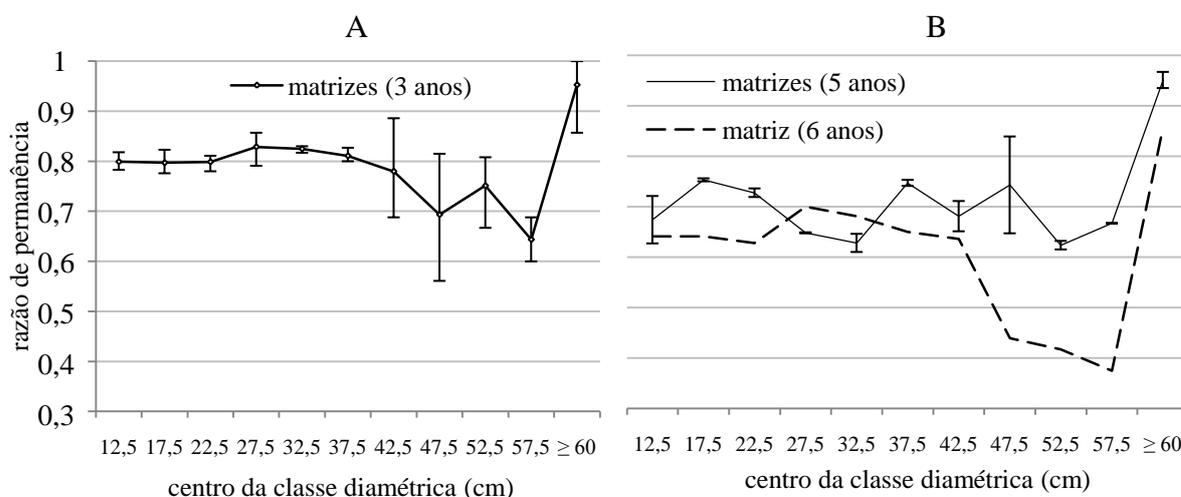


Figura 5.1 – Razão de árvores que permaneceram na classe diamétrica, baseadas em intervalos entre medições de três, cinco e seis anos. (A) matrizes baseadas em um intervalo de três anos; (B) matrizes baseadas em intervalos de 5 e seis anos. As linhas contínuas representam a razão média e as barras de erro, o desvio da média. A linha intermitente representa a única matriz baseada no intervalo de seis anos.

As matrizes $G_{1988-1991}$ e $G_{1991-1994}$ não tiveram mortalidade registrada na última classe, resultando em um estado absorvente, o que constitui uma limitação para projeções de longo prazo, tanto em termos de predição como de realismo biológico. Uma opção, neste caso, seria simular a mortalidade de uma ou duas árvores nessas classes (números estes observados em outros intervalos), e assim modificar a matriz de transição.

O período de 1985 a 1994 exibiu razões de mortalidade maiores na primeira classe, as quais decrescem com o aumento da classe diamétrica até a quarta classe, onde estão representados 80% dos indivíduos. Isso pode indicar a alta mortalidade de árvores jovens e/ou suprimidas, devido à competição (**FIGURA 5.2A**). A partir da sétima classe, as razões de mortalidade não apresentam um padrão definido, devido à tendenciosidade causada pelo

baixo número de indivíduos nessas classes (menos de 8% do total) e, possivelmente, à estocasticidade na mortalidade. Por outro lado, ao considerar a mortalidade observada nos período subsequente (1994-2004), a falta de um padrões aparentes nas probabilidades de mortalidade não está restrita às classes maiores (**FIGURA 5.3B**), o que poderia indicar maior efeito da mortalidade estocástica durante esse período. As diferenças observadas entre os padrões de mortalidade de 1985-1994 e de 1994-2004 indicam que o período de dez anos é relativamente curto ao considerar seu ciclos de dinâmica. Assim, é preciso ter cuidado na interpretação de dados sobre períodos curtos (10 anos) em florestas tropicais, já que este período pode representar apenas parte (ou flutuação) de um ciclo maior.

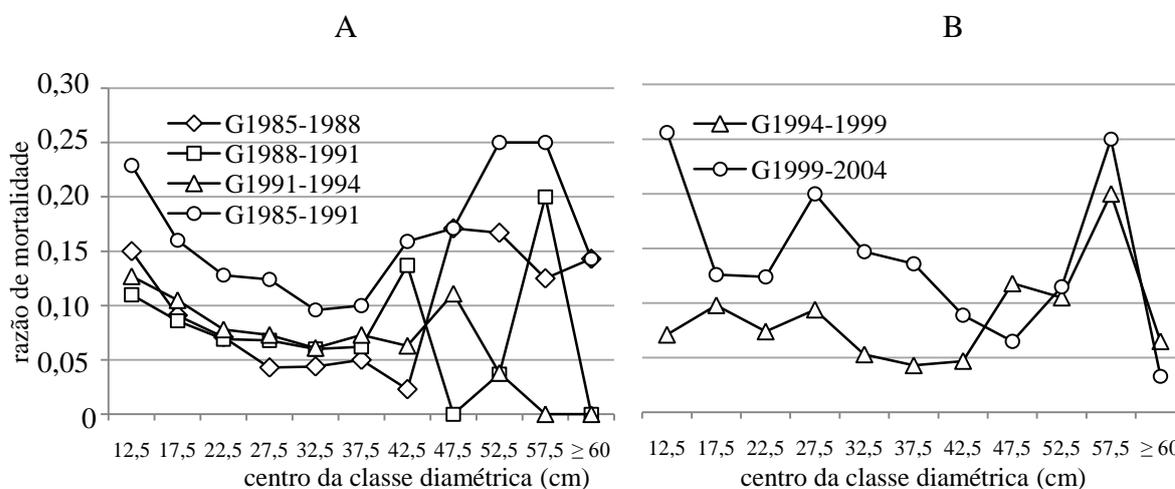


Figura 5.2. Razões de mortalidade por classe diamétrica de seis modelos markovianois, baseados em diferentes períodos de calibração. A. Matrizes construídas dentro do período 1985 a 1994. B. Matrizes construídas dentro período 1994 a 2004.

5.3.2. Prognoses e Validações

Os resultados das validações estão sintetizados na **FIGURA 5.3**. As distribuições observadas e projetadas, bem como os resultados numéricos do teste Kolmogorov-Smirnov, estão resumidos na **TABELA 5.13**. Os resultados detalhados do teste Kolmogorov-Smirnov para cada classe diamétrica estão apresentados no **ANEXO 5**.

Todos os modelos testados para uma única projeção ($G_{1985-1988}$, $G_{1988-1991}$, $G_{1994-1999}$ e $G_{1999-2004}$) foram capazes de simular de forma eficiente a estrutura diamétrica da amostra. Isso significa que embora tenham ocorrido flutuações em todos os intervalos de medição de três e cinco anos, conforme descrito no capítulo anterior, as probabilidades transição mantiveram-se relativamente constantes por pelo menos um período consecutivo. Ambos os modelos testados para projeções duplas ($G_{1985-1988}$ e $G_{1994-1999}$) também resultaram em prognoses eficientes (para um período de seis e dez anos, respectivamente).

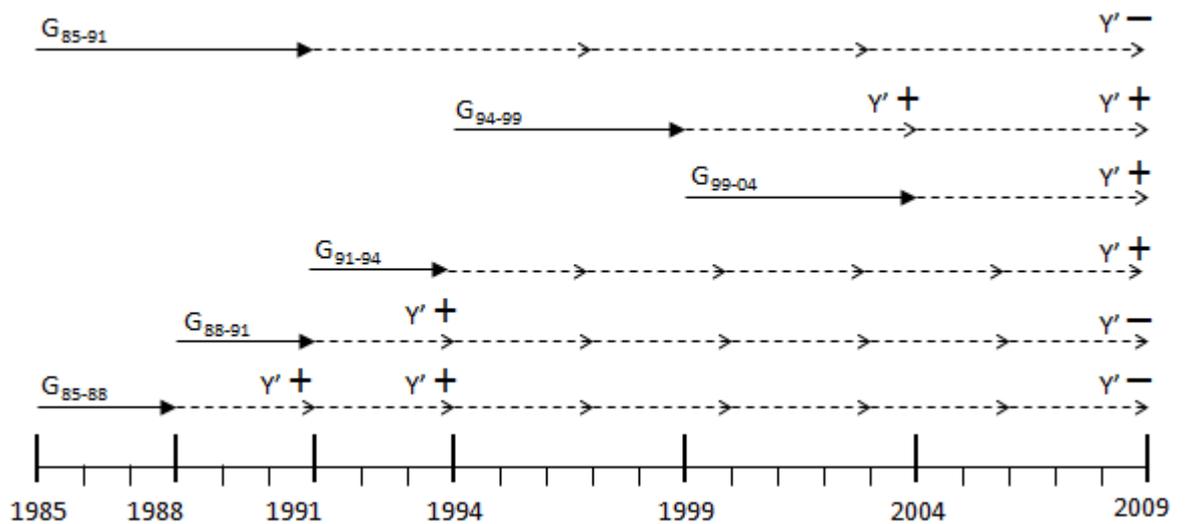


Figura 5.3 – Seis modelos (G) construídos sobre diferentes períodos de calibração e respectivas projeções testadas (Y'). As setas com linhas contínuas representam o período de calibração; as setas com linhas pontilhadas representam as projeções possíveis; os sinais positivo e negativo representam, respectivamente, as prognoses eficientes e ineficientes, a partir do teste (Kolmogorov-Smirnov ($p > 0,05$)).

O modelo mais eficiente foi o $G_{1991-1994}$, capaz de prever a distribuição diamétrica após cinco projeções consecutivas (projeção para um período de 15 anos). O modelo $G_{1985-1991}$, testado para uma projeção tripla (para um período de 18 anos), foi incapaz de produzir prognose eficiente.

Tabela 5.13 – Distribuições diamétricas observadas (Y) versus (Y') projetadas, e validação dos modelos markovianos, de acordo com o Kolmogorov-Smirnov (P>0.05). Onde D_{max} = desvio absoluto máximo entre distribuições cumulativas observadas e prognosticadas; D_{α} = valor crítico dado pelo Kolmogorov-Smirnov (p>0.05); os valores em negrito representam a classe na foi observado o D_{max} ; o símbolo * indica que não há diferença significativa entre a distribuição observada e prognosticada.

centro da classe diamétrica (cm)	Y ₁₉₉₁	Y' ₁₉₉₁ (G ₁₉₈₅₋₁₉₈₈)	Y ₁₉₉₄	Y' ₁₉₉₄ (G ₁₉₈₅₋₁₉₈₈)	Y' ₁₉₉₄ (G ₁₉₈₈₋₁₉₉₁)	Y ₂₀₀₄	Y' ₂₀₀₄ (G ₁₉₉₄₋₁₉₉₉)	Y ₂₀₀₉	Y' ₂₀₀₉ (G ₁₉₈₅₋₁₉₈₈)	Y' ₂₀₀₉ (G ₁₉₈₈₋₁₉₉₁)	Y' ₂₀₀₉ (G ₁₉₉₁₋₁₉₉₄)	Y' ₂₀₀₉ (G ₁₉₉₄₋₁₉₉₉)	Y' ₂₀₀₉ (G ₁₉₉₉₋₂₀₀₄)	Y' ₂₀₀₉ (G ₁₉₈₅₋₁₉₉₁)
12,5	789	761	777	781	833	719	666	766	833	959	745	640	722	903
17,5	351	329	340	305	346	406	346	411	257	359	303	340	447	315
22,5	256	264	242	250	240	209	199	211	194	194	193	186	211	194
27,5	220	231	205	237	216	158	144	151	234	186	150	124	142	204
32,5	131	133	136	133	129	118	94	98	138	118	130	78	117	127
37,5	82	82	81	82	83	103	96	81	84	82	80	94	111	82
42,5	48	57	45	63	46	48	43	53	84	41	39	43	53	54
47,5	27	20	31	16	27	34	36	31	16	24	34	38	35	20
52,5	26	25	26	22	25	20	15	18	13	22	30	12	21	15
57,5	14	15	12	14	13	16	15	16	9	11	10	15	17	10
≥60	24	21	30	21	27	31	32	30	18	39	54	33	31	28
projeção (anos)		3		6	3		5		21	18	15	10	5	18
D_{max}		*0,0162		*0,0156	*0,0172		*0,0088		0,0489	0,0608	*0,0413	*0,0240	*0,0324	0,0519
D_{α}		0,0434		0,04378	0,0434		0,0457		0,0444	0,0435	0,0451	0,0463	0,0442	0,0439

Foram realizadas simulações com o modelo mais eficiente (modelo $G_{1991-1994}$), a partir da distribuição observada em 1994, para o período de 48 anos (1994-2042) – **FIGURA 5.4**. Tais simulações indicam que haverá redução gradual nas sete primeiras classes, enquanto a oitava e a nona classes se manterão mais estáveis ao longo do tempo. De acordo com essa simulação, haverá lenta diminuição na densidade de indivíduos, que passará de 1925 em 1994 para 1616 em 2042. Porém as proporções nas frequências diamétricas serão relativamente estáveis. Estas projeções parecem razoáveis a médio prazo, a não ser pela última classe, que teve aumento contínuo desproporcional, devido ao fato de que nenhuma mortalidade fora registrada nessa classe durante o período de calibração.

De forma geral, haverá lenta diminuição na densidade. Contudo, isso não significa que haverá retração contínua da floresta. Ao assumir que há estabilidade no sistema, essa tendência de diminuição da densidade deverá eventualmente inverter-se, em função das forças que tendem a contrabalancear a floresta dentro de faixas (em torno de um ponto) de equilíbrio dinâmico. Da mesma forma que as pequenas flutuações nos três intervalos iniciais (de três anos) tenderam a se contrabalancear (conforme verificado no capítulo anterior), o aumento na densidade deverá contrapor-se, dentro de um ciclo mais longo, à sua diminuição gradual, que ocorre desde 1985. Somente a continuidade do inventário poderá confirmar se há estabilidade em longo prazo e determinar a duração desse ciclo de resposta.

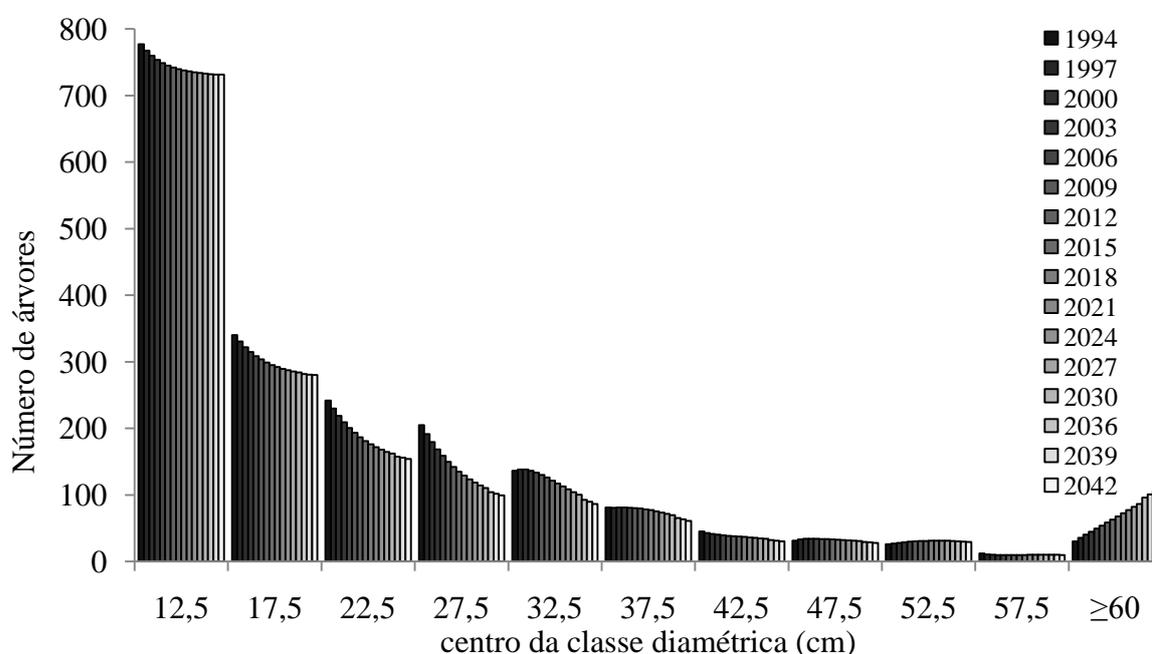


Figura 5.4 – Projeção da distribuição diamétrica da mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília – DF, para um período de 42 anos, a partir do modelo $G_{1991-1994}$.

As florestas tropicais são sistemas altamente dinâmicos e os processos ecológicos que ocorrem nessas florestas não são estacionários. Pelo contrário, a mata de galeria do Ribeirão

do Gama, apresentou flutuações na mortalidade e recrutamento durante o período estudado, bem como diferenças nas razões de transição entre classes. O maior desbalanço em favor da mortalidade foi observado no período entre 1994 e 1999, com a mortalidade de 357 *versus* o recrutamento de 224 árvores. No período subsequente, o recrutamento foi maior que a mortalidade (1999-2004). Mesmo assim, o modelo baseado na matriz $G_{1994-1999}$ foi capaz de prever, de forma eficiente, a distribuição diamétrica para os dois períodos consecutivos (projeção de 10 anos). Isso indica que esse modelo não foi sensível a estas oscilações para projeções de até 10 anos, ou seja, as probabilidades foram suficientemente semelhantes para esse período, embora tenha havido flutuações na dinâmica.

Considerando ainda as flutuações observadas, esperar-se-ia que o modelo construído sobre o maior intervalo de tempo entre medições ($G_{1985-1991}$), i.e., aquele que incorporou flutuações pelo período mais longo, fosse mais eficiente. Contudo, este não foi capaz de prever a estrutura da floresta para três projeções consecutivas (projeção de 12 anos). Isso significa que matrizes baseadas em intervalos mais longos não são necessariamente mais eficientes do que aquelas produzidas sobre intervalos mais curtos. No presente estudo, o intervalo de seis anos, sobre o qual a matriz $G_{1985-1991}$ foi construída, estava justamente contido num período (1985-1994) no qual ocorreram flutuações menos intensas do que no período subsequente (1994-2009).

De fato, a matriz $G_{1991-1994}$ (baseada no período de calibração de somente três anos) produziu uma simulação eficiente para período mais longo (projeção para 15 anos). A dinâmica ocorrida no intervalo de três anos, entre 1991 e 1994, de alguma forma foi capaz de refletir a dinâmica da estrutura da floresta para o período de 15 anos (1994-2009). Já os dois outros modelos, também baseados em intervalos de três anos, $G_{1985-1988}$ e $G_{1988-1991}$, falharam em refletir a dinâmica da floresta para o mesmo período. Quando projetados para 2009, a partir da distribuição observada em 1994, estes modelos não produziram projeções eficientes (**TABELA 4.13**).

Tabela 5.14 – Projeções da estrutura diamétrica de 1994 a 2009 (Y'), com os modelos $G_{1985-1988}$ e $G_{1988-1991}$, e respectivos resultados do teste Kolmogorov-Smirnov ($p > 0.05$) quando confrontadas com a distribuição observada em 2009 (Y).

centro da classe diamétrica (cm)	Y_{2009}	Y'_{2009} ($G_{1985-1988}$)	Y'_{2009} ($G_{1988-1991}$)
12,5	766	832	938
17,5	411	266	348
22,5	211	197	192
27,5	151	219	181
32,5	98	130	118
37,5	81	82	82
42,5	53	74	41
47,5	31	14	25
52,5	18	15	24
57,5	16	11	12
≥ 60	30	23	42
D_{max}		0,054	0,058
D_{α}		0,045	0,044

Não foi observada qualquer relação visível entre as variações climáticas e o período de calibração 1991–1994, que pudesse explicar a sua eficiência em relação aos demais. O período de 1991 a 1994 foi caracterizado pela alta precipitação anual, sem temperaturas anuais muito elevadas e com ventos relativamente fortes. De acordo com os dados de precipitação, coletados próximo à mata de galeria do Ribeirão do Gama (CAPÍTULO 3, FIGURA 3.3), a precipitação anual possui padrão oscilatório, em que anos de elevada precipitação anual são seguidos por anos de baixa precipitação. No entanto, estes mesmos dados demonstram que, nos anos de 1991 a 1994, a precipitação não acompanhou esse padrão, e foi mantida em patamar mais elevado, acima da média para o período estudado. Adicionalmente, a temperatura média anual mais baixa, observada nos anos de 1991 e 1992 (CAPÍTULO 3, FIGURA 3.4) também pode ter contribuído para a retenção da água dentro do ecossistema. Entretanto, não há qualquer evidência que aponte que a maior disponibilidade de água durante esse período possa ter contribuído para a maior eficiência do modelo $G_{1991-1994}$.

A mediana do IPA para o período de 1991 a 1994 ($0,59 \text{ cm ano}^{-1}$) foi bastante próxima daquela observada para o período de 1985 a 2009 ($0,57 \text{ cm ano}^{-1}$). Entre 1991 e 1994, a taxa de mortalidade ($3,46 \% \text{ ano}^{-1}$) foi bem maior que o recrutamento ($2,46 \% \text{ ano}^{-1}$), mas a taxa de acréscimo em área basal ($2,42 \% \text{ ano}^{-1}$) superou a de ($2,37 \% \text{ ano}^{-1}$).

Conforme afirmado anteriormente, devido à premissa estacionária, as predições tendem a ser pouco confiáveis se as condições do povoamento ou da amostra tornam-se muito

diferentes das condições existentes no período de calibração. Assim, o método deve ter melhores resultados em povoamentos mantidos sob condições semelhantes, como florestas pouco perturbadas, próximas a um estágio clímax, ou florestas mantidas em área basal específica por meio de regime de desbaste (Vanclay 1994). Pelo menos um modelo foi capaz de prever a estrutura diamétrica da floresta, após cinco projeções consecutivas. Isto indica que, embora seja altamente dinâmica e tenha apresentado flutuações na mortalidade e recrutamento durante o período estudado, a mata de galeria estudada está em equilíbrio dinâmico, e sua estrutura permanece relativamente estável.

5.4. CONCLUSÃO

O fato de que a premissa estacionária não é biologicamente realista para florestas naturais é consenso na literatura. As flutuações na dinâmica florestal, comuns a florestas tropicais, incluindo matas de galeria, podem limitar a capacidade preditiva de modelos em longo prazo. É importante determinar até que ponto tais modelos são confiáveis. O presente estudo demonstrou que, apesar de suas premissas restritivas, os modelos markovianos estacionários podem ser confiáveis para projeções simples e curtas (de três e cinco anos) e para projeções múltiplas de médio prazo (até 15 anos), mesmo para sistemas tropicais altamente dinâmicos como matas de galeria, especialmente se estas florestas forem pouco perturbadas e estiverem em um estágio de sucessão avançado.

A prognose precisa do modelo $G_{1991-1994}$, após cinco projeções consecutivas de três anos (de 1994 a 2009), indicou que as probabilidades de transição podem ser relativamente constantes por períodos de até 15 anos. Períodos cujas probabilidades são relativamente constantes podem, por sua vez, representar fases de um ciclo, associado à expansão ou à retração da biomassa florestal. Assim, o método da cadeia de Markov, longe de ser descartado para estudar florestas tropicais (devido aos ciclos de flutuação na dinâmica dessas florestas), pode ser usado para ajudar na delimitação e compreensão desses ciclos.

CAPÍTULO 6 – ANÁLISE DE ÍNDICES DE COMPETIÇÃO ARBÓREA COM MODELO INDIVIDUAL ESPACIALIZADO

6.1. INTRODUÇÃO

Os modelos matemáticos clássicos em Ecologia, como os de população, têm papel estratégico indiscutível para a formulação de hipóteses e teorias ecológicas gerais. Diversos conceitos importantes sobre a estrutura e evolução de comunidades por meio de interações bióticas e variabilidade ambiental, foram construídos assim, sobre uma mesma base matemática, confinada a uma família de poucas equações. Por outro lado, os avanços computacionais a partir da década de 1970 permitiram o desenvolvimento de modelos matematicamente complexos. Dessa forma, foi possível abrir mão da simplicidade matemática em troca de maior realismo biológico (Giacomini 2007). Desde então, os modelos baseados no indivíduo, mais realísticos e capazes de incorporar aspectos mecânicos e comportamentais dos sistemas, foram cada vez mais utilizados em Ecologia, para investigar processos que não podem ser abordados por modelos populacionais clássicos (Huston *et al.* 1988, Lomnicki 1999), ou por análises baseadas em parcelas (Vanclay 2006).

A predição de respostas de sistemas ecológicos a perturbações ou mudanças climáticas requer o entendimento compreensivo e mecânico de processos locais, como a competição entre plantas. A competição intensa é fator limitante às taxas de crescimento, o que lhe confere papel importante na regulação das taxas de fixação de carbono. Segundo Fargione e Tilman (2002) a competição e a coexistência possuem implicações, entre outras coisas, na perda de biodiversidade, funcionamento do ecossistema e invasões biológicas. Considerar a competição em nível de população não é suficiente, porque os indivíduos são diferentes, interagem localmente e podem adaptar seu comportamento ao seu estado atual e ao meio abiótico. A modelagem individual dependente de distância é ferramenta valiosa para a Ecologia, pelo seu potencial em contabilizar interações locais, a variabilidade individual e a distribuição heterogênea dos recursos e outros fatores ambientais (Berger *et al.* 2008).

Os índices de competição arbórea podem ser utilizados na otimização de modelos de crescimento, voltados tanto para produção e manejo florestal como para projeções da assimilação de carbono ou projetos de compensação e recuperação ambiental. Além disso, podem auxiliar na identificação de espécies mais sensíveis ou mais indiferentes à vizinhança e na compreensão de mecanismos de competição e coexistência. Embora muitos índices de competição sejam eficientes em florestas plantadas equiâneas e monoespecíficas ou poucas

com espécies, a sua aplicação para sistemas complexos como florestas tropicais é um desafio ainda a ser superado no campo da modelagem.

6.1.1. Objetivos

O presente estudo visa o desenvolvimento de um modelo individual dependente de distância, para análise de índices de competição, calibrado sobre a série de dados da mata de galeria do Ribeirão do Gama.

6.2. MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1. Amostragem

O estudo teve como base os dados de provenientes do inventário contínuo da mata de galeria do Ribeirão do Gama iniciado em 1985, cujo método de amostragem está descrito no item 4.2.1.

6.2.2. Análise dos Dados de Altura

A altura é uma variável preciosa ao se abordar a competição. O simples fato de refletir o tamanho geral, já indica sua capacidade de competir pelos recursos do solo. Na competição por luz, a altura assume papel ainda mais importante. Por outro lado, a medição exata dessa variável ainda hoje representa uma limitação em inventários de florestas nativas. A magnitude do erro associado a essa medida pode comprometer a sua utilização em um modelo. Por essa razão, foi realizada a análise dos dados de alturas registradas ao longo do inventário contínuo, para detecção de possíveis erros de medição. As alturas foram registradas nos anos de 1985, 1988, 1991 e 2004.

6.2.3. Relação entre Altura e Diâmetro

A relação entre diâmetro e altura foi investigada para as espécies mais abundantes ($n > 17$), por meio de regressão de segunda ordem, baseada nos valores registrados em 1985. As curvas de regressão das espécies analisadas foram comparadas, a fim de verificar se há semelhanças em seu comportamento geral. Também foi determinado o diâmetro registrado, referente à maior altura encontrada para cada espécie, a fim de facilitar a análise e comparação do comportamento entre suas curvas de regressão.

6.2.4. Padronização dos Dados de Posicionamento das Árvores

Na análise dos índices de competição, foram eliminadas 39 árvores visto que não foi possível obter qualquer informação sobre suas posições. Estas foram as que ingressaram em 1999 (ano no qual não foram registradas as coordenadas de posição) e já estavam mortas em 2004.

Para todas as outras árvores, foi realizada a padronização das coordenadas ao longo dos diferentes anos de medição. A padronização dos dados de posicionamento tornou-se necessária para compensar erros de medição ocasionados pelo método empregado. O sistema de coordenadas foi baseado em fitas métricas, esticadas a cada ano de medição, sobre o eixo central do transecto (maiores detalhes *vide* item 4.2.1). Embora as estacas permanentes sejam usadas como pontos de referência, ocorrem erros de medição ocasionados pela presença de folhagens (que podem atrapalhar linha de visada) e de troncos no eixo central, dos quais a trena deve ser desviada. Foram mantidas as coordenadas registradas em 2009, as quais foram utilizadas como base na padronização. Para ajustar as coordenadas das árvores que já não estavam mais presentes em 2009, foi utilizado o método de mínimos quadrados, baseado no mapeamento realizado em 2009, conforme descrito a seguir.

O ajuste das coordenadas foi baseado no posicionamento das árvores registradas em 2009 e no ano sobre o qual o ajuste foi realizado. Considerou-se o número N de árvores presentes em 2009 e no ano em questão, no sistema de coordenadas cartesianas $P_i = (x_i, y_i)$, onde $i = 1 \dots N$. As árvores presentes em ambos os anos foram nomeadas $Q_i = (X_i, Y_i)$, onde $i = 1 \dots N$; e P_i e Q_i foram nomeadas como coordenadas da mesma árvore, medidas em dois anos diferentes. Assumiu-se a transformação linear T capaz de transformar o conjunto de pontos Q_i em P_i , de tal forma que $T(Q_i) = P_i$, para cada i de 1 a N . A transformação linear usual para uma matriz 2×2 é, portanto:

$$T = \begin{bmatrix} t_{11} & t_{12} \\ t_{21} & t_{22} \end{bmatrix} \quad (6.1)$$

O objetivo do método é encontrar os valores de t_{11} , t_{12} , t_{21} , t_{22} , de forma que os dados reais, i.e., as coordenadas dos pontos P_i e Q_i , melhor se ajustem ao modelo. Assim, t_{11} , t_{12} , t_{21} , t_{22} são tratadas como variáveis e se procura encontrar os valores de tal forma que o erro seja minimizado. No sistema de coordenadas, escreve-se:

$$T(Q_i) = (t_{11}X_i + t_{12}Y_i, t_{21}X_i + t_{22}Y_i) \quad (6.2)$$

O modelo assume idealmente que $T(Q_i) = P_i$. Contudo, para cada valor de t_{11} , t_{12} , t_{21} , t_{22} , espera-se o seguinte erro associado para cada i :

$$e_i = |T(Q_i) - P_i| \quad (6.3)$$

Em um sistema de coordenadas, temos:

$$e_i = (t_{11}X_i + t_{12}Y_i - x_i)^2 + (t_{21}X_i + t_{22}Y_i - y_i)^2 \quad (6.4)$$

Para minimizar a soma dos quadrados dos erros (S), denomina-se:

$$S = \sum_{i=1}^N e_i^2 \quad (6.5)$$

A função S é considerada como função com quatro variáveis, denominadas: t_{11} , t_{12} , t_{21} , t_{22} . O procedimento padrão de cálculo para minimizar funções como S se dá pela determinação dos pontos críticos, definidos pelo seguinte sistema de equações.

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t_{11}} &= 0 \\ \frac{\partial S}{\partial t_{12}} &= 0 \\ \frac{\partial S}{\partial t_{21}} &= 0 \\ \frac{\partial S}{\partial t_{22}} &= 0 \end{aligned} \quad (6.6)$$

Ao se utilizar a expressão S, tomando as derivadas parciais, as equações são transformadas na seguinte forma:

$$\sum_{i=1}^N (t_{11}X_i + t_{12}Y_i - x_i)X_i = 0 \quad (6.7)$$

$$\sum_{i=1}^N (t_{11}X_i + t_{12}Y_i - x_i)Y_i = 0 \quad (6.8)$$

$$\sum_{i=1}^N (t_{21}X_i + t_{22}Y_i - x_i)X_i = 0 \quad (6.9)$$

$$\sum_{i=1}^N (t_{21}X_i + t_{22}Y_i - x_i)Y_i = 0 \quad (6.10)$$

As quatro equações acima representam um sistema linear, com quatro equações e quatro variáveis, o qual foi solucionado para obtenção dos valores de t_{11} , t_{12} , t_{21} e t_{22} que melhor se ajustassem ao modelo. Uma vez obtidos tais valores, estes foram utilizados na expressão T, para transformar as coordenadas das árvores presentes no ano em questão, mas ausentes em 2009. A solução do sistema de coordenadas foi realizada com o software MathLab.

6.2.5. Índices de Competição

O índice de competição expressa o efeito de plantas vizinhas sobre o crescimento de árvores individuais (Vanclay 2006), denominada árvore focal. No presente estudo foi desenvolvido um modelo, implementado em ambiente *Simile*[®] (Muetzelfeldt e Massheder 2003), por meio do qual foram testados os seguintes índices e suas variações. Os índices foram separados em dois tipos, em função do detalhamento do espaço dentro do raio de vizinhança: aqueles que consideram o espaço contínuo e de forma explícita (espaço explícito), ou seja, a distância relativa entre as árvores; e aqueles que não consideram o espaço de forma explícita dentro do raio de vizinhança (espaço implícito), mas se concentram nos objetos.

Índices centrados no objeto (espaço implícito):

- a) somatório do número de indivíduos dentro do raio de vizinhança (Σn);
- b) somatório dos diâmetros de indivíduos dentro do raio de vizinhança (Σdap);
- c) somatório dos quadrados dos diâmetros dos indivíduos no raio de vizinhança (Σdap^2);
- d) somatório do índice da área basal modificada (Σdap^p).

Índices centrados no espaço explícito:

- e) índice de Hegyi (com raio de vizinhança fixo = 3m);
- f) índice de Hegyi modificado e com raio de vizinhança variável.

Os índices centrados no objeto foram testados com base na fórmula da soma da área basal (AB) das árvores vizinhas, conforme descrito a seguir.

$$AB = \pi \left(\frac{dap}{2} \right)^2 = dap^2 \left(\frac{\pi}{4} \right) \quad (6.11)$$

onde: AB = área basal;

dap = diâmetro tomado a 1.3 metros de altura do solo.

Ao assumir que $p = 2$ e retirando-se a constante $\left(\frac{\pi}{4} \right)$, temos:

$$\text{índice AB modificado} = (\sum dap)^p \quad (6.12)$$

Alterações do parâmetro p na equação 2.15, resultam nos seguintes índices:

- se $p = 0$, então o índice representa diretamente $\sum n$ (**FIGURA 6.1. A**);
- se $p = 1$, então o índice representa $\sum dap$ (**FIGURA 6.1B**);
- se $p = 2$, então o índice representa $\sum dap^2$ (**FIGURA 6.1C**).
- se $p = p_{\text{ótimo}}$, ou seja, se seu valor é parametrizado empiricamente, então o índice representa o índice da área basal modificado $\sum dap^p$.

Os índices centrados no espaço explícito foram baseados no índice de Hegyi (1974) (**EQUAÇÃO 6.13**), o qual considera que a intensidade da competição sofrida pela árvore focal é diretamente proporcional ao tamanho da árvore vizinha (dap_j) e inversamente proporcional ao tamanho da árvore focal (dap_i) e da distância entre elas (**FIGURA 6.2D**). Seu valor representa o somatório da competição exercida por todas as árvores incluídas dentro de um raio fixo de 3 m, definido como raio de vizinhança.

$$Hegyi = \sum_{i \neq j} dap_j / (dap_i \times dist_{ij}) \quad (6.13)$$

Onde dap_j = diâmetro da árvore vizinha j (cm);

dap_i = diâmetro da árvore focal i (cm);

$dist_{ij}$ = distância euclidiana entre a árvore focal i e uma árvore vizinha j .

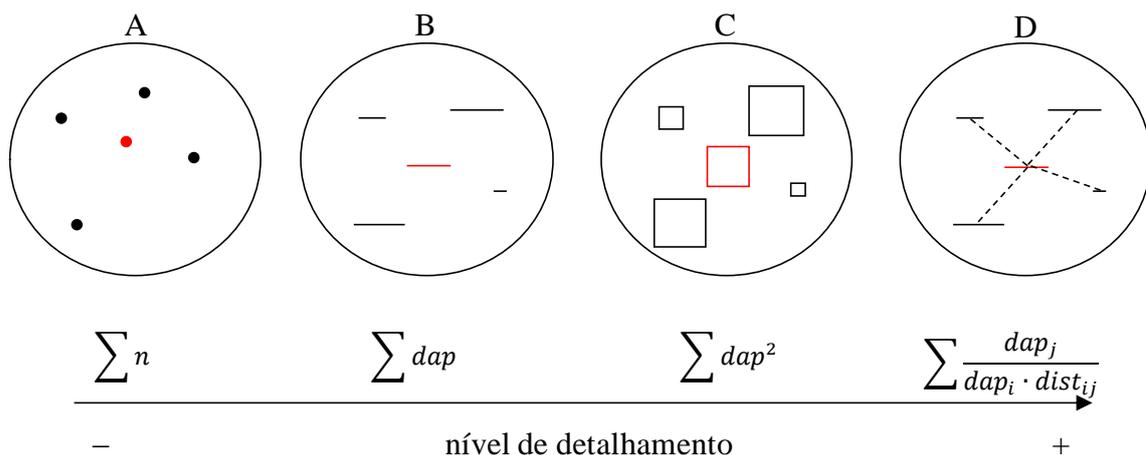


Figura 6.1 – Representação do nível de detalhamento de algumas das variações de índices de competição testadas. Os índices representados de A a C são baseados no espaço implícito; e o índice de Hegyi, representado em D, leva em conta o espaço de forma explícita, dentro do raio de vizinhança.

Em vez do raio fixo de vizinhança fixo, definido pelo índice de (Hegyi 1974), foi utilizada a versão modificada do índice de Hegyi (Vanclay 2006), mais eficiente que o índice

original quando testada para povoamentos plantados (Bristow *et al.* 2006), no qual o raio de vizinhança depende da distância euclidiana entre a árvore focal i e sua possível vizinha j , bem como seus tamanhos. Uma árvore j é, portanto, considerada vizinha da árvore focal i se a razão entre suas distâncias e a soma de seus diâmetros for menor ou igual a um horizonte h (**EQUAÇÃO 6.14**).

$$\text{árvore vizinha} \leftrightarrow \frac{dist_{ij}}{(dap_i + dap_j) \cdot 100} \leq h \quad (6.14)$$

Onde dap_i = diâmetro da árvore focal i (cm);
 dap_j = diâmetro de uma árvore vizinha j (cm);
 $dist_{ij}$ = distância euclidiana entre a árvore).

Além da modificação acima mencionada, foi incorporada à equação original (por razões empíricas e não teóricas) uma constante p (**EQUAÇÃO 6.15**).

$$\text{Hegyi modificado} = \sum_{i \neq j} [dap_j / (dap_i \times dist_{ij})]^p \quad (6.15)$$

onde dap_j = dap da árvore vizinha j (cm);
 dap_i = dap da árvore focal i ;
 $dist_{ij}$ = distância euclidiana entre as árvores i e j ;
 p = constante de parametrização

Os valores ótimos de p e h foram determinados por meio da parametrização com os dados observados, i.e., foram determinados aqueles onde o índice de competição (variável explanatória) apresentou maior poder explanatório sobre o incremento diamétrico observado (variável resposta).

Correção do efeito de borda

O efeito de borda aqui considerado foi aquele que leva à subestimativa do índice de competição para árvores focais situadas próximas à borda do transecto e é causado pela exclusão das árvores vizinhas situadas fora da amostra. A fim de reduzir tal efeito, foi testada a utilização de bordas (faixas) de exclusão de dados de 2 m, 2,45 m e 3 m. As árvores situadas dentro da faixa de exclusão não tiveram seus índices de competição calculados, mas foram utilizadas para o cálculo do índice de competição daquelas situadas dentro da faixa central de inclusão.

6.2.6. Formalização do Modelo no Ambiente *Simile*

O modelo foi construído no ambiente *Simile*: programa de modelagem declarativa e visual, que combina a abordagem da dinâmica de sistemas (compartimento-fluxo) com a abordagem baseada no objeto, permitindo a modelagem espacial e individualizada (Muetzelfeldt e Massheder 2003), incluindo o estudo de índices de competição entre árvores (Vanclay 2006). O modelo foi formalizado conforme representado na **FIGURA 6.2**, de forma que fosse possível a parametrização de h e p e a avaliação dos parâmetros e índices acima descritos, por meio de uma estatística simples, descrita mais adiante.

O modelo é dividido em submodelos, ou seja, compartimentos que contêm uma coleção de elementos (incluindo outros submodelos), que separam visualmente modelos complexos em diferentes seções (Muetzelfeldt e Massheder 2003). Na figura acima, o submodelo *All data* contém as variáveis que compõem o modelo, descritas a seguir:

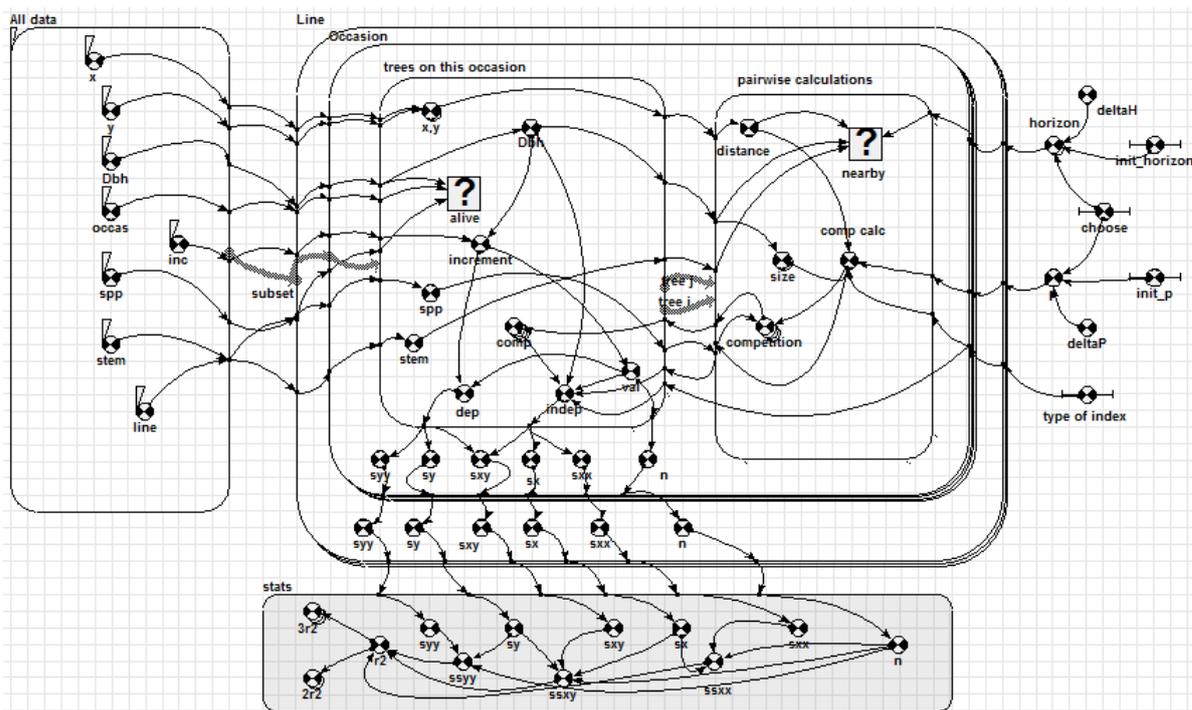


Figura 6.2 – Representação do modelo para determinação do índice de competição de Hegyi modificado no *Simile*.

O modelo é dividido em submodelos, que são compartimentos que contêm a coleção de elementos (incluindo outros submodelos), que separam visualmente um modelo complexo

em diferentes seções (Muetzelfeldt e Massheder 2003). Na figura acima, o submodelo *All data* contém as variáveis que compõem o modelo, descritas a seguir:

- dimensão no eixo x (*x*), dimensão no eixo y (*y*) e *dap* (*Dbh*) – utilizadas para computar os índices de competição;
- incremento (*inc*) – utilizado como referência para analisar a capacidade de um índice em explicar o incremento diamétrico observado;
- transecto (*line*) e ocasião de medição (*occas*) – utilizadas na filtragem de dados, de forma que os procedimentos sejam computados somente entre indivíduos situados na mesma linha e que ocorrem na mesma ocasião;
- fuste (*stem*) – que identifica uma única árvore, utilizada para impedir que seja computada a competição de uma árvore consigo mesma.
- espécie (*spp*) – o que possibilita uma análise posterior, em nível de espécie.

Foram criados os submodelos *Line* e *Occasion* para que o cálculo fosse realizado separadamente para cada transecto em cada ocasião, de forma a reduzir o tempo de processamento no *Simile*.

No submodelo *trees on this occasion*, foi criado o elemento *Alive*, o qual representa um condicionante, onde são expressas as condições nas quais o submodelo irá funcionar. Observa-se na **FIGURA 6.2**, que o elemento *Alive* recebe setas de influência de três variáveis (*dbh*, *line* e *occas*). Nesse caso, as relações de influência representam os seguintes condicionantes:

- que o *dap* > 0, i.e., somente árvores vivas;
- que as ocasiões (anos de medição) sejam semelhantes ($occas_i = occas_j$);
- que as árvores pertençam a um mesmo transecto ($line_i = line_j$).

Ainda nesse submodelo, as variáveis *x* e *y* são combinadas na variável de posição (*x,y*). O incremento (*inc*) é utilizado para compor uma nova variável, denominada variável dependente (*dep*), a qual é referência para se verificar o poder explanatório do índice de competição, descrito mais adiante. Na tentativa de isolar o efeito do índice de competição do efeito do diâmetro sobre incremento diamétrico, foi tomada como variável dependente a razão entre o incremento e o quadrado do *dap* (EQUAÇÃO 6.16).

$$y_{i_k} = \frac{inc_{i_k}}{(dap_{i_k})^2} \quad (6.16)$$

Onde: y_{ik} = variável dependente da árvore focal i na ocasião k ;
inc = incremento diamétrico (cm);
dap = diâmetro a altura do peito (cm).

O índice de competição de cada árvore focal (em cada ocasião) é representado pela variável independente (*indep*), a qual é constituída da soma das interações exercidas pelas árvores vizinhas, ou seja, o somatório dos valores obtidos com todos os cálculos pareados entre a árvore focal e cada uma de suas árvores vizinhas. Estes cálculos pareados são computados no submodelo *pairwise calculations*.

O submodelo *pairwise calculation* representa os cálculos realizados para cada par de árvores, composto pela árvore focal i e a árvore vizinha j . A variável *size* representa um vetor com os valores de diâmetro, ou seja $[dbh_i, dbh_j]$. Na variável *distance* é realizado o cálculo da distância euclidiana entre as árvores i e j , a partir de suas coordenadas de posição (x,y) . O elemento condicionante *Nearby* define que somente deverão ser realizados os procedimentos que atenderem às seguintes condições:

- que sejam satisfeitas as condições descritas na **EQUAÇÃO 6.14**, ou seja, que sejam somente computadas as árvores incluídas no raio de vizinhança de uma árvore focal, que depende das variáveis *dbh*, *distance* e *horizon*.

- que a árvore focal i seja diferente dela mesma, ou seja, $(stem_i \neq stem_j)$, excluindo-se o cômputo da competição de uma árvore consigo mesma.

A parametrização de *horizon* (h) e p ocorre separadamente, ou seja, a simulação leva à variação somente em p ou somente em *horizon*, dependendo da opção selecionada na variável *choose*. O modelo é executado de forma que a simulação comece a partir da variável inicial fixa (*init_p* ou *init_h*), a qual é acrescida, a cada simulação consecutiva, pela magnitude definida em delta (*delta_p* ou *delta_h*, respectivamente), que nesse caso possui o valor de 0,01 para *delta_p* e para *delta_h*.

Para testar o índice de Hegyi com raio fixo de 3 m, foi realizada a modificação na variável *horizon*, que passou a ter o valor de 3, e foram removidas as variáveis *init_p*, *choose* e *delta_h*. (**FIGURA 6.3**). Adicionalmente, no elemento *Nearby*, foi alterada a condicionante referente ao raio de vizinhança, que passa a ser $distance \geq 3m$.

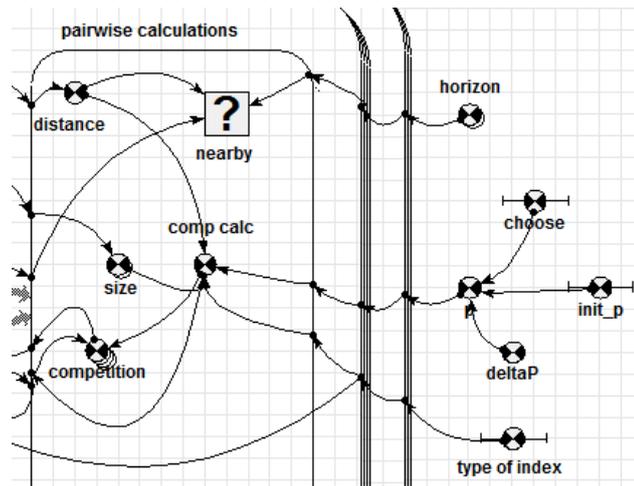


Figura 6.3 – Detalhe da modificação no modelo para testar o raio fixo de 3m para o índice de competição de Hegyi.

No submodelo *Occasion*, a variável *val* tem a função de definir a borda (excluindo-se os indivíduos cuja coordenada *x* seja maior que dado limite) além de excluir os indivíduos cujo incremento diamétrico foi zero. Nesse mesmo submodelo, são realizados os primeiros cálculos a fim de se avaliar a eficiência dos índices testados. Para testar o quanto cada índice é capaz de explicar o incremento diamétrico, foi calculada uma estatística simples baseada na diferença da soma dos quadrados. Assim, foram definidas as variáveis que representam a soma dos quadrados e os produtos das variáveis dependentes e independentes das árvores contidas nas diferentes ocasiões.

No submodelo *Line* foram também foram representadas estas variáveis, mas incluindo as árvores contidas nas diferentes linhas (**FIGURA 6.4**).

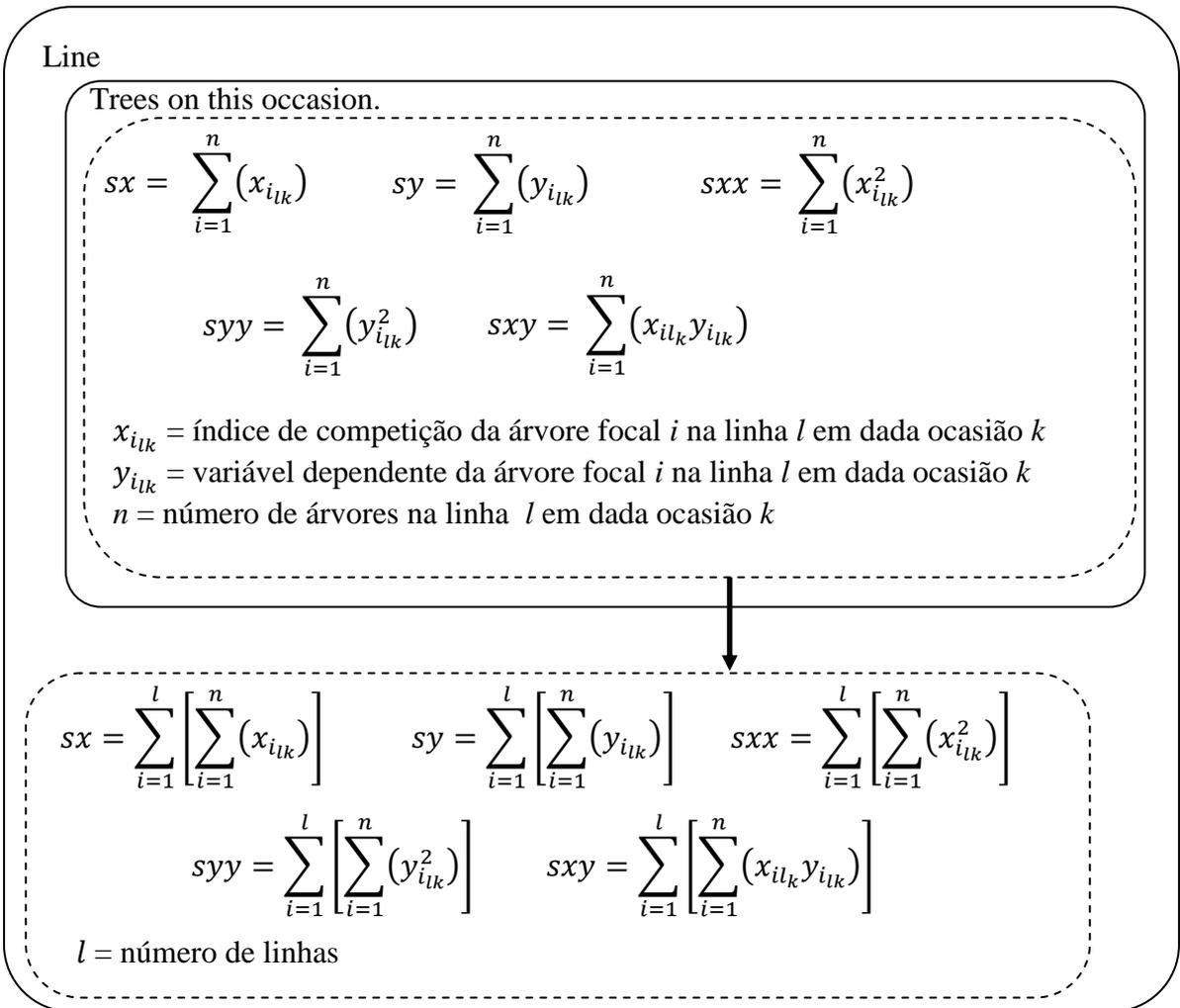


Figura 6.4 – Representação gráfica e fórmulas contidas nos sub-modelos *lines* e *occasion* no *Simile*.

No submodelo *Stats*, está formulada a estatística (r^2) utilizada para avaliar os parâmetros e a eficiência dos índices testados (**FIGURA 6.5**).

$$ssxx = sxx - \left[\frac{sx \cdot sx}{N} \right] = \sum_{i=1}^k \left\{ \sum_{l=1}^l \left[\sum_{i=1}^n (x_{i_k}^2) \right] \right\} - \frac{\sum_{i=1}^k \{ \sum_{l=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k})] \} \cdot \sum_{i=1}^k \{ \sum_{l=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k})] \}}{N}$$

$$ssyy = syy - \left[\frac{sy \cdot sy}{N} \right] = \sum_{i=1}^k \left\{ \sum_{l=1}^l \left[\sum_{i=1}^n (y_{i_k}^2) \right] \right\} - \left\{ \frac{\sum_{i=1}^k \{ \sum_{l=1}^l [\sum_{i=1}^n (y_{i_k})] \} \cdot \sum_{i=1}^k \{ \sum_{l=1}^l [\sum_{i=1}^n (y_{i_k})] \}}{N} \right\}$$

$$ssxy = sxy - \left[\frac{sx \cdot sy}{N} \right] = \sum_{i=1}^k \left\{ \sum_{l=1}^l \left[\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k}) \right] \right\} - \left\{ \frac{\sum_{i=1}^k \{ \sum_{l=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k})] \} \cdot \sum_{i=1}^k \{ \sum_{l=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k})] \}}{N} \right\}$$

x_{i_k} = índice de competição de uma árvore focal i na linha l em dada ocasião k
 y_{i_k} = variável dependente de uma árvore focal i na linha l em dada ocasião k
 n = número de árvores na linha l em dada ocasião k
 l = número de linhas
 N = número total de árvores em todas as linhas em todas as ocasiões

$$r^2 = \frac{ssxy \cdot ssxy}{ssxx \cdot ssyy} = \frac{\left\{ \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k})] \cdot \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k})] \right\} \cdot \left\{ \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k})] \cdot \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k} y_{i_k})] \right\}}{\left\{ \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k}^2)] - \left\{ \frac{\sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k})] \cdot \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (x_{i_k})]}{N} \right\} \right\} \cdot \left\{ \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (y_{i_k}^2)] - \left\{ \frac{\sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (y_{i_k})] \cdot \sum_{k=1}^l [\sum_{i=1}^n (y_{i_k})]}{N} \right\} \right\}}$$

Figura 6.5 – Representação gráfica e fórmulas contidas no submodelo **Stats** para o cálculo da estatística (r^2) utilizada para a parametrização e avaliação da eficiência dos índices de competição em explicar o incremento diamétrico.

6.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.3.1. Análise dos Dados de Altura

Foram verificadas inconsistências em muitos dos valores registrados como, por exemplo, árvores que tiveram a altura bastante elevada no primeiro inventário, e registros bem menores nos anos subsequentes. Estas diferenças indicam erros de medição e, por essa razão, a altura não foi incluída no modelo como variável explanatória.

A determinação exata da altura das árvores em matas com o dossel fechado, onde muitas copas se entrelaçam é tarefa difícil. Muitas vezes não é possível visualizar com clareza a parte superior das copas, e nem sempre as réguas utilizadas para esse fim as alcançam, sendo necessário ao observador fazer estimativas. Em inventários contínuos de longa duração, esse tipo de erro é agravado pelo fato de que, muitas vezes, as equipes de medição são diferentes ao longo do tempo, e cada medidor possui parâmetros subjetivos próprios nas estimativas visuais.

Relação entre Altura e Diâmetro

As regressões entre diâmetro e altura resultaram, de forma geral, em coeficientes de determinação (R^2) muito baixos (**TABELA 6.1**). A maioria das espécies (70%) teve um R^2 menor que 0,5. A espécie com maior variância explicada foi ($R^2 = 0,71$) foi *Machaerium acutifolium*. A análise gráfica das curvas de regressão para espécies com mais de 16 indivíduos (**FIGURA 6.6** e **FIGURA 6.7**), revelou que, embora haja exceções, as curvas de regressão apresentaram comportamento semelhante para a maioria das espécies. Isso diminui a importância relativa de se incluir a altura como variável explanatória.

Tabela 6.1 – Funções de regressão da altura em função do diâmetro das espécies mais abundantes (n >17) na mata de galeria do Ribeirão do Gama em 1985. Onde n= número de indivíduos; dap = diâmetro a 1.30 de altura; R² = coeficiente de determinação; T = tolerante à sombra, H = heliófita não pioneira, P = pioneira. As espécies estão ordenadas em ordem crescente de R².

Espécie	n	Função de regressão	DAP a h _{máx}	h _{máx}	R ²	Grupo ecológico
<i>Nectandra oppositifolia</i>	71	y = -0.0942x ² + 9.0624x + 13	48.10	230.96	-0.127	T
<i>Ouratea castaneaenifolia</i>	35	y = -0.2045x ² + 10.574x + 13	25.85	149.69	0.044	H
<i>Copaifera langsdorfi</i>	73	y = -0.0664x ² + 7.7648x + 13	58.47	240.00	0.098	H
<i>Callisthene major</i>	43	y = -0.083x ² + 8.3773x + 13	50.47	224.38	0.193	H
<i>Emmotum nittens</i>	35	y = -0.1361x ² + 9.8219x + 13	36.08	190.20	0.207	H
<i>Cheilochlinium cognatum</i>	103	y = -0.1153x ² + 7.3356x + 13	31.81	129.68	0.210	T
<i>Roupala montana</i>	21	y = -0.1969x ² + 11.462x + 13	29.11	179.81	0.254	H
<i>Amaioua guianensis</i>	104	y = -0.1335x ² + 9.0534x + 13	33.91	166.49	0.273	T
<i>Tapirira guianensis</i>	71	y = -0.1128x ² + 9.4012x + 13	41.67	208.88	0.359	T
<i>Maytenus alaternoides</i>	37	y = -0.0658x ² + 6.6487x + 13	50.52	180.95	0.381	T
<i>Myrsine coriacea</i>	20	y = -0.1204x ² + 9.8262x + 13	40.81	213.49	0.381	H
<i>Cupania vernalis</i>	31	y = -0.2018x ² + 11.255x + 13	27.89	169.93	0.389	T
<i>Pitpocarpha macropoda</i>	80	y = -0.2156x ² + 12.985x + 13	30.11	208.51	0.407	P
<i>Lamanonia ternata</i>	94	y = -0.0563x ² + 6.7332x + 13	59.80	214.31	0.415	H
<i>Salacia elliptica</i>	37	y = -0.0458x ² + 5.0814x + 13	55.47	153.94	0.430	T
<i>Guatteria sellowinana</i>	104	y = -0.1468x ² + 10.33x + 13	35.18	194.72	0.432	T
<i>Micropholis venulosa</i>	20	y = -0.1282x ² + 9.8087x + 13	38.26	200.62	0.455	T
<i>Matayba guianensis</i>	32	y = -0.1312x ² + 10.001x + 13	38.11	203.59	0.456	T
<i>Licania apetala</i>	100	y = -0.1126x ² + 9.1322x + 13	40.55	198.16	0.525	T
<i>Aspidosperma olivaceum</i>	89	y = -0.1141x ² + 9.5159x + 13	41.70	211.41	0.546	H
<i>Protium heptaphyllum</i>	87	y = -0.1432x ² + 10.212x + 13	35.66	195.06	0.566	T
<i>Metrodorea pubescens</i>	99	y = -0.1554x ² + 10.418x + 13	33.52	187.61	0.581	T
<i>Maprounea guianensis</i>	18	y = -0.0854x ² + 8.8507x + 13	51.82	242.32	0.602	H
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	47	y = -0.0985x ² + 8.7804x + 13	44.57	208.67	0.627	T
<i>Machaerium acutifolium</i>	21	y = -0.0728x ² + 7.7798x + 13	53.43	220.85	0.713	H

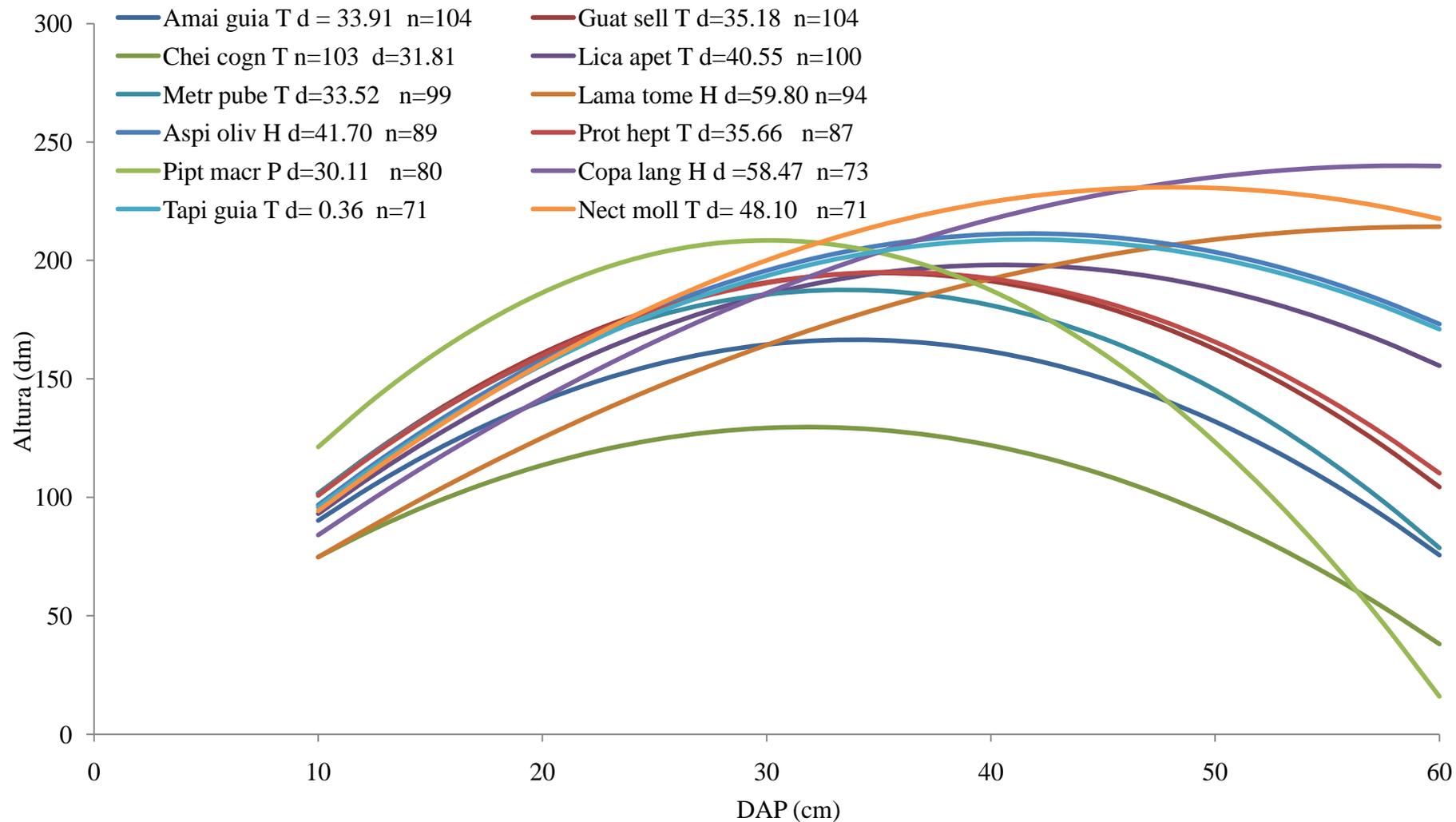


Figura 6.6 – Curvas de regressão para as doze espécies mais abundantes ($n > 70$) na mata de galeria do Ribeirão do Gama, registradas em 1985. Onde n = número de indivíduos; d = diâmetro no qual a altura máxima da espécie foi observada; H = heliófita não pioneira; T = tolerante à sombra; P = Pioneira

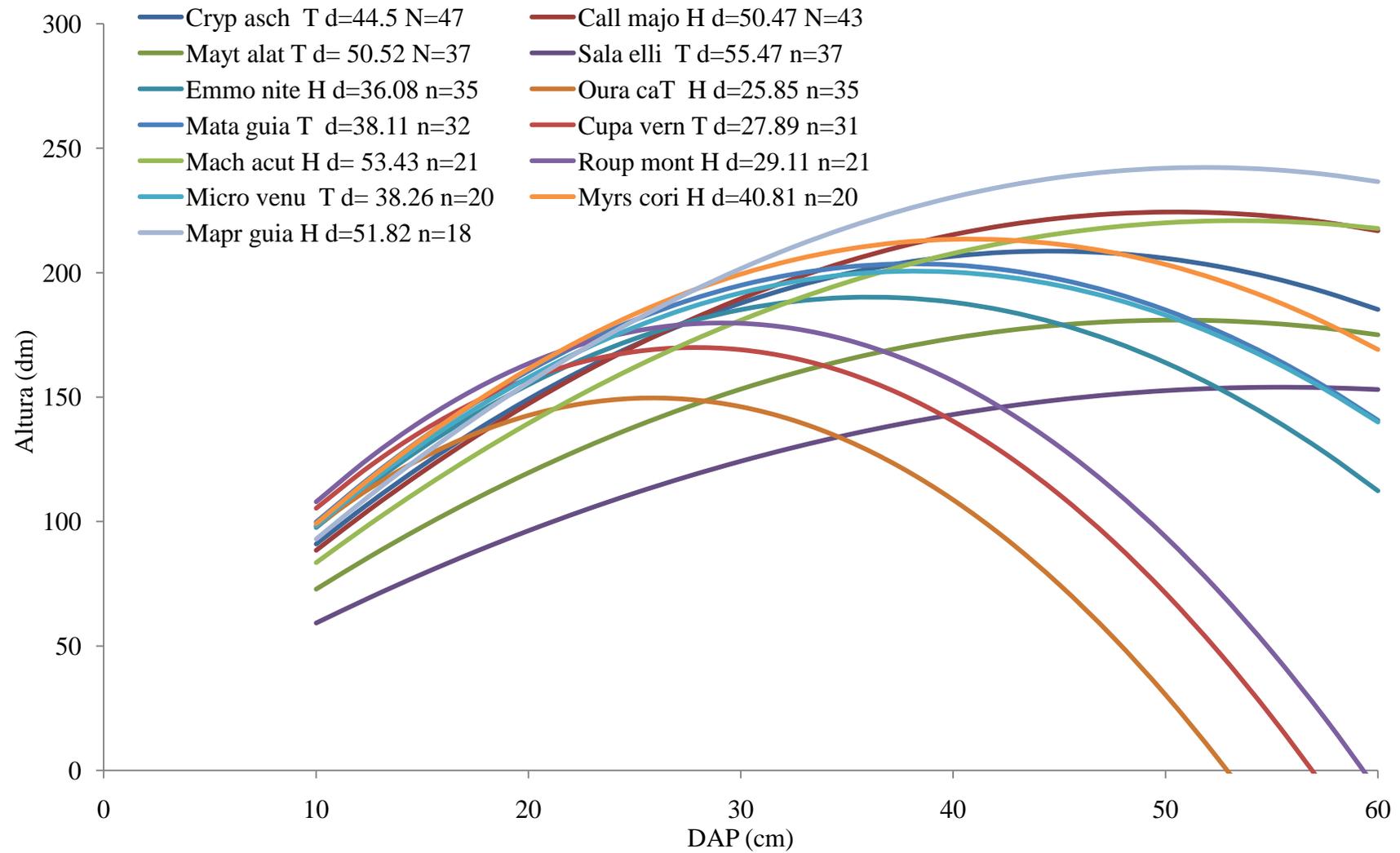


Figura 6.7 – Curvas de regressão para espécies ($70 > n > 17$) na mata de galeria do Ribeirão do Gama, registradas em 1985. Onde n = número de indivíduos; d= diâmetro no qual a altura máxima da espécie foi observada; H=heliófita não pioneira; T = tolerante à sombra; P= Pioneira.

6.3.3. Padronização dos Dados de Posicionamento das Árvores

Os valores das variáveis de transformação das coordenadas da **EQUAÇÃO 2.2** (t_{11} , t_{12} , t_{21} e t_{22}) para os anos de 1985, 1988, 1991, 1994 e 2004, estão apresentados na **TABELA 6.2**.

Tabela 6.2 – Variáveis utilizadas no método dos mínimos quadrados para a padronização das coordenadas de posicionamento.

variáveis/anos	2004	1994	1991	1988	1985
t_{11}	0,9712	0,9274	0,9348	0,9358	0,9368
t_{12}	-0,001	0,001	0,001	0	0
t_{21}	-0,0094	0,0116	0,0006	-0,0078	-0,094
t_{22}	0,9986	0,9998	1,0001	0,9998	0,9998

Tendo em vista que em 1999 não foram registradas quaisquer coordenadas, as árvores que ingressaram no levantamento em 1999 e não estavam mais presentes em 2004 (39 árvores) foram eliminadas do estudo por completo.

6.3.4. Índices de Competição

Todos os índices testados foram ineficientes em explicar a variabilidade do incremento diamétrico, conforme demonstrado pelos valores da estatística r^2 próximos de zero, resumidos na **TABELA 6.3**. Mesmo assim, aspectos relevantes sobre diferenças, limites e parâmetros encontrados merecem atenção.

Tabela 6.3 – Índices de competição testados com seus respectivos valores máximos de r^2 (r^2_{\max}) e parâmetros (h e p) – fixos e otimizados, a partir de simulações com e sem borda de exclusão de 3 m. Onde $r^2\Delta$ representa a diferença relativa, em termos percentuais, entre o r^2 obtido com borda de exclusão de 3 m de largura e o r^2 obtido sem borda de exclusão de dados.

índice	p_{fixo}	h_{fixo}	sem borda de exclusão			com borda de exclusão =3 m			$r^2\Delta(\%)$
			p_{otimo}	h_{otimo}	r^2_{\max}	p_{otimo}	h_{otimo}	r^2_{\max}	
Σn	0	na	na	0,4	0,024594	na	0,21	0,037622	52,97
Σdap	1	na	na	0,4	0,034245	na	0,21	0,043369	26,64
Σdap^2	2	na	na	0,53	0,034749	na	0,31	0,038934	12,04
Σdap^p	na	na	1,59	0,53	0,035442	1	0,21	0,043369	22,37
Hegyi modificado	na	na	0,01	0,4	0,024613	0,12	0,21	0,039329	59,79
Hegyi com raio variável	1	na	na	0,1	0,000348	na	0,1	0,001837	428,15
Hegyi com raio fixo	1	na	na	na	0,000106	na	0,1	0,000011	-89,14

A utilização da borda de exclusão levou ao aumento no r^2 em todos os índices. A faixa de exclusão com 3 m de largura foi a que levou aos melhores resultados (**TABELA 2.2**). Os limites da borda (largura) também interferiram no comportamento geral das curvas de cada índice, bem como nos valores ótimos para o parâmetro h , que define o horizonte de procura.

Sem borda de exclusão

Ao considerar-se os quatro índices baseados no objeto, Σn , Σdap , Σdap^2 e Σdap^p , os dois primeiros tiveram um $h_{\text{ótimo}}$ semelhante ($h_{\text{ótimo}} = 0,4$), enquanto Σdap^2 e Σdap^p tiveram raios de procura maiores, $h_{\text{ótimo}} = 0,52$ e $h_{\text{ótimo}} = 0,53$, respectivamente (**FIGURA 6.8**).

Ainda na **FIGURA 6.8**, observa-se que o r^2 máximo ($r^2_{\text{máx}}$) alcançado para cada índice aumentou de acordo com seu detalhamento. O índice de menor detalhamento (Σn) foi o menos eficiente ($r^2_{\text{máx}} = 0,0246$), seguido do índice do Σdap , que teve um aumento relativo em r^2 na ordem de 39,2% ($r^2_{\text{máx}} = 0,0343$). O índice Σdap^2 foi somente ligeiramente (1,5 %) superior ao anterior ($r^2_{\text{máx}} = 0,0345$), cujas curvas interceptam-se em $h = 0,48$. O índice Σdap^p teve o maior $r^2_{\text{máx}}$ ($r^2_{\text{máx}} = 0,0354$), o qual foi apenas 1,99(%)

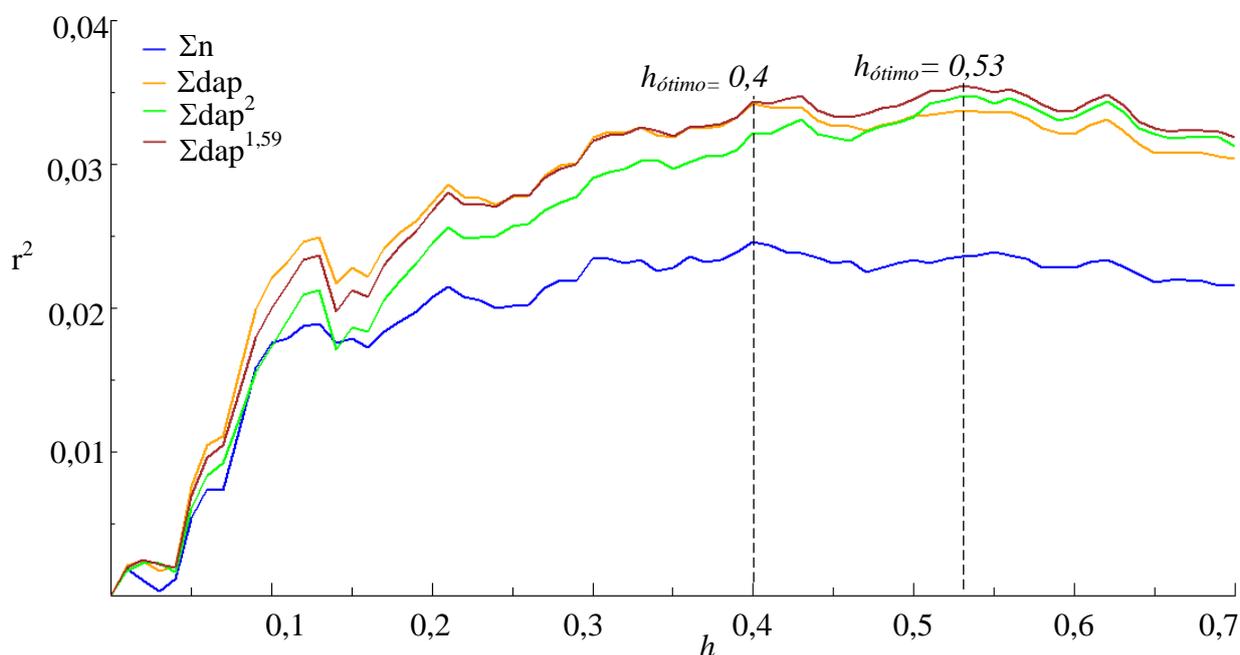


Figura 6.8 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices Σn , Σdap , Σdap^2 e Σdap^p (onde $p = 1,59$), sem a utilização de uma borda de exclusão de dados.

O índice de Hegyi modificado obteve um $h_{\text{ótimo}} = 0,4$ (semelhante aos índices Σn e Σdap) e um $p_{\text{ótimo}} = 0,01$ (**FIGURA 6.9**) cujo valor tão próximo a zero fez com que o seu $r^2_{\text{máx}}$ ($r^2_{\text{máx}} = 0,0246$) e o comportamento de sua curva de r^2 fosse quase idêntico ao da curva do Σn , onde $p = 0$ (**FIGURA 6.10**).

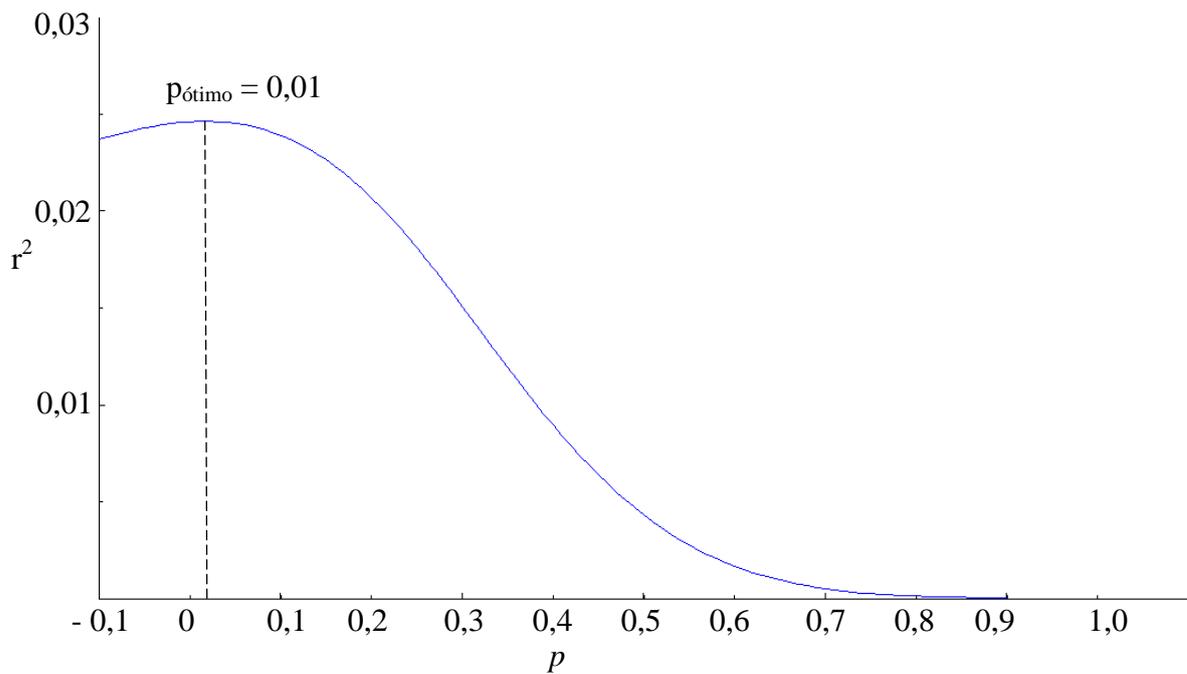


Figura 6.9 – Estatística r^2 em função de p , para o índice de Hegyi modificado sem borda de exclusão e um $h_{\text{fixo}} = 0,4$.

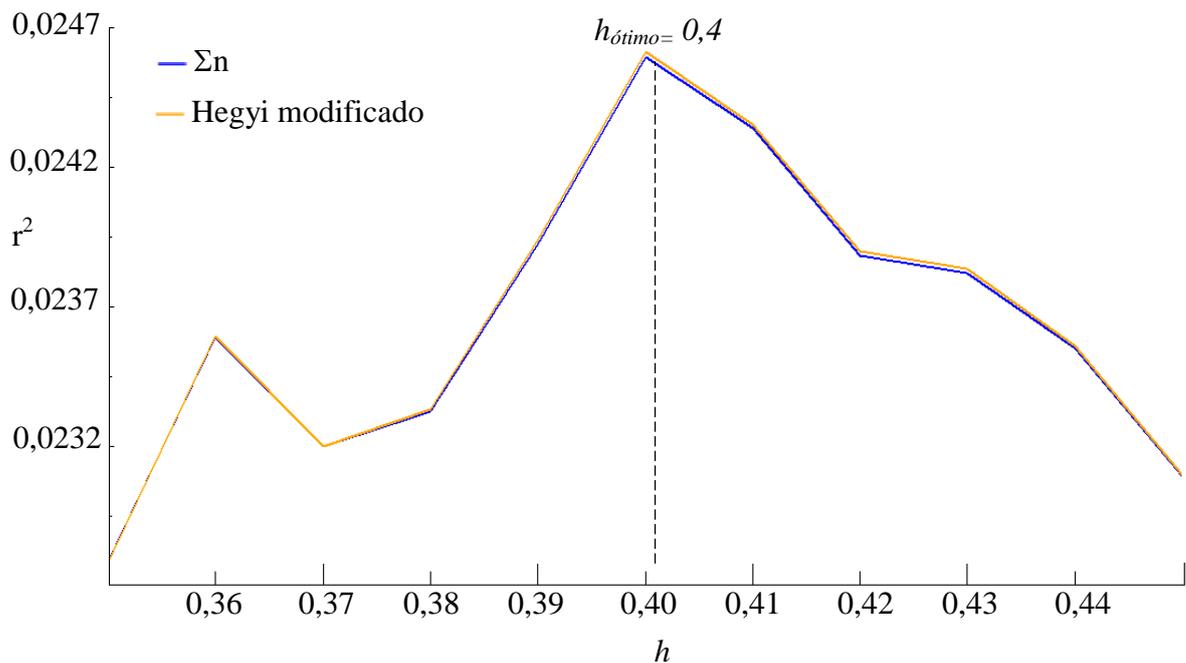


Figura 6.10 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices do somatório do número de árvores vizinhas Σn e do índice de Hegyi modificado (com um $p_{\text{ótimo}} = 0,01$) sem considerar uma borda de exclusão de dados.

Borda de exclusão de 3 m

Com a borda de exclusão de 3 m, o $h_{\text{ótimo}}$ também foi semelhante para os índices Σn , Σdap e índice de Hegyi modificado ($h_{\text{ótimo}} = 0,21$), enquanto o $h_{\text{ótimo}}$ do Σdap^2 também foi pouco maior, $h_{\text{ótimo}} = 0,31$ (**FIGURA 6.11**). O Σn continuou com o menor $r^2_{\text{máx}}$, ($r^2_{\text{máx}} =$

0,0376), o qual aumentou 52,97% em relação à simulação do mesmo índice sem borda de exclusão. Na parametrização de Σdap^p , foi obtido um $p_{\text{ótimo}} = 1$, o que corresponde ao índice Σdap (FIGURA 6.12)

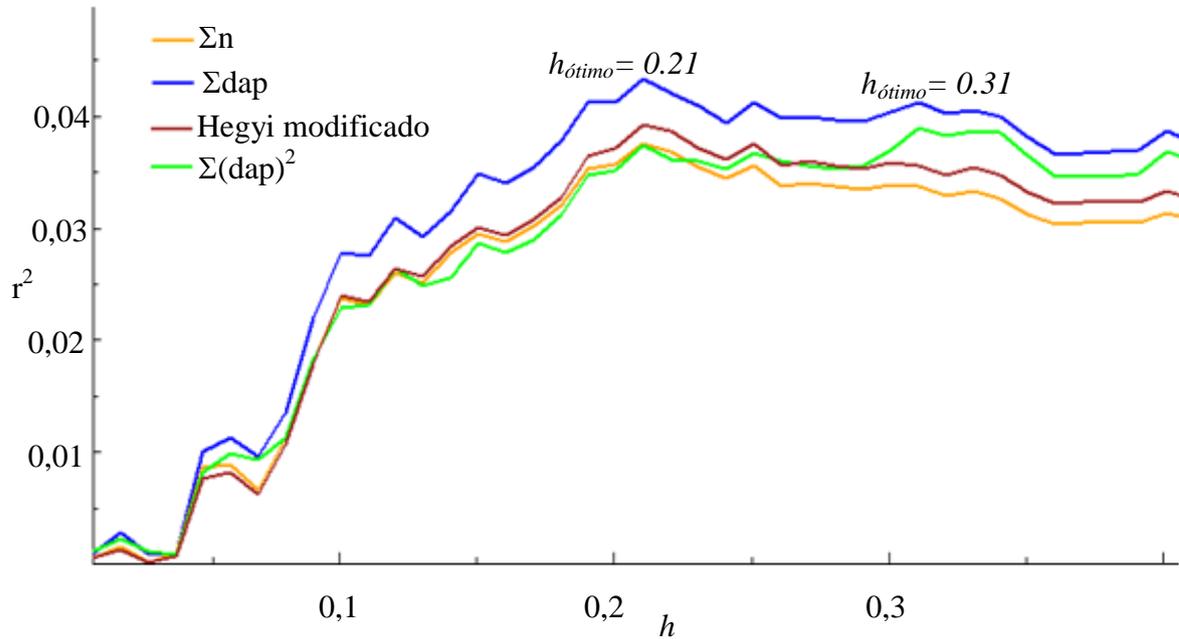


Figura 6.11 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices $\Sigma n, \Sigma dap, \Sigma(dap)^2$ e índice de Hegyi modificado, considerando uma borda de exclusão de dados de 3m de largura.

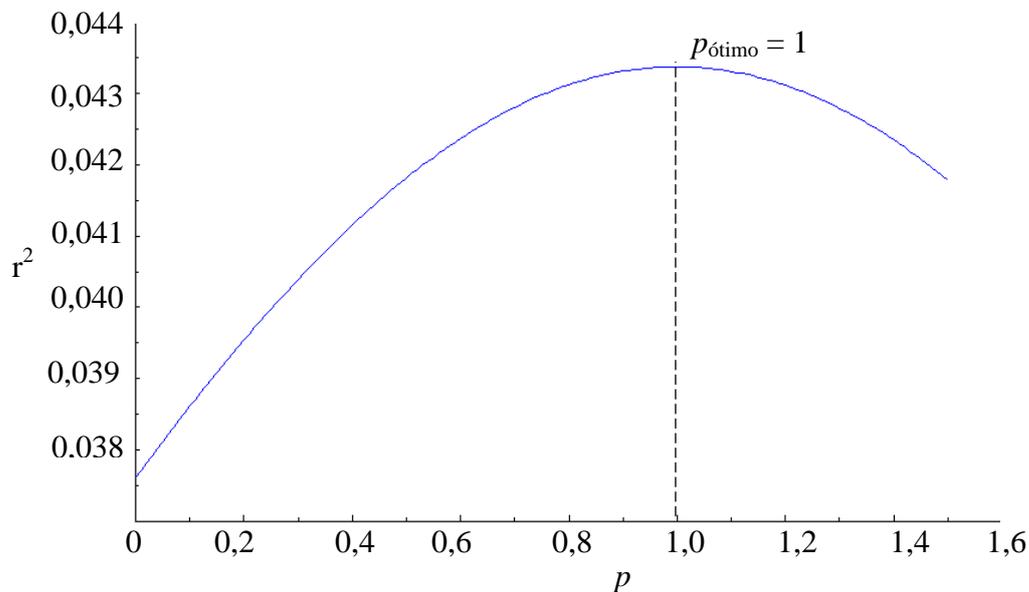


Figura 6.12 – Gráfico de iteração no *Simile* para determinação do valor ótimo do parâmetro p para o índice Σdap^p com uma borda de exclusão de dados de 3 m de largura.

O índice de Hegyi teve um $r^2_{\text{máx}}$ pouco maior (4,54%) que do Σn , com um $p_{\text{ótimo}} = 0,12$ (**FIGURA 6.13**) e um $r^2_{\text{máx}} = 0,0393$, este último representou um aumento de 59,28 % em relação à simulação com o mesmo índice sem borda de exclusão. O Σdap^2 , cujo r^2 aumentou 12,04% quando comparado à simulação sem borda de exclusão ($r^2 = 0,0389$) foi inferior ao Σdap , ($r^2 = 0,0434$), cujo r^2 aumentou em 26,64% em relação à situação sem borda de exclusão.

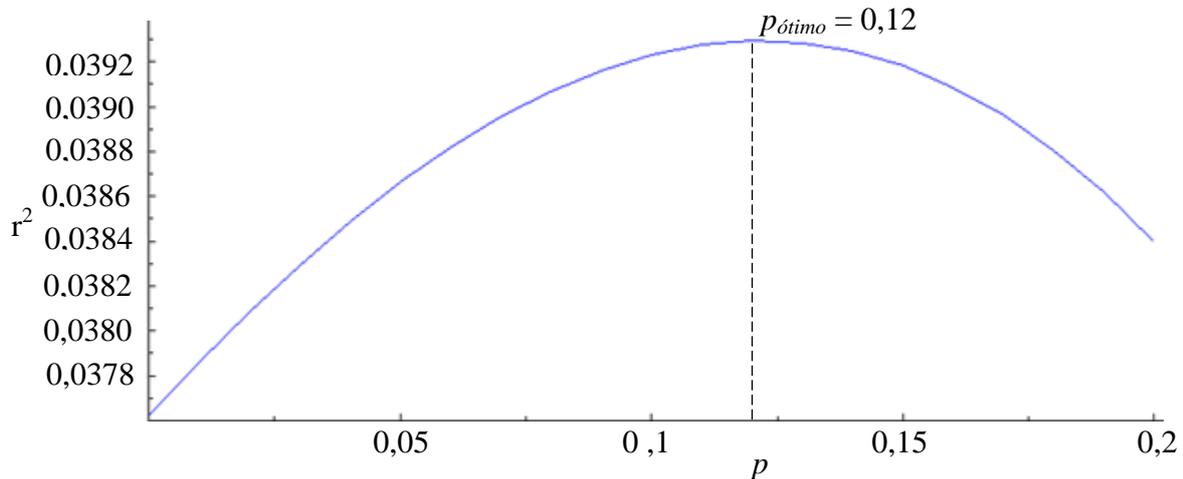


Figura 6.13 Gráfico de iteração no *Simile* para determinação do valor ótimo do parâmetro p para o índice de Hegyi modificado.

Raio de vizinhança

Dentre os fatores que podem ter contribuído para os baixos r^2 encontrados, está a relação entre o raio de vizinhança e a limitação imposta pela largura dos transectos. Considerado o $h_{\text{ótimo}} = 0,21$, que levou ao maior $r^2_{\text{máx}}$, para um par de árvores com o menor diâmetro possível ($dap = 10$ cm), o raio de vizinhança é de 4,2 m. Assim, para árvores focais (com $dap = 10$ cm), situadas sobre o eixo central do transecto, todas as árvores de $dap = 10$ cm em seu raio de vizinhança deveriam ser incluídas na análise (**Figura 6.14A**). Contudo, se a árvore focal estiver situada próxima à borda de exclusão, seu raio de vizinhança, em relação a uma árvore com $dap = 10$, irá ultrapassar o transecto, o que vai subestimar o valor do índice de competição para a árvore focal (**Figura 6.14B**). Vale ressaltar que quanto maior a árvore, maior será o raio de vizinhança e, conseqüentemente, maior será o erro causado por essa subestimativa. Isto indica que o desenho experimental em transectos estreitos (10 m) impõe grande limitação para o estudo de índices de competição e modelos de crescimento especializados.

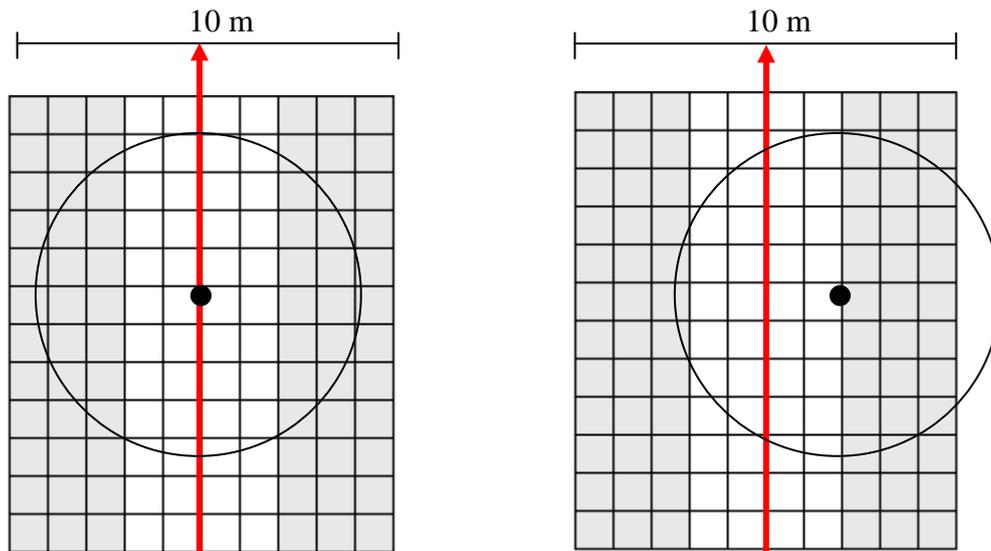


Figura 6.14 – Representação de um raio de vizinhança de 4.2 m, considerando um par de árvores com $dap = 10$ cm. O ponto preto representa a árvore focal. A seta vermelha representa o eixo central do transecto com 10 m de largura. Os quadrados cinza representam a borda de exclusão de 3 m. A. Uma árvore focal situada ao longo do eixo central do transecto, com seu raio de vizinhança inteiramente contido na amostra. B. Uma árvore focal situada próxima à borda de exclusão, cujo raio ultrapassa o transecto amostrado.

Considerando hipoteticamente as duas árvores de maior dap na amostra (108,23 e 97,085 cm), o raio de vizinhança entre as duas (para um $h = 0,21$) seria de 43,12 m. Sob o ponto de vista biológico, o conceito do raio variável é mais realista que o do raio fixo, e que o raio mínimo de 4,2 m é razoável. Por outro lado, o raio máximo de 43,12 m, embora possa fazer sentido para florestas tropicais amazônicas, é extenso demais ao se considerar a competição entre duas árvores em matas de galeria no Cerrado. Assim, o modelo pode ser aprimorado em relação ao limite superior de seu raio variável, de forma a limitar o raio máximo a dimensões que façam sentido biológico. Considerando a abundância de nutrientes presentes na serrapilheira da mata de galeria, assume-se que a competição por luz seja o fator limitante no crescimento. Nesse caso, o tamanho máximo deve ser função do potencial máximo de sombreamento da copa das maiores árvores. Na competição por recursos no solo (água e nutrientes), a dimensão do raio máximo de vizinhança deve ser função do sistema radicular.

O fato de que a largura de 10 m é insuficiente estudar a competição local, com modelos dependentes de distância, abre caminho para a seguinte discussão. A única maneira de se observar mudanças locais em longo prazo em florestas é por meio de inventários de longa duração. Os dados de longa duração que dispomos hoje foram iniciados quando o foco nas ciências florestais era voltado para dinâmica de comunidades e populações, e não centrado no

indivíduo. Além disso, não se dispunha de tantas ferramentas (estatística-computacionais) para análises baseadas no indivíduo e dependentes de distância. A importância de estudos de longa duração ganhou merecido destaque em programas nacionais de fomento à pesquisa, como o PELD-CNPq, e nas redes regionais, como as redes de parcelas permanentes. Muitos delineamentos implementados atualmente herdaram características estruturais que foram criadas para responder outras perguntas e cumprir objetivos distintos, muitos deles de caráter mais descritivo. Contudo, não podem auxiliar na investigação de processos locais dependentes de distância baseados no indivíduo. Assim, deve ser dada atenção especial a esse fato, se o Brasil quiser ter futuro na modelagem matemática espacializada em florestas. É, portanto, uma recomendação desse estudo, incorporar a modelagem em longo prazo no planejamento de inventários contínuos, particularmente em relação ao dimensionamento das parcelas adequadas para a análise espacial em nível local. Além disso, deve ser realizada a padronização de métodos para obtenção das variáveis de posicionamento, as quais nem sempre são devidamente medidas, mas apenas estimadas visualmente com precisão em metros; bem como a busca de métodos mais precisos para a determinação da altura, que é variável importante na competição por luz.

Variabilidade funcional

Outro fator relevante que contribuiu para os resultados foi a grande incidência de espécies e indivíduos tolerantes. Das 12.649 observações utilizadas nas simulações, 60,8% são de árvores tolerantes. Ao considerarmos a competição por luz, o incremento diamétrico de espécies tolerantes não é tão afetado negativamente pelo sombreamento de uma grande árvore vizinha, como ocorre com espécies heliófitas. Isto não foi contabilizado pelos índices de competição testados, já que estes não fazem distinção entre a espécie ou suas preferências e adaptações à luminosidade. Assim, sugere-se também outro aprimoramento simples ao modelo: a atribuição de um peso (constante) em função do grupo ecológico da árvore focal.

Na mata de galeria do ribeirão do Gama, as altas taxas de incremento diamétrico foram associadas a espécies heliófitas. Por outro lado, também foram observados valores altos e extremos de incremento individual em árvores classificadas como tolerantes, o que é resultado da grande elasticidade (flexibilidade fotossintética) destas espécies. Embora sejam tolerantes e adaptadas aos imprevisíveis “sunflecks”, elas também têm altas taxas de incremento quando expostas a maiores níveis de incidência solar. Existem tentativas de se enquadrar (discretizar) espécies em classes ecológicas, em função das adaptações à luz (heliofitas e tolerantes).

Entretanto, as espécies segregam de forma contínua ao longo desse gradiente. Isto representa um desafio a mais para modelagem do crescimento da florestas tropicais.

Ao se calcular os índices de competição, considerando-se apenas as espécies heliófitas, os r^2_{\max} foram pelo menos 24% superiores, quando comparados aos r^2 's obtidos na simulações incluindo todas as espécies (TABELA 6.4). O índice de dap^2 foi o que obteve maior aumento relativo em comparação com a simulação que incluiu as tolerantes à sombra (47,9 %). O índice com melhor resultado foi $\Sigma dap^{1,4}$ ($r^2_{\max} = 0,060$). Os valores absolutos permaneceram muito baixos revelando que, ainda assim, os índices não possuem poder explicativo sobre as taxas de crescimento da amostra. O $h_{\text{ótimo}}$ foi de 0,21 para todos os índices (FIGURA 6.15).

Tabela 6.4 – Índices de competição calculados apenas para árvores heliófitas, com seus respectivos valores máximos de r^2 (r^2_{\max}) e parâmetros (h e p) – fixos e otimizados, a partir de simulações com borda de exclusão de 3 m. Onde $r^2\Delta$ representa a diferença relativa, em termos percentuais, entre o r^2 obtido apenas para espécies heliófitas e o r^2 obtido para todas as espécies.

índice	p_{fixo}	h_{fixo}	p_{otimo}	h_{otimo}	r^2_{\max}	$r^2\Delta(\%)$
Σn	0	na	na	0,21	0,04674	24,24034
Σdap	1	na	na	0,21	0,05966	37,55447
Σdap^2	2	na	na	0,21	0,05758	47,90389
Σdap^p	na	na	1,4	0,21	0,06041	39,28923
Hegyi modificado	na	na	0,16	0,21	0,05027	27,81367

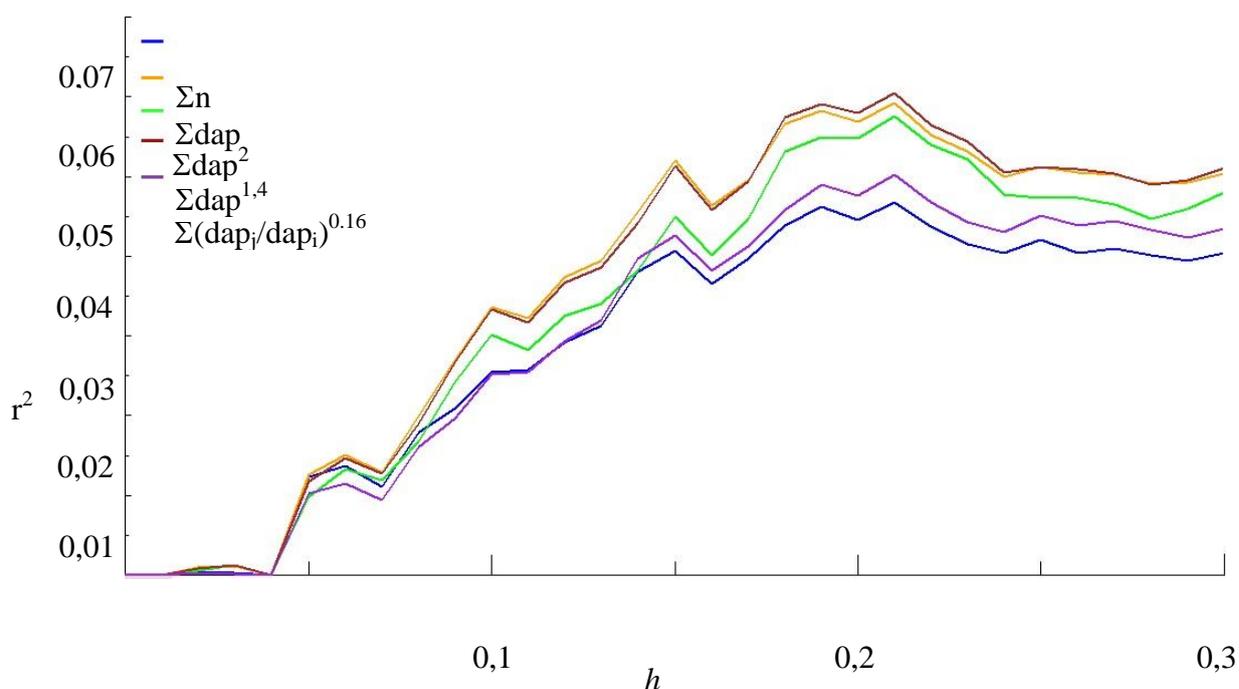


Figura 6.15 – Estatística r^2 em função do parâmetro h para os índices Σn , Σdap , $\Sigma(dap)^2$ e índice de Hegyi modificado, considerando uma borda de exclusão de dados de 3m de largura.

Os índices de competição aplicados somente às árvores tolerantes à sombra, gerou valores de r^2_{\max} ligeiramente inferiores quando comparados à simulação com todas as espécies e, curiosamente, os valores de $h_{\text{ótimo}}$ foram diferentes para todos os índices (**TABELA 6.5**).

Tabela 6.5 – Índices de competição calculados apenas para árvores tolerantes à sombra, com seus respectivos valores máximos de r^2 (r^2_{\max}) e parâmetros (h e p) – fixos e otimizados, a partir de simulações com borda de exclusão de 3 m. Onde $r^2\Delta$ representa a diferença relativa, em termos percentuais, entre o r^2 obtido apenas para espécies tolerantes à sombra e o r^2 obtido para todas as espécies.

índice	p_{fixo}	h_{fixo}	$p_{\text{ótimo}}$	$h_{\text{ótimo}}$	r^2_{\max}	$r^2\Delta(\%)$
Σn	0	na	na	1,77	0,023387	-0,57059
Σdap	1	na	na	0,91	0,034359	-0,26223
Σdap^2	2	na	na	1,03	0,038838	-0,00247
Σdap^p	na	na	2.18	1,03	0,038999	-0,11203
Hegyí modificado	na	na			0,025414	-0,54751

Embora muitas matas de galeria estejam sobre solos distróficos, como é o acaso da mata do Ribeirão do Gama, as matas possuem alto teor de matéria orgânica as matas de galeria possuem espessa serrapilheira rica em nutrientes, oriundos da lenta decomposição e acúmulo de matéria orgânica sobre o solo. Assim, dificilmente a falta de nutrientes é fator limitante às taxas de crescimento.

Os gradientes de luz e umidade são os principais fatores que determinam a distribuição espacial de espécies em igual condição fertilidade do solo (Felfili 1995b, Silva Júnior 1995, Walter 1995, Felfili *et al.* 2001); e devem, por sua vez, exercer forte influência nas taxas de crescimento da floresta. Embora a luz seja recurso fundamental para a fotossíntese, a alta luminosidade também pode limitar o desempenho da planta. A limitação de recursos como a luz pode comprometer a sobrevivência e o crescimento, enquanto em alta luminosidade a planta enfrenta estresse de calor, ressecção, irradiância excessiva e radiação ultra-violeta. Lidar com este estresse requer investimentos em proteção. As adaptações morfológicas e fisiológicas para lidar com o lado extremo inferior do gradiente de luz, são frequentemente incompatíveis com aquelas para lidar com o extremo superior. Assim, as espécies segregam em sua preferência por luz e em sua tolerância por extremos (Valladares e Niinement 2008).

O elevado número de espécies e a complexidade do sistema são outros fatores importantes que podem ter interferido nos resultados. Enquanto índices de competição, baseados em poucas variáveis dependentes, tendem a funcionar bem em florestas plantadas equiâneas, com espaçamento sistematizado e poucas espécies, a alta heterogeneidade

ambiental e o elevado número de espécies (mais de 100) requerem maior complexidade na construção de índices apropriados. Cada espécie possui comportamento particular e há diferenças mesmo entre espécies do mesmo grupo ecológico.

Variabilidade Temporal

Outro fator pode ter contribuído para a variabilidade não explicada foi o efeito da variação nas taxas de incremento ao longo do tempo, conforme descrito nos CAPÍTULOS 4 e 5. A grande maioria dos estudos de índices de competição é baseada em apenas um intervalo de crescimento. Enquanto a presente análise considerou, de forma conjunta, todos os índices computados para os seis intervalos de crescimento. A separação dos dados (de acordo com os períodos nos quais foram observados diferentes pulsos de crescimento), em detrimento do maior volume de dados, é outra modificação que pode aprimorar o modelo.

6.4. CONCLUSÃO

A construção de índices de competição eficientes para florestas tropicais constitui um desafio à modelagem matemática. Todas as variações de índices testadas resultaram em correlações próximas de zero. Dentre as variações testadas, a mais eficiente foi a simulação com o índice baseado no somatório dos diâmetros das árvores vizinhas, com uma borda de exclusão de dados de 3m. O índice de Hegyi modificado teve comportamento muito próximo daquele observado para o índice do somatório do número de árvores vizinhas.

A ineficiência dos índices se deu, em grande parte, devido à limitação imposta pelo desenho amostral em transectos estreitos, cujo efeito de borda leva à subestimativa do índice. Esse estudo revelou a largura de 10 m é insuficiente para estudar, por meio da modelagem espacializada, a competição local na mata de galeria. Assim, recomenda-se incorporar a modelagem dependente de distância no planejamento de inventários contínuos, particularmente em relação ao dimensionamento mínimo de parcelas e a padronização de métodos para o mapeamento das árvores e métodos mais precisos para a determinação da altura. Outros fatores que contribuíram para os resultados foram: o erro associado à fórmula da determinação horizonte de procura (h), que resultou em um raio máximo (de 43,12 m) não realista para a mata de galeria; a grande proporção de indivíduos tolerantes que, por serem menos afetados negativamente pela competição, causaram ruído no modelo; a variabilidade temporal nos ritmos de crescimento da floresta; e, por fim, a elevada complexidade ambiental, estrutural e florística inerente às florestas tropicais.

CAPÍTULO 7 – PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS ÁRVORES EM 2009

7.1. INTRODUÇÃO

A distribuição espacial de árvores é reconhecida como rastro (*footprint*) dos processos biológicos que conduzem a dinâmica florestal (Picard *et al.* 2009). A análise de segunda ordem de padrão de pontos, baseada na função K de Ripley (Ripley 1977), vem sendo utilizada de forma crescente em Ecologia, para caracterizar padrões espaciais em ecossistemas, e desenvolver hipóteses de seus processos determinantes (Wiegand e Moloney 2004). O principal objetivo da análise de segunda ordem aplicada a florestas é determinar se as árvores tendem a ser distribuídas de forma aleatória, ou se há distribuição espacial sistemática, na qual as árvores tendem a ser agregadas ou tendem a ser regularmente distribuídas (dispersas) devido ao efeito repulsivo; e determinar em quais escalas estas características ocorrem, já que árvores podem exibir diferentes padrões em diferentes escalas. A distribuição agregada, por exemplo, é uma característica associada a comunidades florestais em sua fase inicial, causada pela heterogeneidade ambiental, dispersão de sementes e competição entre espécies. Ao longo da evolução da floresta, os padrões tendem à dispersão (também chamada regularidade), a qual pode ser explicada principalmente pela competição entre árvores vizinhas e pela mortalidade dependente da densidade local (Stoyan e Penttinen 2000, Barot *et al.* 1999).

Vem sendo amplamente aceita a hipótese de que, caso a competição seja um fator importante, as plantas adultas ou maduras devem ser menos agregadas do que aquelas de classes de menor tamanho. Diversos estudos empíricos têm indicado que as plantas maiores tendem a ter uma distribuição mais regular (uniforme), enquanto plantas menores/jovens tendem a ser mais agregadas (Ward *et al.* 1996, Moeur 1993, Dimov 2004, Condit *et al.* 2000). Este padrão já foi observado para arbustos, em desertos norte americanos (Phillips e McMahon 1981, Barbour 1969, Beals 1968, Hill 1973, King e Woodwell 1973, Woodwell e Mooney 1969), e em florestas norte americanas (Dimov 2004, Ward *et al.* 1996). Para investigar a competição, Picard *et al.* (2001) desenvolveram um modelo individual dependente de distância (derivado de modelos de clareiras), calibrado em parcelas de floresta tropical úmida natural, na Guiana Francesa. Os autores concluíram que em seu modelo, a regularidade espacial emerge da competição assimétrica entre árvores.

7.1.1. Objetivos

O objetivo deste estudo é investigar o padrão espacial das árvores na mata de galeria do Ribeirão do Gama em 2009, ou seja, verificar se o padrão é aleatório, agregado ou regular.

Os objetivos específicos são:

- a) Determinar qual o padrão espacial das árvores para cada transecto, considerando todas as árvores presentes em 2009;
- b) Verificar se há diferença entre o padrão espacial apresentado pelas árvores menores ($dap \leq 20$ cm) e aquele apresentado pelas árvores maiores ($dap > 20$);
- c) Verificar se há alguma variação no padrão espacial das árvores ao longo dos transectos, ou seja, em relação à distância dos cursos d'água.

7.1.2. Hipóteses

A mata de galeria do Ribeirão do Gama é predominantemente composta por espécies clímax (i.e., encontra-se em um estágio de sucessão avançada) e com baixa intensidade de perturbação antrópica. As taxas de mortalidade e recrutamento observadas em intervalos curtos (três e cinco anos) nos últimos 24 anos, demonstram uma elevada dinâmica (taxas elevadas), com um ligeiro desbalanço em favor da mortalidade, na maioria dos intervalos; o que pode ser um indicativo de elevada competição e auto-desbaste. É possível que o processo intenso de competição, ou mesmo o gradiente ambiental existente, tenham forte influência sobre o padrão espacial das árvores. Assim, foram investigadas as seguintes questões.

- a) Se haverá uma diminuição na agregação com o aumento da classe diamétrica, causada pelo efeito repulsivo da competição; o que pode indicar elevada competição por recursos na mata de galeria do Ribeirão do Gama.
- b) Se as parcelas mais próximas ao curso d'água apresentarão uma distribuição mais agregada (i.e., menor efeito competitivo) do que as parcelas mais distantes, que estariam sujeitas a um maior nível de competição por recursos do solo, assumindo que há um gradiente de disponibilidade de recursos no solo, a qual diminui com a distância do curso d'água.

7.2. MATERIAIS E MÉTODOS

7.2.1. Amostragem

O presente estudo teve como os dados de diâmetro e do mapeamento das árvores, recolhidos em 2009, sobre os 10 transectos de comprimento. Cada transecto foi analisado separadamente. O delineamento e demais detalhes da amostragem estão descritos no item 4.2.1.

Com o objetivo de investigar se o padrão de distribuição entre árvores menores e árvores maiores são diferentes, cada transecto foi considerado como um conjunto de dados independente e analisado separadamente. O padrão espacial foi determinado para todas as árvores (independente do diâmetro) e, conforme Lawes *et al.* (2008), para duas classes diamétricas: árvores com $10\text{cm} \leq \text{dap} < 20\text{cm}$ e árvores com $\text{dap} \geq 20\text{cm}$.

Para verificar se o padrão de distribuição das árvores (independente do tamanho) variava em relação à distância do curso d'água, os dois transectos mais longos (1 e 9) foram subdivididos em quatro parcelas de tamanho igual, e os demais transectos foram subdivididos em duas parcelas de tamanhos iguais (**FIGURA 7.1, TABELA 7.1**)

7.2.2. Análise de dados

A análise da distribuição espacial das árvores foi realizada, por meio da análise de padrão de pontos de segunda ordem, a partir do método da função univariada $K(r)$ de Ripley, e do método de correção de efeito de borda de Ripley, com envelopes de confiança para a curva CSR baseados em 1000 simulações Monte Carlo. A análise foi realizada a partir do gráfico da função K linearizada (Ripley 1977, Besag 1977) chamada de função $L(r)$. Todos os procedimentos foram realizados no pacote estatístico *SPATSTAT* (Badderley e Turner 2005) e rodados no software livre R (R Development Core Team 2008).

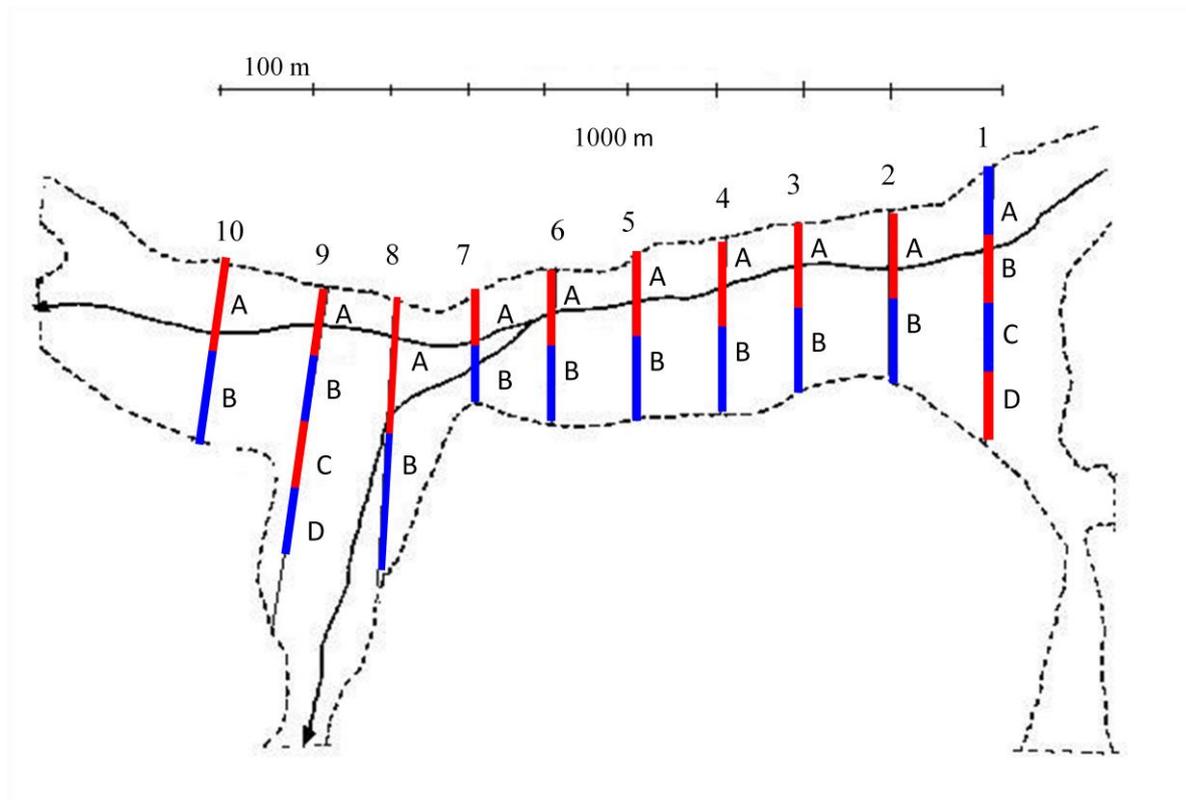


Figura 7.1 – Subdivisão dos transectos para análise do padrão de distribuição espacial das árvores em relação à distância relativa dos cursos d'água.

Tabela 7.1 – Comprimento das parcelas utilizadas na subdivisão dos transectos para a análise do padrão de distribuição espacial das árvores em relação à distância relativa do curso d'água.

Linha	comprimento de cada parcela (m)
1	125
2	170
3	120
4	140
5	70
6	90
7	80
8	120
9	240
10	150

7.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

7.3.1. Padrão Espacial das Árvores de Diferentes Classes Diamétricas

O padrão espacial de todas as árvores, independente de classe diamétrica, foi aleatório em todos os 10 transectos. Nas **FIGURAS 7.2 a 7.11** são apresentados, para cada um dos transectos, os gráficos de $L(r)$, considerando todas as árvores, independente do tamanho (**A**) e considerando as duas classes diamétricas (**B** e **C**). Em todos os transectos, as curvas

observadas estavam contidas dentro do envelope de confiança para uma distribuição aleatória (faixa cinza) e muitas curvas situaram-se de forma muito próxima à linha que representa uma distribuição completamente aleatorizada - *complete spatial randomness*, CSR – (linha pontilhada vermelha).

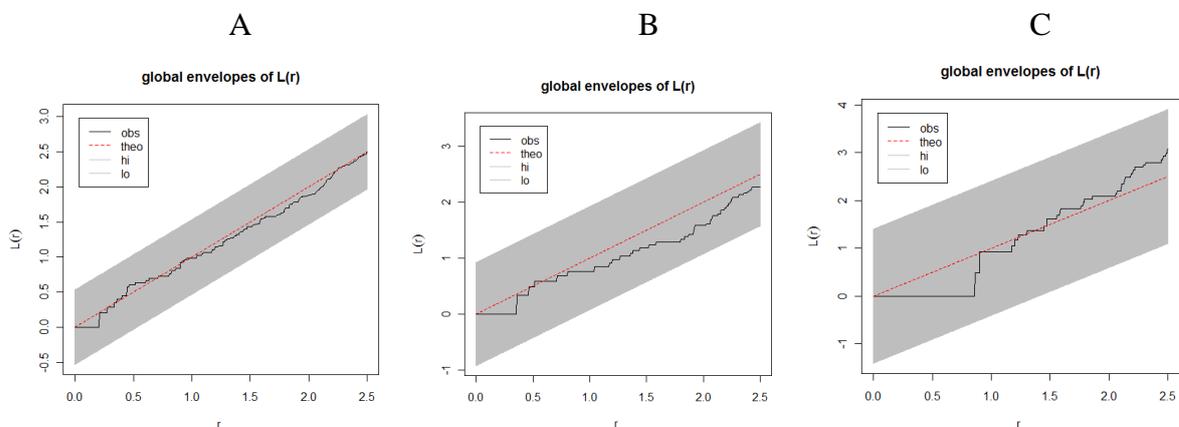


Figura 7.2 – Função $L(r)$ da linha 1 (janela de 10 x 500 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

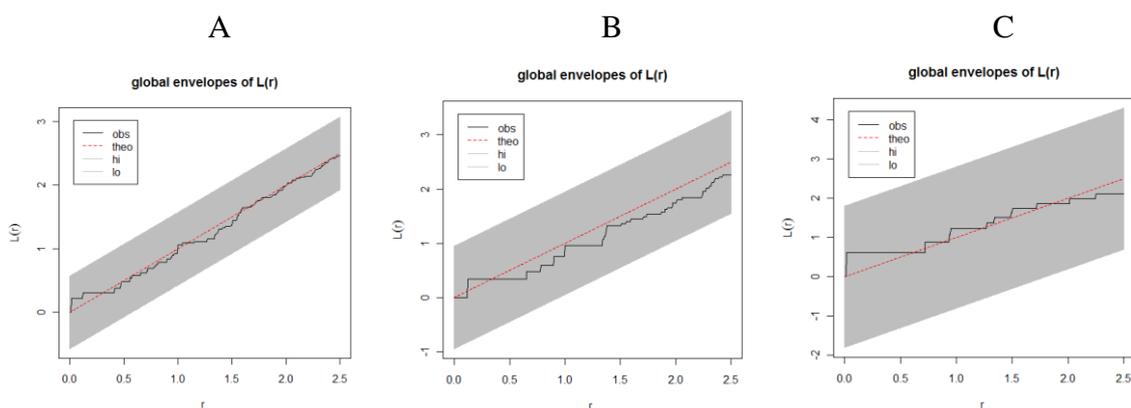


Figura 7.3 – Função $L(r)$ da linha 2 (janela de 10 x 340 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

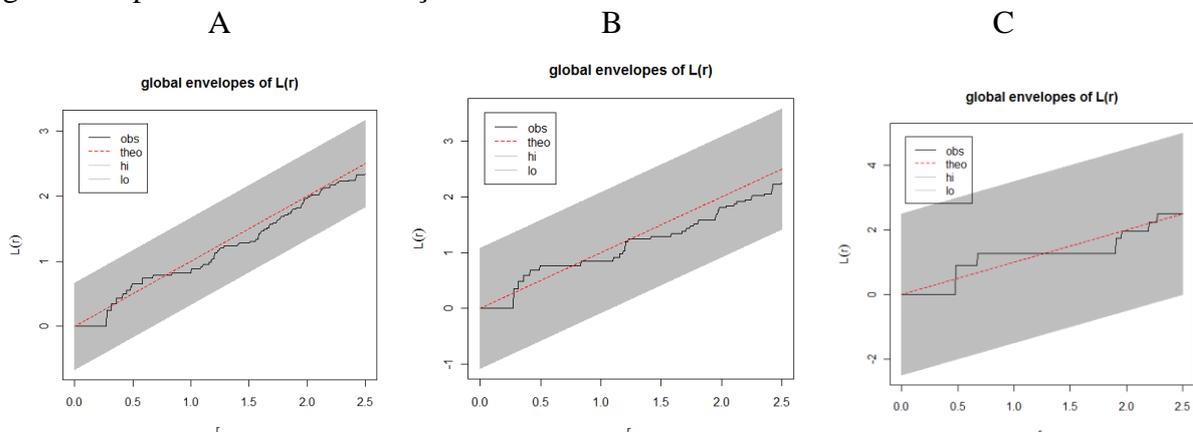


Figura 7.4 – Função $L(r)$ da linha 3 (janela de 10 x 240 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

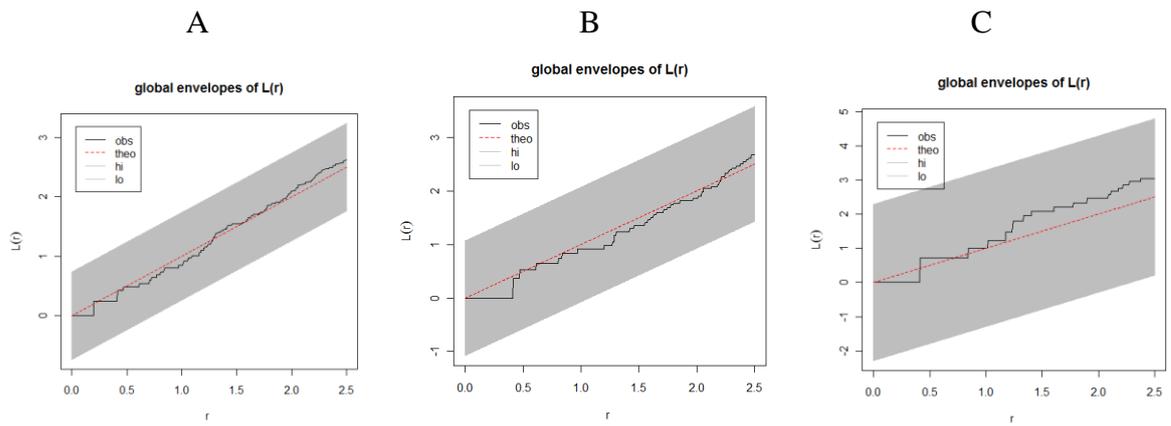


Figura 7.5 – Função $L(r)$ da linha 4 (janela de 10 x 280 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

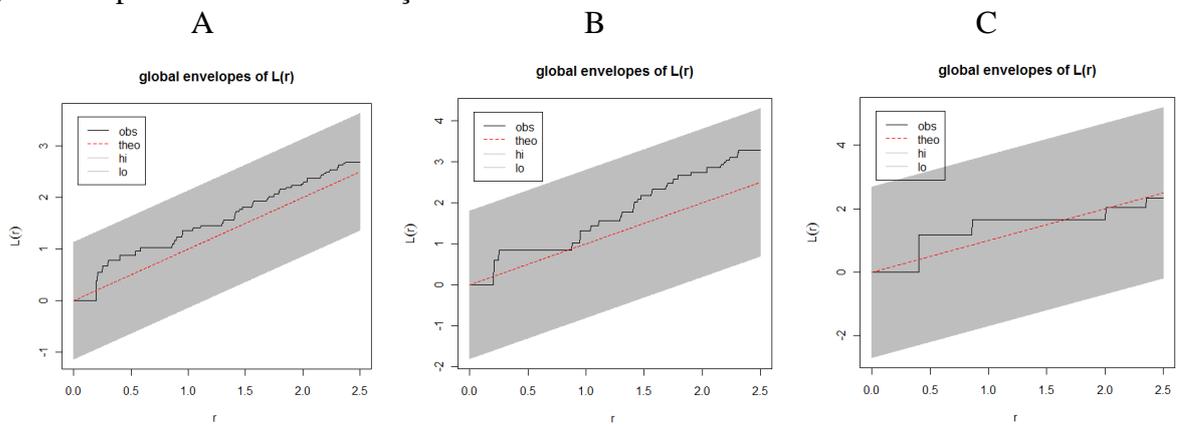


Figura 7.6 – Função $L(r)$ da linha 5 (janela de 10 x 140 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

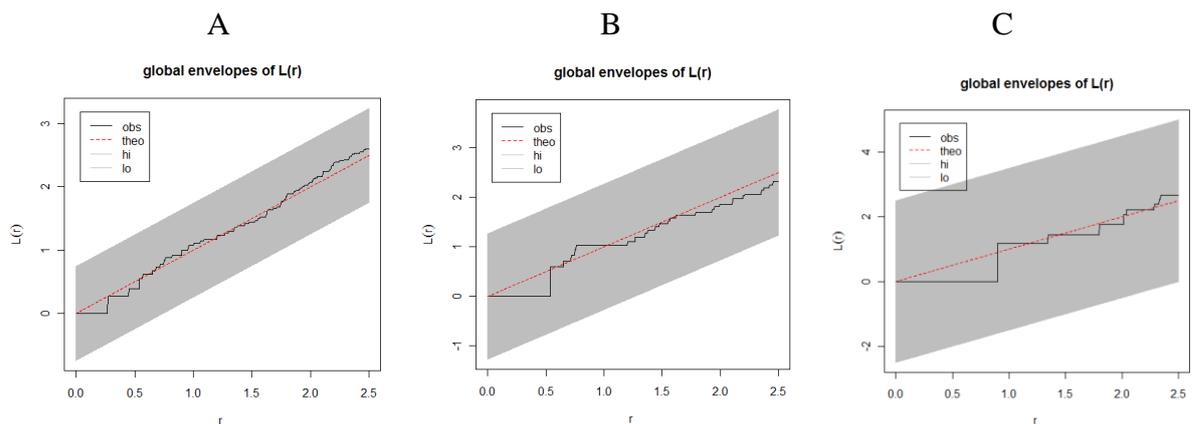


Figura 7.7. – Função $L(r)$ da linha 6 (janela de 10 x 140 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

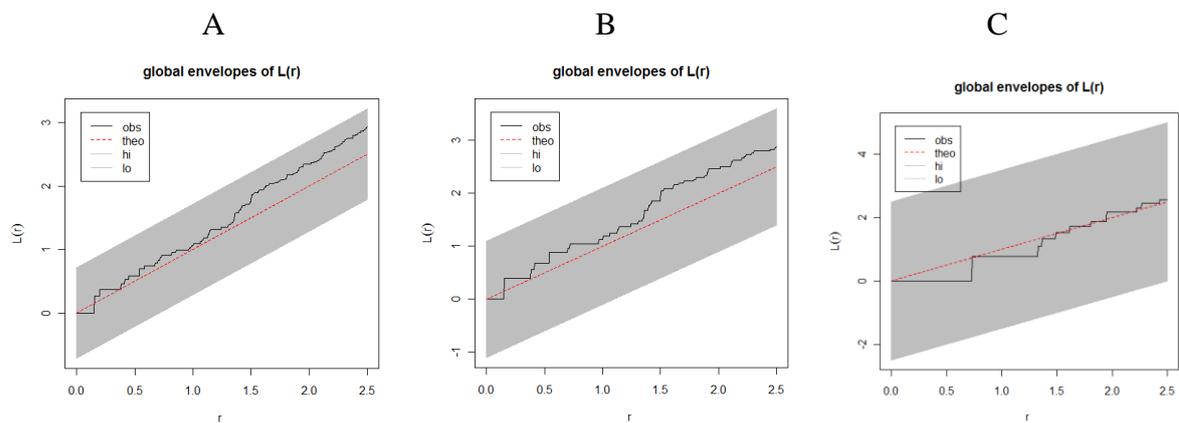


Figura 7.8 – Função $L(r)$ da linha 7 (janela de 10 x 160 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

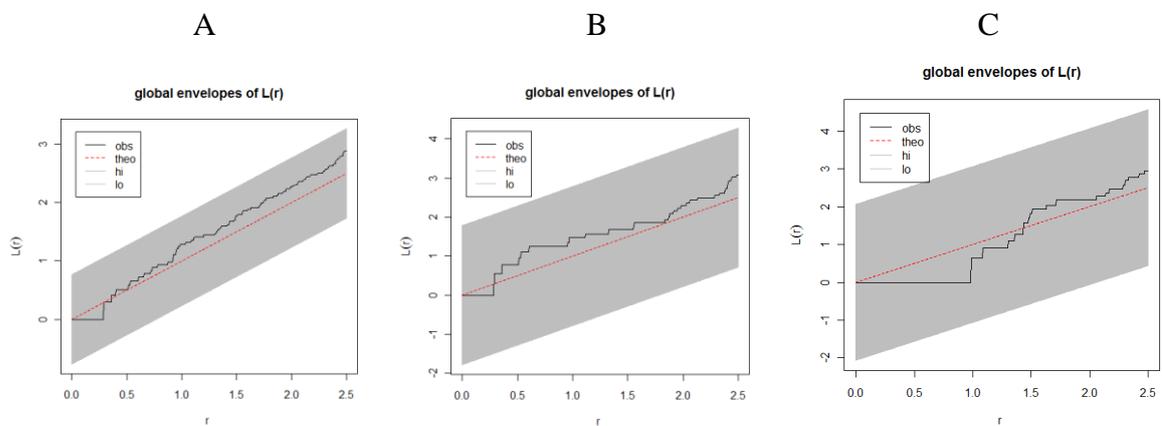


Figura 7.9 – Função $L(r)$ da linha 8 (janela de 10 x 240 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

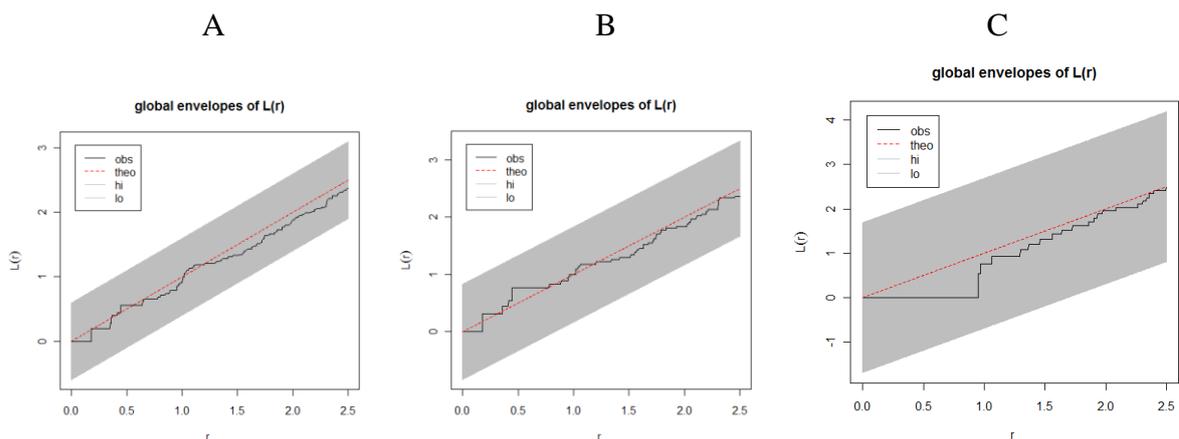


Figura 7.10 – Função $L(r)$ da linha 9 (janela de 10 x 480 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm. e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

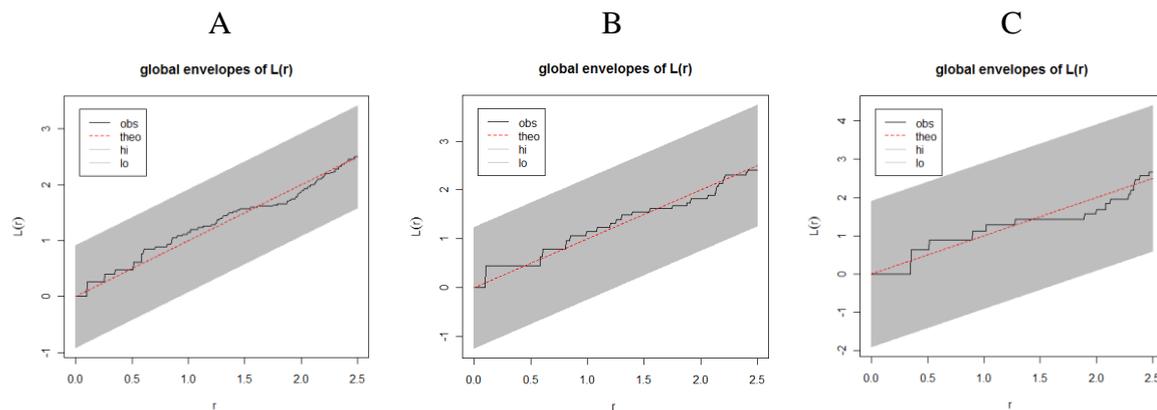


Figura 7.11 – Função $L(r)$ da linha 10 (janela de 10 x 300 m) para todas as árvores (A), árvores com classe $dap \leq 20$ cm, e árvores com $dap > 20$ cm, e classe 2(C), com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo.

Caso a competição leve a uma distribuição mais dispersa, em um cenário hipotético no qual a competição fosse o único fator a determinar a distribuição espacial, esperar-se-ia um padrão de distribuição disperso para toda a amostra ou, até um aumento na dispersão com aumento na classe diamétrica. O padrão aleatório indica que, para a escala de observação usada (até 2,5 m), a distribuição não reflete o efeito repulsivo da competição, esperado para ambientes onde esta é fator limitante ao crescimento.

Assim, embora a competição tenha algum tipo de efeito repulsivo sobre a disposição espacial, esta não é suficiente para exercer efeito relevante sobre o padrão espacial observado na escala espacial desse estudo.

É possível que, embora haja intensa competição por luz, a distribuição espacial seja, de fato, aleatória. A conjunção de outros fatores também interfere na distribuição espacial das árvores como, por exemplo, dispersão, predação, heterogeneidade ambiental, eventos de perturbação e mecanismos de facilitação. A distribuição arbórea depende, primeiramente, da dispersão de sementes, das condições apropriadas para seu estabelecimento e, finalmente, de sua capacidade de sobrevivência em ambientes de alta competição. Nas florestas tropicais, incluindo as matas de galeria, o tipo de dispersão predominante é zoocórica. Na mata do Ribeirão do Gama cerca de 80% das espécies têm dispersão zoocórica, das quais aproximadamente 75% se dá por ornitocoria, 17% por quiropterocoria, 5% por mastocoria e 3% por mirmecocoria (Felfili 1995, Pinheiro e Ribeiro 2001). Além disso, eventos estocásticos associados à mortalidade e formação de clareiras, contribuem para a complexidade espacial existente nesses ambientes.

A estreita largura dos transectos não permitiu analisar o padrão de distribuição arbórea em escalas espaciais maiores, nas quais, possivelmente, o efeito repulsivo da competição pode ser detectado. De fato, um dos grandes obstáculos para condução da análise do padrão de pontos, a partir de inventários florestais contínuos, é dimensão reduzida de parcelas (Woodwall e Graham 2004).

O presente estudo não teve elementos que permitissem determinar quais as dimensões mínimas para esse tipo de análise. Contudo, para investigar o efeito da competição (local) sobre a distribuição espacial na mata do Gama, recomenda-se uma escala de observação com raio r de (pelo menos) até 20 m. Assim, é recomendável a utilização de parcelas com pelo menos 40 m de largura para esse fim. A aleatoriedade na distribuição espacial na escala observada, também poder ter contribuído para explicar a baixa eficiência dos índices de competição no CAPÍTULO 6, que consideram a distância relativa entre os indivíduos.

7.3.2. Padrão Espacial das Árvores em Função da Distância do Curso d'Água

O padrão espacial das árvores também foi aleatório, tanto nas parcelas próximas como nas distantes do curso d'água, i.e., as curvas observadas estavam contidas dentro do envelope de confiança para uma distribuição aleatória. Contudo, foi observada uma leve diferença entre as curvas de distribuição de parcelas próximas e distantes. Na **FIGURA 7.12**, referente ao transecto 1, a parcela mais próximas ao curso d'água (A) apresentou distribuição mais agregada que as demais. As parcelas C e D foram mais dispersas do que as parcelas A e B.

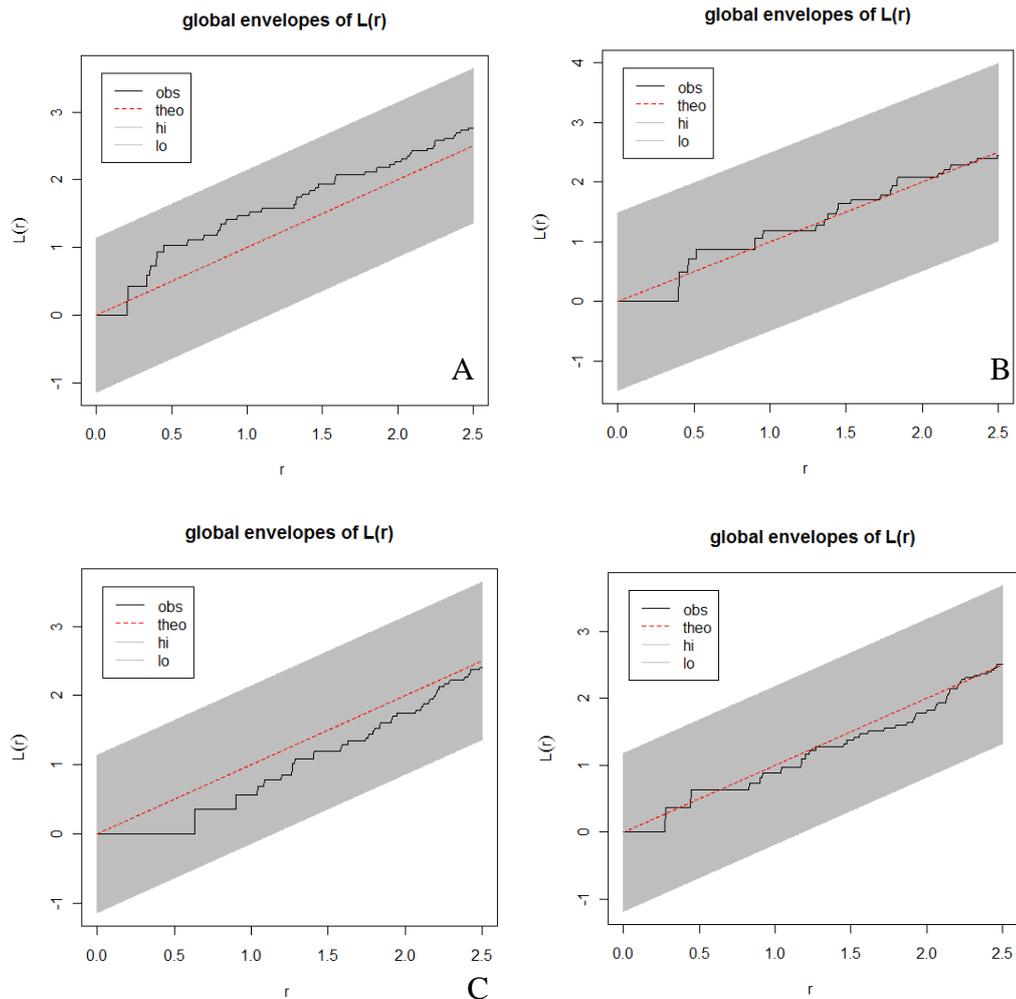


Figura 7.12 – Função $L(r)$ da linha 1 (janela de 10 x 125 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A, B, C e D.

Na linha 2 (**FIGURA 7.13**), ambas as parcelas possuem curvas que estão tanto acima como abaixo da linha de CSR, contudo elas se invertem. Na parcela A, mais próxima do curso d'água, a curva tende a regular a partir de 1,5 m. Na parcela B, a curva tende a agregada a partir de 1,5 m.

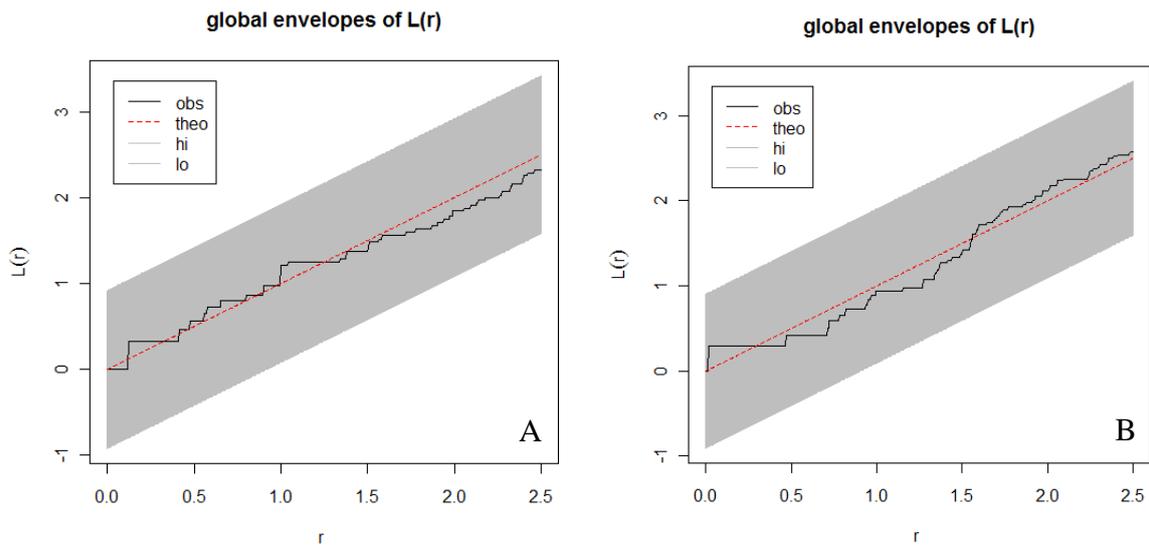


Figura 7.13 – Função $L(r)$ da linha 2 (janela de 10 x 170 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B .

Na linha 3 (**FIGURA 7.14**), as curvas estão bem próximas da linha de CSR, mas a parcela B, mais distante do curso d'água, está levemente deslocada para baixo, permanecendo quase toda abaixo da linha de CSR, indicando uma leve tendência à distribuição mais regular.

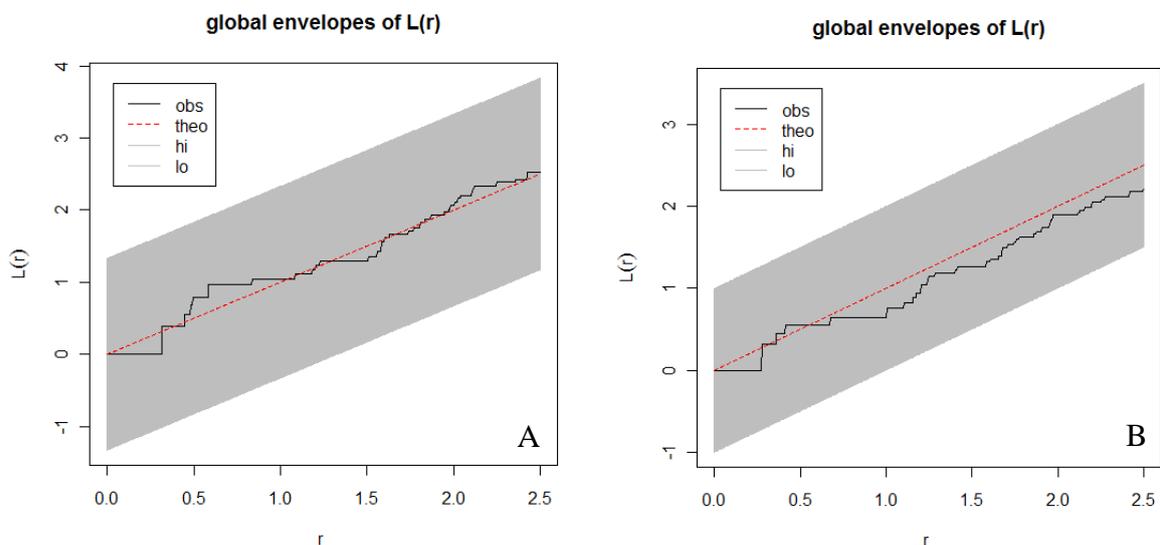


Figura 7.14 – Função $L(r)$ da linha 3 (janela de 10 x 120 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B.

Na linha 4 (**FIGURA 7.15**), as parcelas A e B apresentam curvas com comportamento bastante similar. Ambas as curvas estão acima da linha de CSR a partir de 1,5 m. Contudo, nas escalas de observação inferiores a 1,5 m, a curva da parcela B está ligeiramente abaixo da curva da parcela A.

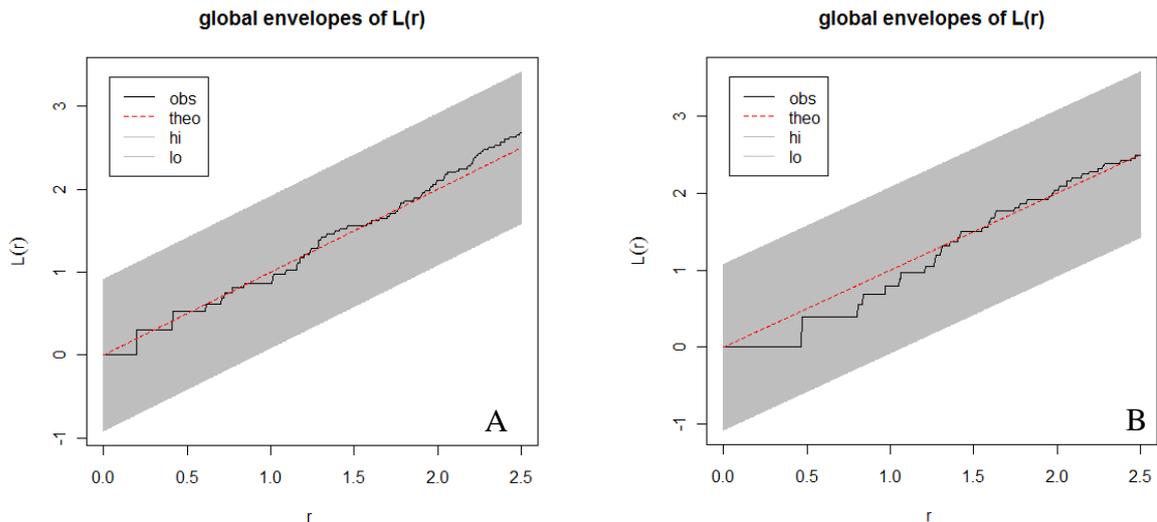


Figura 7.15 - Função $L(r)$ da linha 4 (janela de 10 x 140 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B .

Na linha 5 (**FIGURA 7.16**), a curva observada para a parcela A, está quase toda contida acima da linha de CSR. A curva da parcela B está deslocada mais abaixo, aproximando-se, e às vezes encostando-se na curva de CSR, indicando que na parcela A há maior tendência à agregação do que na parcela B, da mesma forma que acontece nas parcelas A e B da linha 1.

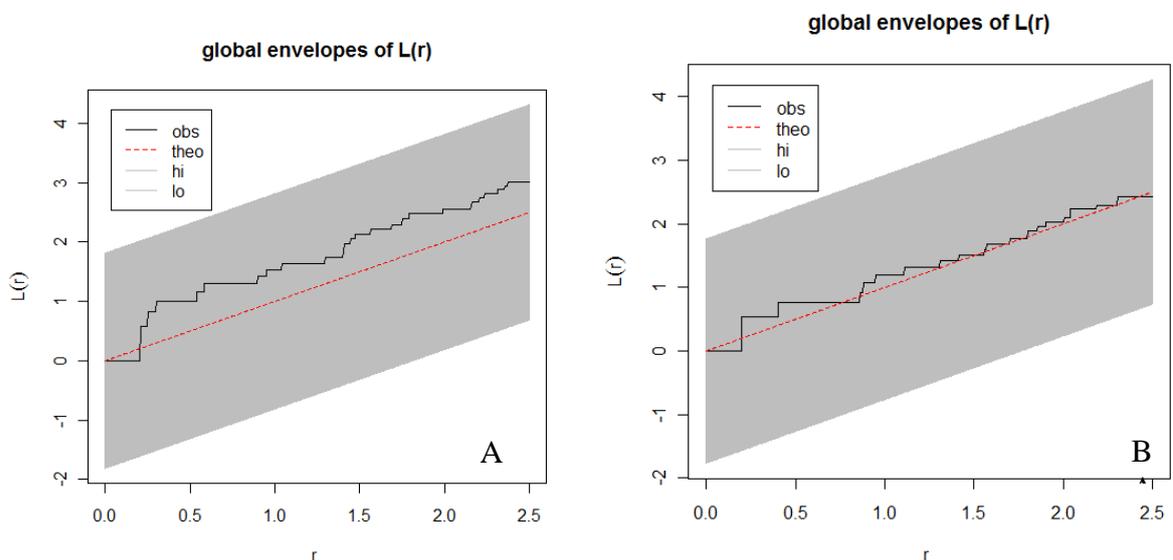


Figura 7.16 – Função $L(r)$ da linha 5 (janela de 10 x 70 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B .

As curvas observadas para as parcelas A e B da linha 6 (**FIGURA 7.17**), sem diferença aparente, estão bastante próximas da linha para uma distribuição CSR.

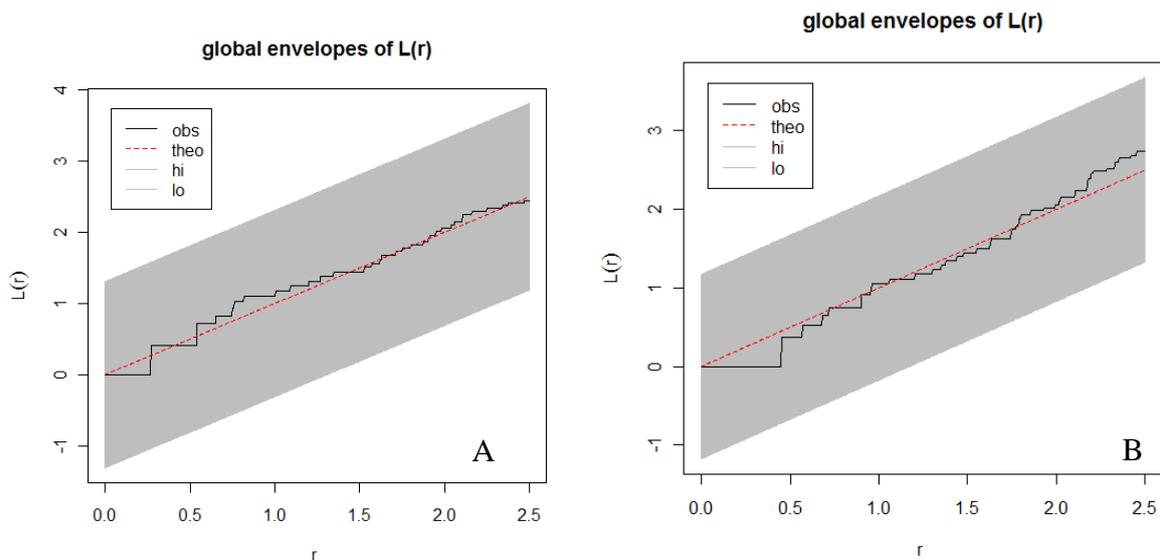


Figura 7.17 – Função $L(r)$ da linha 6 (janela de 10 x 90 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B.

Na linha 7 (**FIGURA 7.18**), a parcela A possui uma curva observada bastante próxima da linha de CSR, enquanto a parcela B, possui uma curva quase totalmente acima da linha de CSR, indicando uma leve tendência a agregação. Diferentemente das linhas acima citadas, a linha 7 cruza dois cursos d'água e, de fato, a parcela B pode sofrer influência de ambos os cursos, o que pode indicar que a maior umidade do solo pode favorecer a uma distribuição mais agregada.

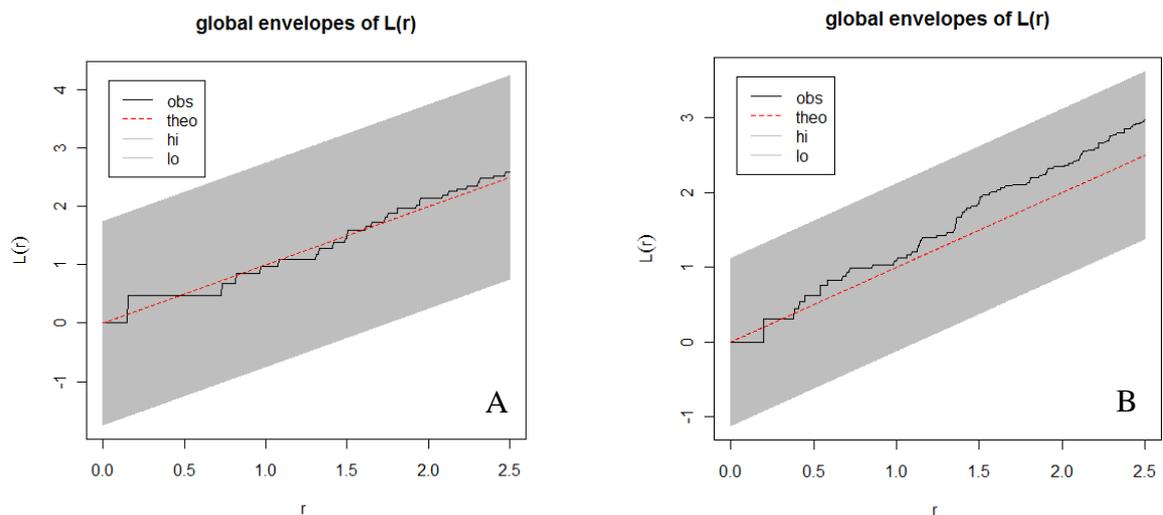


Figura 7.18 – Função $L(r)$ da linha 7 (janela de 10 x 80 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B.

Na linha 8, a parcela A também pode sofrer influência de dois cursos d'água, assim como a parcela B da linha 7, e suas curvas são bastante semelhantes (**FIGURA 7.19**), reforçando a idéia de que a alta umidade do solo, ao contribuir com o acúmulo de nutrientes

na liteira, pode favorecer a uma distribuição mais agregada. A parcela B, possui uma curva abaixo da linha de CSR até a escala de observação de 1 metro, a partir da qual a curva se apresenta acima da CSR. No início da parcela A, a linha 8 atravessa o segundo curso d'água (na direção Norte-Sul) e a parcela B está mais distante do curso d'água do que a parcela A. Contudo, a parcela B também sofre influência lateral do mesmo curso (no sentido leste-oeste).

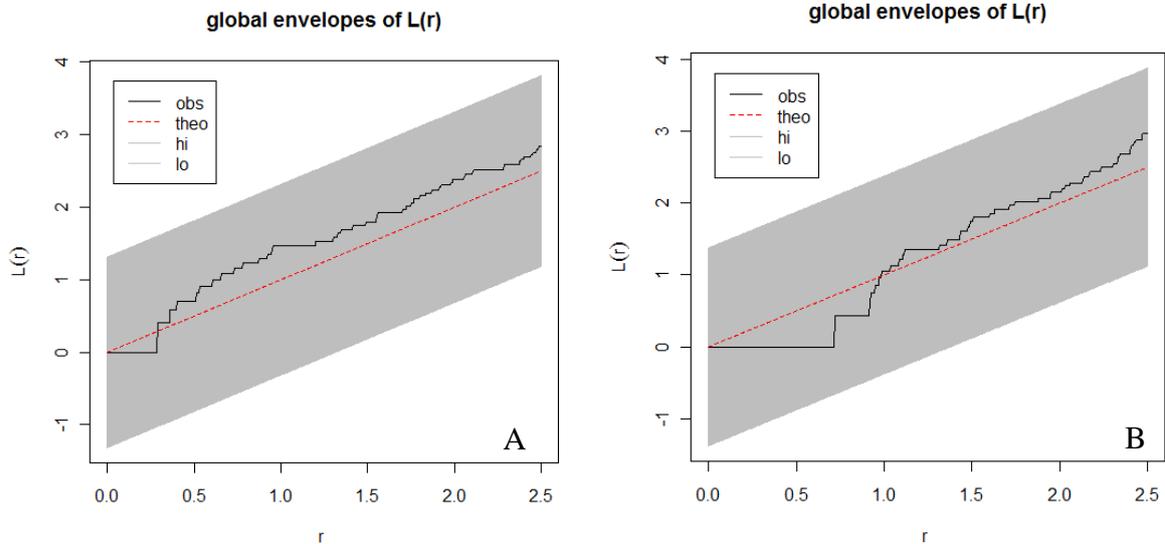


Figura 7.19 – Função $L(r)$ da linha 8 (janela de 10 x 120 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B.

A linha 9 também sofre influência de dois cursos d'água, já que esta atravessa o curso d'água principal, e sofre influência lateral do curso d'água situado a leste da linha. A parcela B foi a que apresentou maior tendência à distribuição regular (**FIGURA 7.20**), enquanto na linha 10 (**Figura 7.21**) não houve diferença entre as curvas, ambas próximas à CSR.

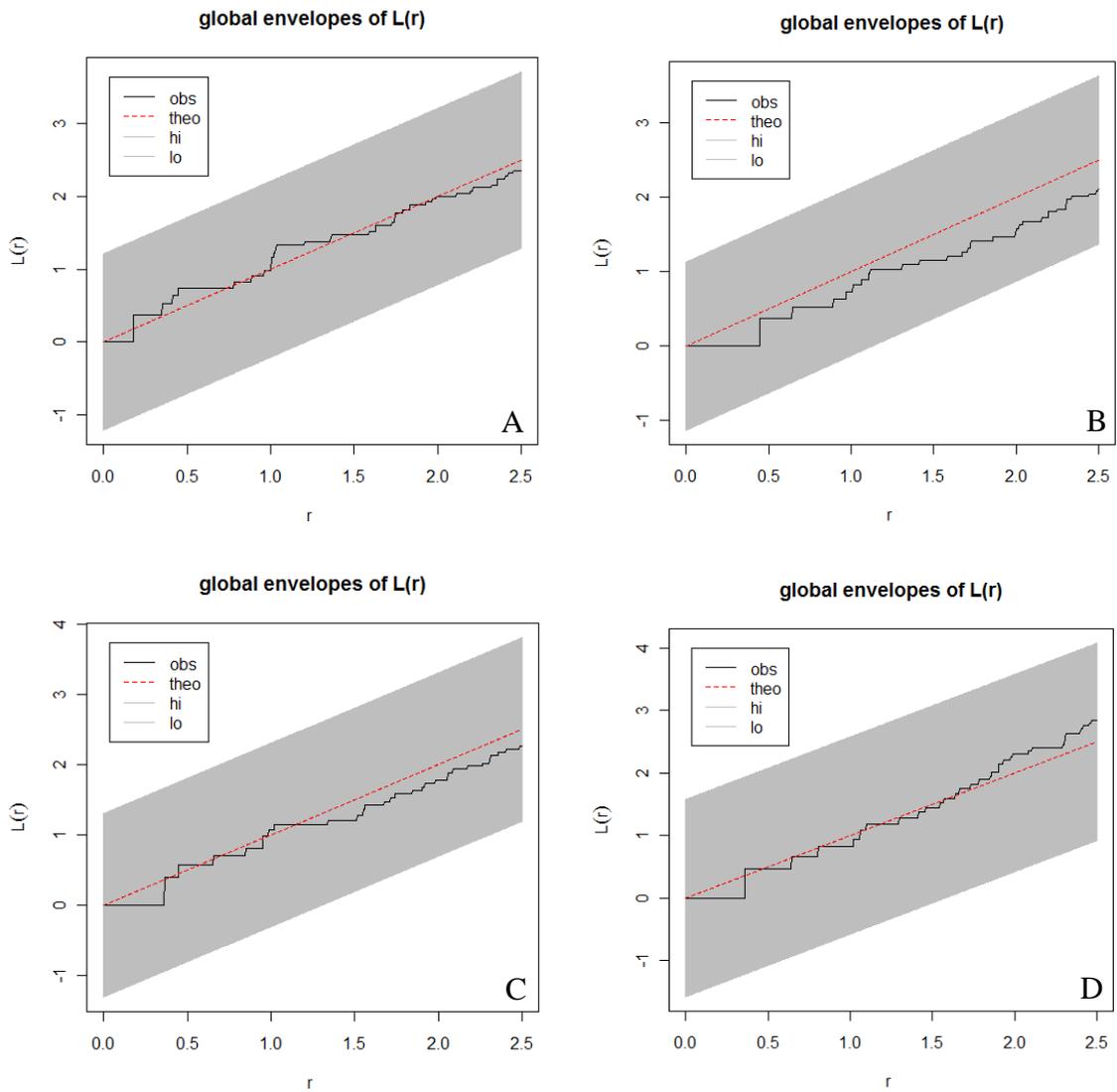


Figura 7.20 – Função $L(r)$ da linha 9 (janela de 10 x 120 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A, B, C e D.

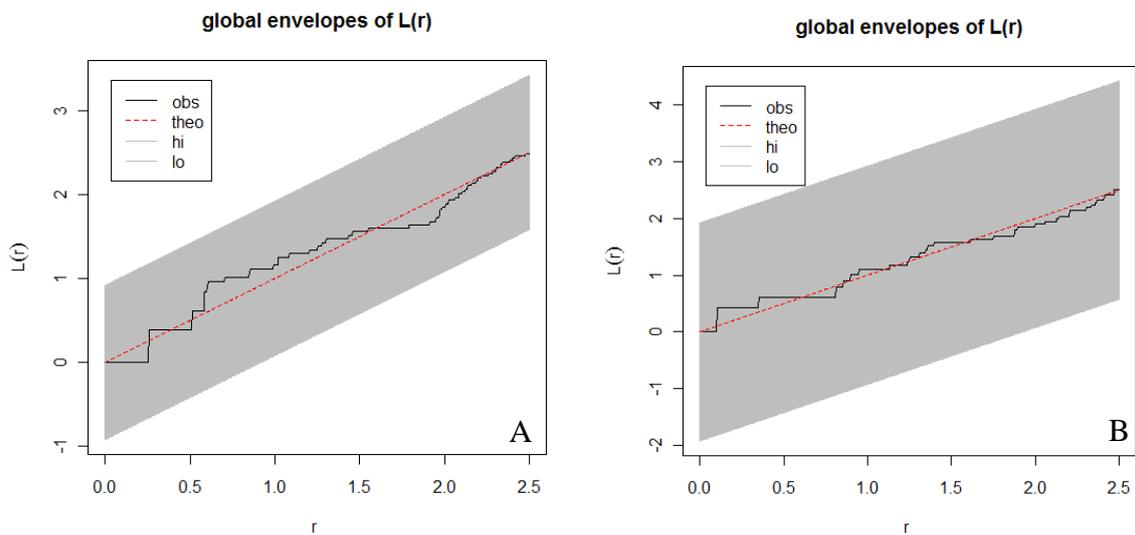


Figura 7.21 – Função $L(r)$ da linha 10 (janela de 10 x 150 m) com envelopes de confiança gerados a partir de 1.000 simulações Monte Carlo para as parcelas A e B.

3.4. CONCLUSÃO

A distribuição espacial das árvores na mata de galeria do Ribeirão do Gama, considerando uma escala de até 2,5 m, está dentro do intervalo considerado aleatório. Não foi observado efeito repulsivo da competição sobre a distribuição, indicando que, nessa escala, a competição não exerce efeito significativo sobre a distribuição espacial. Na escala observada, a competição não parece ser um fator determinante na disposição espacial das árvores na mata de galeria. É possível que o efeito da competição seja detectado sobre maiores escalas de observação. Assim, recomenda-se a utilização de janelas de observação mais largas (pelo menos 40 m de largura) para esse tipo de análise em matas de galeria.

Foi observada leve tendência à agregação em algumas parcelas mais próximas ao curso d'água, mas esta não foi suficiente para indicar o possível efeito da menor competição por recursos do solo nesses locais (devido à maior disponibilidade de água e nutrientes) sobre a distribuição das árvores. A aleatoriedade na distribuição espacial também pode ter contribuído para a baixa eficiência dos índices de competição analisados no CAPÍTULO 6, já que baseiam-se na distância entre os indivíduos.

CAPÍTULO 8 – CONSIDERAÇÕES FINAIS

Muitas das características da estrutura e dinâmica da mata de galeria do Ribeirão do Gama aqui encontradas, reforçam os achados de Felfili (1993, 1994, 1995a, 1995b) e colegas (Felfili *et al.* 2001, Oliveira e Felfili 2008). A partir destas observações, é possível afirmar que a mata de galeria tem um forte nível de organização estrutural e funcional. Outra característica marcante é sua complexidade, que emerge da grande heterogeneidade de fatores, muitos deles estocásticos e imprevisíveis. Isso lhe permite lidar com um nível naturalmente elevado de pressão e perturbação ambiental, o qual funciona como uma força motriz que leva a uma dinâmica acelerada, a qual acaba por fortalecer o mecanismo de resiliência da floresta.

Contudo, resta saber se as florestas de galeria serão capazes de lidar com a pressão antrópica. O código Florestal que já não protege sua integridade (Silva Júnior 2001) está prestes a sofrer mudanças aprovadas na Câmara dos Deputados, justamente em 2011 – Ano Internacional das Florestas, cuja flexibilização propicia ainda mais o desmatamento e redução das florestas brasileiras, qualquer que seja sua tipologia (Silva *et al.* 2011). No cenário onde a fragmentação florestal parece inevitável, compreender a dinâmica de bordas é imprescindível para o planejamento de unidades de conservação. E as matas de galeria, como corredores naturais (muitas vezes mais estreitos do que as bordas de florestas de terra firme), podem nos fornecer informações importantes sobre essa dinâmica.

Compreender as interações entre as diferentes escalas é importante, para se avaliar a capacidade e velocidade das florestas em se recuperar de perturbações mais intensas e pressões exercidas por outras escalas, como “a perda e fragmentação de habitats” (escala de paisagem), aquecimento global e eventos climáticos intensos que emergem dessas alterações.

Nesse ponto, um aspecto importante do presente estudo foi que o período de 24 anos de medição, dividido em intervalos regulares de três e cinco anos, permitiu identificar ciclos dinâmicos associados a diferentes escalas. Os intervalos de medição de três e cinco anos foram sensíveis para apontar flutuações nos parâmetros de dinâmica, como mortalidade, recrutamento e crescimento. A taxa de acréscimo em área basal é um bom descritor da dinâmica, ao revelar o ritmo de crescimento em determinado período. O seu comportamento balanceado, com pequenos pulsos alternados e regulares, apontou o eficiente mecanismo de auto-regulação da floresta e sua rápida capacidade de resposta às flutuações dentro do sistema. Esta rápida capacidade é um importante indicador de sua resiliência.

Também é bem verdade que, de uma forma geral, o ritmo de crescimento tem diminuído, mas isso não quer dizer que essa diminuição será contínua. De fato, ao se assumir que um sistema é estável, espera-se que em algum momento (em uma escala maior) essa tendência deverá se inverter. O intervalo de 24 anos é, portanto, muito pequeno para responder se (e quando) essa inversão vai ocorrer. Apenas a continuidade do inventário contínuo poderá nos fornecer mais luz a essa questão.

Modelagem

As florestas naturais são sistemas complexos. Por isso, é difícil compreender e precisar todos os mecanismos envolvidos nas respostas do sistema às variações ambientais e interações bióticas ao longo do tempo. O que torna a modelagem quantitativa destas florestas, principalmente em longo prazo, um desafio interessante.

A modelagem é uma simplificação da realidade, construída de tal forma que possa servir ao(s) objetivo(s) do modelador. Assim, todo modelo assume algum nível de simplificação, como por exemplo, a estacionariedade no sistema. A exemplo, temos os modelos baseados no método da cadeia de Markov, utilizados no presente estudo, cuja premissa (estacionária) define que as probabilidades de transição na matriz são constantes ao longo do tempo. A homogeneidade na distribuição de probabilidades, também é pressuposto para outros índices utilizados nesse estudo. Os próprios modelos de taxa de mortalidade assumem que todas as árvores da amostra têm probabilidade igual e constante de morrer, ao longo de qualquer unidade de tempo (Sheil e May 1996). Obviamente, tratando-se de um sistema altamente dinâmico, sabe-se que as probabilidades deverão invariavelmente alterar-se com o tempo. Mas isso não quer dizer que, por algum curto período, as probabilidades não sejam homogêneas (constantes). Assim, é importante definir até que ponto, em escala temporal, as prognoses podem ser confiáveis, para que possam nortear decisões de manejo e conservação das florestas tropicais. Nesse estudo, verificou-se a validade preditiva de até 15 anos, a partir de 5 projeções (de três anos) consecutivas.

Além disso, a delimitação desse curto período (no qual as probabilidades são relativamente constantes) pode auxiliar na identificação do ritmo de mudanças da floresta, dentro de um ciclo de resposta, seja e ele movido por perturbações mais intensas ou respostas ligadas ao seu próprio mecanismo de auto-regulação (homeostático). No presente estudo, os modelos das taxas de dinâmica da comunidade apontaram flutuações a cada três e cinco anos. Por outro lado, os modelos da cadeia de Markov, indicaram que, apesar dessas flutuações, nos

primeiros nove anos as probabilidades de transição diamétricas foram relativamente constantes, ou seja, as flutuações não foram suficientes para interferir na dinâmica da estrutura diamétrica. Todos os intervalos testados para uma projeção de três ou cinco anos de duração, produziram uma prognose eficiente. Isso demonstra que as razões de transição ocorridas no período de calibração foram relativamente semelhantes às do período (de prognose) subsequente.

Nos primeiros nove anos (três intervalos iniciais), além das probabilidades de transição relativamente constantes, observou-se um padrão de mortalidade por classe diamétrica semelhante, no qual a mortalidade tende a ser maior na menor classe. Esse padrão é comumente associado à mortalidade regulada por densidade ou autodesbaste. Os dois intervalos de medição subsequentes (1994-1999 e 1999-2009) foram mais variáveis, e houve também alta razão de mortalidade nas classes diamétricas maiores, indicando que a mortalidade nesse período pode ter sido mais influenciada por fatores estocásticos. Entretanto, mesmo com essa maior variabilidade a partir de 1994, o sistema permaneceu relativamente estável durante esse período. O modelo construído sobre o período de calibração de 1991-1994 produziu uma prognose eficiente após 15 anos (2009), ou seja, as probabilidades de transição foram relativamente constantes. Essa, aparente “estacionariedade” do sistema (na dinâmica da estrutura diamétrica), não reflete um mecanismo estático. Muito pelo contrário, as respostas (homeostáticas) são tão rápidas que tudo permanece aparentemente do mesmo jeito, “equilibrado”, ou na mais perfeita “desordem”.

Modelagem individual

Mesmo que um sistema sofra influência de escalas (temporais e espaciais maiores), a sua resposta emerge da interação das respostas individuais de cada unidade do sistema. Por isso, os modelos individuais são essenciais para se compreender mecanismos importantes, que são fortemente influenciados por interações espaciais locais, como perturbações locais ou competição. Por outro lado, dada a heterogeneidade das condições na floresta, capturar essa variabilidade (individual) em um só modelo matemático é um tanto problemático. Quando um modelo não computa todas as variáveis que interferem em uma variável resposta, isso atua como um ruído no modelo. Existem, portanto, desafios inerentes à modelagem do crescimento de florestas tropicais, relacionados à variabilidade natural (espacial e temporal). O incremento diamétrico, por exemplo, varia em função da variação não-linear do seu recurso primário: a luz (vinculada à complexa dinâmica dos *sunflecks*).

Infelizmente, as restrições impostas pelo delineamento experimental (mais especificamente a estreita largura dos transectos) comprometeu a análise de índices de competição local. Esse detalhe abre caminho para a seguinte discussão. A única maneira de se observar mudanças em longo prazo nas florestas é por meio de inventários de longa duração, mas os delineamentos amostrais implementados hoje não são construídos para a investigação de processos locais dependentes de distância. Portanto, é necessário que sejam discutidas novas diretrizes para a padronização de inventários contínuos e experimentos de longa duração, que contemplem essa questão, se o Brasil quiser ter um futuro na modelagem matemática.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alder D., 1979. A distance-independent tree model for exotic conifer plantations in East Africa. *Forest Science*, 25: 59-71.
- Alemdag I. S. 1978. Evaluation of some competition indexes for the prediction of diameter increment in planted white spruce. *Forest Management Institute Information Report*, FMR-X-108. 39p.
- Antonovics J., Levin D. A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:411–452.
- Appolinário V., Oliveira-Filho A. T, Guilherme F. A. G. 2005. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous Forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(2)347–360.
- Austregésilo S. L., Ferreira R. L. C, Silva J. A. A., Souza A. L., Meunier I. M. J., Santos E. S. 2004. Comparação de métodos de prognose da estrutura diamétrica de uma floresta estacional semidecidual secundária. *Revista Árvore*, 28(2):227–232.
- Ayres M., Ayres Jr. M., Ayres D. L., Santos A. S. 2007. Versão 5.0, Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq, Belém Pará, Brasil.
- Azevedo C. P. 1993. Predição da distribuição diamétrica de povoamentos florestais inequânios pelo emprego da matriz de transição. *Dissertação de Mestrado em Engenharia Florestal*. Universidade Federal de Viçosa. 118 p.
- Azevedo C. P., Souza A. L, Campos J. C. C., Paula Júnior G. G. 1994. Predição da distribuição diamétrica da Floresta Atlântica pelo emprego da matriz de transição. *Revista Árvore* 18(3):179–193.
- Azevedo C. P., Souza A. L., Jesus R. M. 1995. Um modelo de matriz de transição para prognose do crescimento de um povoamento natural remanescente não manejado de mata Atlântica. *Revista Árvore* 19(2):187–199.
- Badderley A, Turner R. 2005. spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software*, 12(6):1–42.
- Barbour, M. G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 50:679–85.
- Barot S., Gignoux J., Menaut J-C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80(6):1987–2005.
- Batista J. L. F., Maguire D. A. 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 110:293–314.
- Bazzaz F. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 11: 287-310.

- Beals E. W. 1968. Spatial pattern of shrubs on a desert plain in Ethiopia. *Ecology* 49:744–746.
- Becker M. 1992. Deux indices de compétition pour la comparaison de la croissance en hauteur et en diamètre d'arbres aux passés sylvicoles variés et inconnus. *Annals of Forest Science*, 49:25–37.
- Bella I. E. 1971. A new competition model for individual trees. *Forest Science*, 17:364–372.
- Berger U., Hildenbrandt H., 2000. A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics: spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. *Ecological Modelling*, 132: 287–302.
- Berger U., Piou C., Schiffers K., Grimm V. 2008. Competition among plants: Concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9 :121–135.
- Bertani D. F., Rodrigues R. R., Batista J. L. F, Shepherd G. J. 2001. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. *Revista Brasileira de Botânica*, 24:11–23.
- Besag J., 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B* 39, 193–195.
- Biging G. S., Dobbertin M. 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science*, 41(2): 360–377.
- Binkley C. S. 1980. Is succession in hardwood forests a stationary Markov process? *Forest Science* 26:566–570.
- Bossel H. 1992. Real-structure process description as the basis of understanding ecosystems and their development. *Ecological Modelling*, 63:261–276.
- Braga F. M. S., Rezende A. V. 2007 Dinâmica da vegetação arbórea da mata de galeria do Catetinho, Brasília - DF. *Cerne*, 13(2):138–148.
- Brereton A. J. 1971. The structure of the species populations in the initial stages of salt-marsh succession. *Journal of Ecology* 59:321–338.
- Bristow M., Vanclay J.K., Brooks, L., Hunt, M., 2006. Growth and species interactions of *Eucalyptus pellita* in a mixed and monoculture plantation in the humid tropics of north Queensland. *Forest Ecology and Management*, 233:285–294.
- Brown G. S. 1965. Point density in stems per acre. *New Zealand Forest Research Notes*, No. 38. 11pp.
- Bruner H. D., Moser J. W. J. 1973. A Markov chain approach to the prediction of diameter distributions in uneven-aged forest stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 3:409–417.
- Buongiorno J., Michie B. C. 1980. A matrix model for uneven-aged forest management. *Forest Science*, 26:609–625.

- Busing R.T., Maily, D. 2004. Advances in spatial, individual-based modelling of forest dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 15:831–842.
- Cabral V. A. R. 1999. Dinâmica de um fragmento de mata ciliar do Rio Grande em Bom Sucesso – Minas Gerais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras. 78p.
- Carvalho J. O. P., Silva J. N. M., Lopes J. C.A. 2004 . Growth rate of a terra firme rain forest in Brazilian Amazonia over an eight-year period in response to logging. *Acta Amazonica*, 34:209–217.
- Carvalho F. A. 2009. Dinâmica da vegetação arbórea de uma floresta estacional decidual sobre afloramentos calcários no Brasil Central. Tese de doutorado em Ecologia. Universidade de Brasília. 134p.
- Carvalho F. A., Felfili J. M. 2011. Variações temporais na comunidade arbórea de uma floresta decidual sobre afloramentos calcários no Brasil Central: composição, estrutura e diversidade florística. *Acta Botanica Brasilica*, 25(1): 203–214.
- Chazdon R. 1988. Sunflecks and their importance to understorey plants. *Advances in Ecological Research*, 18:1–63.
- Chazdon R. L., Pearcy R. W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, 41:760–766.
- Clements F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Publication 242. Washington, 63p.
- Condit R., Hubbell S. R., Foster R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65:419–439.
- Condit R.C., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S.P., Foster R.B., Itoh A., LaFrankie J.V., Lee H.S., Losos E., Manokaran N., Sukumar R., Yamakura T., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288, 1414–1418.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(24):1302–1310.
- Correia J. R., Haridasan M. Reatto A., Martins E. S., Walter B. M. T. 2001. Influência de fatores edáficos na distribuição de espécies arbóreas em matas de galeria na região do Cerrado. *In*: Ribeiro J. F., Fonseca C. E. L., Sousa-Silva J. C. (Eds.) *Caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Embrapa. Brasília. pp. 51–76.
- Cunha U. S., Machado S. A., Figueiredo-Filho A., Sanquetta C. R. 2002. Predição da estrutura diamétrica de espécies comerciais de terra firme da Amazônia por meio de matriz de transição. *Ciência Florestal*, 12(1):109–122.
- Curtis R. O. 1970. Stand density measures: an interpretation. *Forest Science*, 16(4): 403-414.
- Daniels R. F. 1976. Notes: simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth. *Forest Science*, 22(4): 454-456.

- Daniels R. F., Burkhart H. E. 1975. Simulation of individual tree growth and stand development in managed loblolly pine plantations. Division of forestry and Wildlife Resources. Virginia Polytechnic Institute State University. FWS-5-75. 69pp.
- Daniels R. F., Burkhart H. E., Clason T. R. 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees Canadian Journal of Forest Research, 16(6):1230–1237.
- De Luis, M., Raventos J., Cortina S. J., Moro M. J., Bellot J. 1998. Assessing components of a competition index to predict growth in an evenaged *Pinus nigra* stand New Forests 15: 223–242.
- Dimov L. D. 2004. Spatial analyses and growth of trees in selected bottomland hardwood stands. Doctoral Thesis . Louisiana State University. 125p.
- Enright N. , Ogden J. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. Australian Journal of Ecology, 4:3–13.
- Fargione J , Tilman D. 2002. Competition and Coexistence in Terrestrial Plants. *In*: Sommer U., Worm B. (Eds) Competition and Coexistence, Ecological Studies, vol. 161. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp165-206.
- Felfili J. M. 1993. Structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. Ph.D. Thesis, University of Oxford. 180p.
- Felfili J. M. 1994. Floristic Composition and phytosociology of the gallery forest alongside the Gama stream in Brasília, DF. Revista Brasileira de Botânica, 17(1):1–11.
- Felfili J. M. 1995a. Growth, recruitment and mortality in Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). Journal of Tropical Ecology, 11:67–83.
- Felfili J. M. 1995b. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. Vegetatio 117:1-15.
- Felfili J. M. 1997a. Diameter and height distributions in the gallery forest tree community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-1991). Revista Brasileira de Botânica, 20:155–162.
- Felfili J. M. 1997b. Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. Forest Ecology and Management, 91: 235-245
- Felfili J. M. 1998. Determinação de padrões de distribuição de espécies em uma mata de galeria no Brasil Central com a utilização de técnicas de análise multivariada. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer 2:35–48.
- Felfili J. M. 2000. Crescimento, recrutamento e mortalidade nas matas de galeria do Planalto Central. *In* CAVALCANTI T.B. & WALTER B.M.T. (Orgs.)Tópicos atuais em botânica. EMBRAPA, Brasília, p.152-158.

- Felfili J. M. 2001. Principais fisionomias do Espigão Mestre do Rio São Francisco. *In*: Felfili J. M., Silva Júnior M. C. (Eds.) Biogeografia do bioma cerrado: estudo fitofisionômico do Espigão Mestre do Rio São Francisco, pp.18–30.
- Felfili J. M., Abreu H. M. 1999. Regeneração natural de *Roupala montana* Aubl., *Piptocarpha macropoda* Back. e *Persea fusca* Mez. em quatro condições ambientais na mata de galeria do Gama -DF. *Cerne*, 5(2):125–132.
- Felfili J. M., Franco A. C., Fagg C. W., Souza-Silva J. C. 2001. Desenvolvimento inicial de espécies de mata de galeria. *In*: Ribeiro J. F., Fonseca C. E. L, Souza-Silva J.C. (Eds.) Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria, 779–811p.
- Felfili J. M., Mendonça R. C., Walter B. M. T., Silva Júnior M. C., Nóbrega, M. G. G., Fagg C. W., Sevilha A. C., Silva M. A. 2001a. Flora Fanerogâmica das Matas de Galeria e Ciliares do Brasil Central. *In*: Ribeiro J. F., Fonseca C. E. L, Souza-Silva J.C. (Eds.) Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria, p.195–263.
- Freitas J. V. de, Higuchi N. 1993. Projeções da distribuição diamétrica de uma floresta tropical úmida de terra firme pela cadeia de Markov. *In*: VII Congresso Florestal Brasileiro e I Congresso Florestal Pan-americano, Curitiba 2:545–548.
- Gerrard D. I. 1969. Competition quotient: a new measure for the competition affecting individual forest trees. Michigan State University Agricultural Experiment Station Research Bulletin 20:1–32.
- Giacomini H. C. 2007. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em Ecologia. *Acta Amazonica*, 37(3):431–446.
- Givnish T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a wholeplant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15:63–92.
- Gleason H. A. 1917. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 32:1–20.
- Glover G.R., Hool, J.N. 1979. A basal area ratio predictor of loblolly pine plantation mortality. *Forest Science*, 25: 275-282.
- Goreaud F., Loreau M., Millier C. 2002. Spatial structure and the survival of an inferior competitor: a theoretical model of neighbourhood competition in plants. *Ecological Modelling*, 158:1–19.
- Gunderson L. H. 2000. Ecological resilience – in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:425–39.
- Hegyí F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. *In*: Fries, J. (Ed.), Growth Models for Tree and Stand Simulation. Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 74–90.
- Henriques R. P. D., Hay J. D. 2002. Pattern and dynamics of plant population. *In*: Oliveira P. S., Robert J. M. (eds.). The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press. p.140-158.

- Higuchi N. 1987. Short-term growth of an undisturbed tropical moist forest in the Brazilian Amazon. Thesis-Ph D. Michigan State University, Michigan. 129 p.
- Hill M. O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology*, 61:225–249.
- Holling C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:1–23.
- Holling C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems*, 4:390–405.
- Holmes, M. J., Reed, D. D. 1991. Competition Indices for Mixed Species Northern Hardwoods. *Forest Science*, 37(5): 1338-1349.
- Hulst R. Van. 1979. On the dynamics of vegetation: Marcov chains as models of sucession. *Vegetatio*, 40:3–14.
- Huston M, DeAngelis D., Post W. 1988. New Computer Models Unify Ecological Theory: computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. *BioScience*, 38(10):682-691.
- King T. J., Woodell S. R. J. 1973. The causes of regular pattern in desert perennials. *Journal of Ecology*, 6(1):761–765.
- Kobe R. K., Pacala S. W., Silander Jr., Canham C. D. 1995. Juvenile tree Survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5(2):517–532.
- Korning, J., Balslev, H. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science*, 4:77–86.
- Krajiceck J. E., Brink-Man K.A., Gingrich F. 1961. Crown competition a measure of density. *Forest Science*, 7:35–42.
- Lang G. E., Knight D. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*, 64:1075-1080.
- Lansberg J. J. 1986. *Physiological Ecology of Forest Production*. Academic Press, London. 198p
- Laurance, S. G. W., Laurance W. F., Nascimento, H. E. M., Andrade A., Fearnside, P. M., Rebello E. R. G., Condit R. 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 20:323–333.
- Lawes M. J., Griffiths M. E., Midgley J. J., Boudreau S., Eeley H. A. C., Chapman C. A. 2008. Tree spacing and area of competitive influence do not scale with tree size in an African rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 19: 729–738.
- Ledru M. P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research*, 90–98.

- Ledru M. P. 2000. Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. *In*: Oliveira O. S. , Marquis R. J. (eds). The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York, pp 33–50.
- Lewis S. L., Phillips O. L., Baker T., Lloyd L., Malhi Y., Almeida S., Higuchi N., Laurance W., Neill D., Silva N., Terborgh J., Lezama A., Brown S., Vasquez R., Chave J., Kuebler C., Nuñez P., Vinceti B. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society*,(B)359:421–436.
- Lieberman D., Lieberman M., Peralta R., Hartshorn G. S. 1985. Mortality patterns and stand turn over rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 73:915-924.
- Lin C. R, Buongiorno J. 1997. Fixed versus variable-parameter matrix models of forest growth: The case of maple-birch forests. *Ecological Modelling*, 99(2-3):263–274.
- Lomnicki A. 1999. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology *Ecological Modelling*, 115:191–198.
- Lopes S.F., Schiavini I. 2007. Dinâmica da comunidade arbórea de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga, Minas Gerais, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 21:249–261.
- Lorenzi H. 1992 *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 1. Editora Plantarum. São Paulo. 352p.
- Lorenzi H. 2002. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 2 Editora Plantarum. São Paulo. 384p.
- Lorimer C. G. 1983a. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management*, 6: 343–360.
- Lorimer C.G. 1983b. A test of accuracy of shade-tolerance classifications based on physiognomic and reproductive traits. *Canadian Journal of Botany*, 61:1595–1598.
- Mailly D., Turbis S., Pothier D. 2003. Predicting basal area increment in spatially explicit, individual tree model: a test of competition measures with black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 33:435–443.
- Martin G. L., Ek A. R. 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science*, 30(3):731–743.
- Meave J., Kellman M., MacDougall A., Rosales J. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1:69–76.
- Mello A. A., Eisfield R. L., Sanquetta C. R. 2003. Projeção diamétrica e volumétrica da araucária e espécies associadas no sul do Paraná, usando matriz de transição. *Revista Acadêmica: Ciências Agrárias e Ambientais*, 1(4):55–66.

- Mendonza G. A., Setyarso A. 1986. Transition matrix forest growth model for evaluating alternative harvesting schemes in Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 15:219–228. 1986.
- Moeur M., 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 39:756–775.
- Muetzelfeldt, R., Massheder, J. 2003. The Simile visual modelling environment. *European Journal of Agronomy*, 18, 345-358
- Nappo M. E., Griffith J. J., Martins S. V., De Marco Júnior P., Souza A. L., Oliveira-Filho A. T. 2002. Dinâmica da estrutura diamétrica da regeneração natural de espécies arbóreas e arbustivas no sub-bosque de povoamento puro de *Mimosa scabrella* Benthham, em área minerada, em Poços de Caldas, MG. *Revista Árvore*, 29(1):35–46.
- Nóbrega M. G. G. 1999. Fitossociologia e comunidades florísticas na mata de galeria Cabeça de Veado, no Jardim Botânico de Brasília – Distrito Federal. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília – UnB. Brasília, p 71p.
- Noone C. S., Bell J. F. 1980. An evaluation of eight inter-tree competition indices. *For. Res. Lab. School of For. Oregon State Univ. Corvallis. Res. Note* 66. 6 p.
- Oliveira A. D., Mello A. A. , Scolforo J. R. S., Resende J. L. P., Melo J. I. F. 2002. Avaliação econômica da regeneração da vegetação de cerrado, sob diferentes regimes de manejo. *Revista Árvore*, 26(6):715–726.
- Oliveira A. P., Felfili, J. M. 2008. Dinâmica da comunidade arbórea de uma mata de galeria do Brasil Central em um período de 19 anos (1985-2004). *Revista Brasileira de Botânica*, 31(4):597–610.
- Oliveira-Filho A. T., Ratter J. A. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 52:141–194.
- Opie, J. E. 1968. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. *Forest Science*, 14: 314–323 (1968).
- Osho J. S. A. 1991. Matrix model for tree population projection in a tropical rain forest of South-Western Nigeria. *Ecological Modeling*, 59:247–255.
- Osho, J. S. A. 1995. Optimal Sustainable Harvest Models for a Nigerian Tropical Rain. *Journal of Environmental Management*, 45:101–108.
- Peterson G., Allen C. R., Holling C. S. 1998. Ecological resilience, biodiversity and scale. *Ecosystems* 1:6–18.
- Phillips D. L., MacMahon. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. *Journal of Ecology*, 69:97–115.
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D. A., Vargas, P. N., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Martinez, R. V., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J.,

- Comiskey, J. A., Czimczik, C. I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S. G., Nascimento, H. E. M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., Saldias, M., Torres Lezama A., Vinceti, B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B(359): 381–407.
- Picard N., Bar-Hen A, Engref A. F. 2001. Spatial pattern induced by asymmetric competition: a modeling approach. *Natural Resource Modeling*, 14(1):147–175.
- Picard N., Bar-Hen A., Gourlet-Fleury S. 2007. Estimator of upgrowth transition rates for size-classified matrix from small samples. *Ecological Modelling*, 204:59–69.
- Picard N., Bar-Hen A., Mortier F., Chadoeuf F. 2009. Understanding the dynamics of an undisturbed tropical rain forest from the spatial pattern of trees. *Journal of Ecology*, 97:97–108.
- Pinheiro F., Ribeiro J. F. 2001. Síndrome de dispersão de sementes em matas de galeria do Distrito Federal. *In*: Ribeiro J. F., Fonseca C. E. L., Sousa-Silva J. C. (eds.). *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria*. EMBRAPA-Cerrados – CPAC. pp.143–191.
- Pinto J. R. R. 2002. Dinâmica da comunidade arbóreo arbustiva em uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.105p.
- Pinto J. R., Hay J. D. V. 2005. Mudanças florísticas e estruturais na comunidade arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28(3):523–539.
- Pretzsch H. Biber P. 2010. Size-symmetric versus size-assymmetric competition and growth partitioning among trees in forests stands along ecological gradients in Central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 40:370–384.
- Pukkala T. 1989. Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 4: 187-202.
- Pulz F.A. 1998. Estudo da dinâmica e a modelagem da estrutura diamétrica de uma floresta semidecídua Montana na região de Lavras-MG. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras. 156p.
- Pulz F. A., Scolforo J. R., Oliveira A. D., Mello J. M., Oliveira-Filho A. T. 1999. Acuracidade da predição da distribuição diamétrica de uma floresta inequiana com a matriz de transição. *Revista Cerne*, 5(1):1–14.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Radtke P. J., Westfall J. A., Bukhart H.E. 2003 Conditioning a distance-dependent competition index to indicate the onset of inter-tree competition. *Forest Ecology and Management*, 175: 17-30

- Reineke L. H. 1933 Perfecting a stand density index for even-aged forest. *Journal of Forest Research*, 46: 627–638
- Rezende, A. V. 2002. Diversidade, estrutura, dinâmica e prognose de crescimento de um cerrado *sensu stricto* submetido a diferentes distúrbios por desmatamento. Tese de Doutorado em Ciências Florestais. Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 243p.
- Ribeiro, J.P., Walter B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In: Sano S.M., Almeida S.P. Cerrado – ambiente e flora. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, pp.87–166*
- Ribeiro J. F. Walter B. M. T. Fonseca C. E. L. 1999. Ecossistemas de matas ciliares. *In: Simpósio mata ciliar: ciência e tecnologia 1999. Belo Horizonte, MG. Anais. Lavras, SEMIG-UFLA. pp.12–25.*
- Ripley B.D., 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal. Statistical Society. Series B* 39, 172–212.
- Roberts M. R., Hruska A. J. 1986. Predicting diameter distributions: a test of the stationary Markov model. *Canadian Journal of Forest Research*, 1:130 –135.
- Roitman I., Felfili J. M., Rezende A.V. 2008. Tree dynamics of a fire protected cerrado *sensu stricto* surrounded by forest plantations over a 13-year period (1991-2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecology*, 197:255–267.
- Salgado M. A. S. 2003. Dinâmica de comunidade e de populações da mata de galeria do Gama, Distrito Federal. Dissertação de mestrado em Ciências Florestais Universidade de Brasília, Brasília. 63p.
- Sampaio A. B., Walter B. M. T, Felfili J. M. F. 2000. Diversidade e distribuição de species arbóreas em duas matas de galeria na micro-bacia do Riacho Fundo. Distrito Federal. *Acta Botanica Brasilica*, 14(2):197–214.
- Sanquetta C. R. 1999. ARAUSIS: Sistema de simulação para manejo sustentável de florestas de Araucaria. *Floresta*, 29 (1/2), 155–121.
- Sanquetta C. R., Angelo H., Brena D. A., Mendes J. B. 1994. Predição da distribuição diamétrica, mortalidade e recrutamento de floresta natural com matriz markoviana de potência. *Revista Floresta*, 24(1):23–26.
- Sanquetta C. R., Brena D. A., Angelo H., Mendes J. B. 1996. Matriz de transição para simulação da dinâmica de florestas naturais sob diferentes intensidades de corte. *Ciência Florestal* 6(1):65–78.
- Sanquetta C. R., Cunha U. S. DA, Watzlawick F. F., Campos, M. L. B. 2001. Projeção da distribuição diamétrica de fragmentos de florestas semidecíduas com matrizes de transição. *Revista de Ciências Exatas e Naturais*, 3(1):75–85.
- Schiavini I. 1997. Environmental characterization and groups of species in gallery forest. *In: Imanã-Encinas J., Kleinn C. (eds.). Proceedings of the international symposium on assessment and monitoring of forests in tropical dry regions with especial reference to gallery forests. Universidade de Brasília. Brasília, .pp. 107–116.*

- Schiavini I., Resende J. C. F., Aquino F. G. 2001. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em matas de galeria e mata mesófila na margem do Ribeirão Panga, MG. *In*: RIBEIRO J. F., FONSECA C. E. L., SOUZA-SILVA J.C.(Eds.) Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria. Embrapa – CPAC, Planaltina, p.267-299.
- Schröder J., Gadow K. V. 1999. Testing a new competition index for maritime pine in north-western Spain. *Canadian Journal of Forest Research*, 29:280–283.
- Schwartz J. T. 1961. *Introduction to Matrices and Vectors*. McGraw-Hill Book Company Inc. New York. 163 pp.
- Scolforo J. R. S., Pulz F. A., Mello J. M. 1996. Modelo de produção para floresta nativa como base para manejo sustentado. *Cerne*, (2)1:112– 37.
- Sheil D., Burslem, D. F. R. P., Alder, D. 1995. The interpretation of mortality rates measures. *Journal of Ecology*, 83:331–333.
- Sheil D., May R. M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, 84:91–100.
- Sheil D., Salim A., Chave J., Vanclay J., Hawthorne W. D. 2006. Illumination–size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 94: 494–507.
- Silva J. A. A., Nobre A. D., Manzatto C. V., Joly C.A., Rodrigues R. R., Skorupa I. A., Nobre C. A., Ahrens S. May P. H., Sá T. D. A. Cunha, M. C., Rech Filho, E. L. 2011. O Código florestal e a Ciência: contribuições para o diálogo. Academia Brasileira de Ciências – Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciências. Editora da Academia Brasileira de Ciências . SãoPaulo, 124p.
- Silva J. N. M. 1989. The behaviour of the tropical rain forest of the Brazilian Amazon after logging. Tese de Doutorado. University of Oxford, Oxford. 302p.
- Silva J. N. M., Carvalho, J .O. P., Lopes, J .C. A., Oliveira, R. P., Oliveira, L. C. 1996. Growth and yield studies in the Tapajós region, Central Brazilian Amazon. *Commonwealth Forestry Review*, 75:3325–3329.
- Silva Júnior M. C. 1995. Tree communities of gallery forests of IBGE Ecological Reserve, Federal District, Brazil. Ph. D. Thesis.University of Edingburgh. 257p.
- Silva Júnior M. C. 2001. Comparação entre matas de galeria no Distrito Federal e a efetividade do código florestal na proteção de sua diversidade arbórea. *Acta Botânica Brasílica*, 15(1):139–146.
- Silva Júnior M.C., Felfili J. M., Walter B. M. T., Nogueira P. E., Rezende A.V., Morais R. O., Nóbrega M. G. G. 2001. Análise da flora arbórea de matas de galeria do Distrito Federal: 21 levantamentos. *In*: Ribeiro J. F, Fonseca C. E. L., Souza-Silva J.C. (eds.). Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria. Planaltina, Embrapa Cerrados. pp. 143–191.
- Sokal R. S., Rohlf F. J. 1995. *Biometry*. 3rd edition, W. H. Freeman Co, New York. 887p.

- Souza G. M., Buckeridge M. S. 2004. Sistemas complexos: novas formas de ver a Botânica. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(3):407–419.
- Spathelf P., Durlo M. A. 2001. Transition matrix for modeling the dynamics of a subtropical seminatural forest in southern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 151, 139–149.
- Staebler G. R. 1951 Growth and spacing in an even-aged stand of Douglas-fir. Master's thesis, University of Michigan.
- Steneker G. A., and Jarvis, J. M. 1963. A preliminary study to assess competition in a white spruce – trembling aspen stand. *Forest. Chronicles*. 39: 334–336.
- Stoyan D., Penttinen A. 2000. Recent Applications of Point Process Methods in Forestry Statistics *Statistical Science*, 15(1):61–78.
- Teixeira L. M., Chambers J. Q., Silva A. R. E., Lima A. J. N., Carneira V. M. C., Santos J., Higuchi N. 2007. Projeção da dinâmica da floresta natural de Terra-firme, região de Manaus-AM, com o uso da cadeia de transição probabilística de Markov. *Acta amazônica*, 37(3):337–384.
- Terradas J. 2005. Forest dynamics: a broad view of the evolution of the topic, including some recent regional contributions. *Investicion Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14(3):525-537.
- Tham A. 1989. Prediction of individual tree growth in managed stands of mixed *Picea abies* (L.) Karst. and *Betula pendula* Roth & *Betula pubescens* Ehrh *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4: 491-512.
- Tomé M. 1990. Distance dependent competition measures to model growth of individual trees. *In*: Burkhart H. E. (ed), *Research in Forest Mensuration, Growth and Yield*. VPI e SU, Pub.nº FWS-2-90. School of Forest and Wildlife Resources. Blacksburg, pp. 219-231.
- Tomé M. 2005. Modelação do crescimento e da produção de povoamentos florestais. *Textos Pedagógicos do GIMREF, TP 1/2005*, Instituto Superior de Agronomia, DEF, Lisboa. 2005.
- Tomé M., Burkhart, H. E. 1989. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science*, 35: 816-831.
- Valladares F, Niinemä U. 2008. Shade-tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Ann Rev Ecol Evol. Syst.* 39:237-578.
- Van den Berg E. 2001. Variáveis ambientais e a dinâmica estrutural e populacional de uma floresta de galeria em Itutinga, MG. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas. 115p.
- Vanclay J. K. 1994. *Modelling Tree Growth and Yield: Applications to Mixed tropical Forests*. CAB International. Guilford. 312p.

- Vanclay J. K. 2006. Spatially-explicit competition indices and the analysis of mixed-species plantings with the Simile modelling environment. *Forest Ecology and Management*, 23: 295–302.
- Vasconcelos S. S., Higuchi N., Oliveira M. V.N. 2009. Projeção da distribuição diamétrica de uma floresta explorada seletivamente na Amazônia Ocidental. *Acta Amazonica*, 39(1):71–80.
- Voukila Y. 1965. Functions for variable density yield tables of pine based on temporary sample plots. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 60:1–86.
- Walter, B. M. T. 1995. Distribuição espacial de espécies perenes de mata de galeria inundável no Distrito Federal: florística e fitossociologia. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília. Brasília. 200p.
- Ward J.S., Parker G.R., Ferrandino F.J., 1996. Long-term spatial dynamics in an old growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 83:189–202..
- Watt A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35:1– 22.
- Weiner, J., 1984. Neighbourhood interference among *Pinus rigida* individuals. *Journal do Ecology*, 72:183–195.
- Werneck M. S., Franceschinelli E. V. 2004. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. *Plant Ecology* 174: 337–346, 2004.
- Whittaker R. H. 1953: A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, 23: 41–78.
- Wiegand T., Moloney K. A. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104: 209–229.
- Williamson G.B. 1975. Pattern and serial composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology* 56, 727-731.
- Wimberly M.C. & Bare, B.B. 1996. Distance-dependent and distance-independent models of Douglas-fir and western hemlock basal area growth following silvicultural treatment. *Forest Ecology and Management*, 89:1–11.
- Woodall C.W., Graham, J.M., 2004. A technique for conducting point pattern analysis of cluster plot stem-maps. *For. Ecol. Manage.* 198, 31–37.
- Woodell S. R. J., Mooney H. A., Hill A. 1969. The behavior of *Larrea divaricata* (creosote bush) in response to rainfall in California. *Journal of Ecology*, 57:37–44.
- Wright S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1–14.
- Wykoff W. R., Crookston N. L., Stage A.R. 1982. User's guide to the stand prognosis model. Intermountain Forest And Range Experiment Station, General Technical Report INT-133

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. (4th edition). Prentice Hall, New Jersey. 931p.

Anexo 1 – Lista de espécies registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama (Brasília – DF) entre 1985 e 2009, classificadas em grupos ecológicos.

Tabela A.1 – Espécies registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama (Brasília – DF) entre 1985 e 2009, classificadas em grupos ecológicos conforme Felfili (1993). Onde GE = grupo ecológico, T = tolerantes à sombra, P = pioneiras e H = heliófitas não pioneiras. A maioria das espécies foi classificada por Felfili (1993) (F), as demais foram de acordo a literatura (Lorenzi 1992, 2002) (L) e consulta ao especialista Dr. Benedito Alísio Silva Pereira (P) do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

Espécie	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	GE	Autor
<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Aegiphila lhotzkiana</i> Cham.	x	x	x	x	x	x	x	P	P
<i>Aegiphila brachiata</i> Vell					x	x	x	H	L
<i>Agonandra brasiliensis</i> Benth. & Hook. f.						x	x	H	L
<i>Alchornea glandulosa</i> subsp. <i>iricurana</i> (Casar.) Secco	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Cordia edulis</i> (Rich.) Kuntze	x	x	x	x	x	x	x	H	P
<i>Cordia macrophylla</i> (K.Schum) Kuntze							x	T	F
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Andira paniculata</i> Benth.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Aniba heringerii</i> Vattimo	x	x	x	x	x	x	x	H	P
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J. F. Macrb.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll. Arg.	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Aspidosperma discolor</i> A. DC.	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Aspidosperma olivaceum</i> Müll. Arg.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Aspidosperma</i> sp.	x	x	x	x	x	x	x	H	P
<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott. Ex Spreng	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Callisthene major</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Campomanesia velutina</i> (Cambess.) O. Berg	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schldtl.				x				P	L
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Cecropia pachystachia</i> Trécul	x	x	x	x	x	x	x	P	F
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A. C. Sm.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Clusia</i> sp.					x			H	P
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.					x	x	x	P	L
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Diospyros burchelli</i> Hern.						x	x	H	P

Espécie	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	GE	Autor
<i>Diospyros hispida</i> A. DC. var. hispida	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Erythroxyllum daphnites</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Euplassa inaequalis</i> (Pohl) Engl.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Faramea</i> sp.	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Ferdinandusa speciosa</i> Pohl	x	x	x	x				T	F
<i>Dedropanax cuneatum</i> (DC.) Decne. & Planch.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Myrcia fenzliana</i> O. Berg.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Guapira graciliflora</i> (Schimidt) Lundell	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Guatteria sellowiana</i> Schltldl.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham & Schlecht.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. Ex Hayne	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Ilex</i> sp.					x	x	x	H	P
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Ixora brevifolia</i> Benth.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Jacaranda caroba</i> (Vell.) A. DC.	x	x	x	x	x	x	x	P	F
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
Lauraceae indet.	x	x	x	x	x	x		T	F
Leguminosae indet.	x	x	x	x				H	F
<i>Licania apetala</i> (E. Mey.) Fritsch	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Luehea paniculata</i> Mart. & Zucc.	x	x	x	x	x	x	x	P	L
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Marlierea</i> sp.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Maytenus alaternoides</i> Reissek	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Miconia chartacea</i> Triana						x		T	P
<i>Miconia cordata</i> Triana							x	T	P
<i>Miconia cuspidata</i> Mart. Ex Naudin	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Miconia dodecandra</i> (Desv.) Cogn.					x	x	x	T	P
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.	x	x	x	x				T	F
<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	x	x	x	x	x	x		T	F
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	x	x	x	x	x	x	x	T	F
Moraceae sp.	x	x	x	x	x	x		P	F
<i>Mouriri graveolens</i> Spruce & Triana	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Myrcia deflexa</i> DC.	x	x	x	x				T	F
<i>Myrcia sellowiana</i> O. Berg	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Myrcia</i> sp.	x	x	x	x	x			T	F
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. Ex Roem. & Schult	x	x	x	x	x	x	x	T	P
Myrtaceae sp.	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Ocotea corymbosa</i> (Miers) Mez.	x	x	x	x	x	x	x	T	P

Espécie	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	GE	Autor
<i>Ocotea spixiana</i> (Nees) Mez	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. Ex Baill.	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Persea fusca</i> Mez	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Psychotria colorata</i> Muell. Arg.	x	x	x	x				H	L
<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker							x	T	F
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	x	x	x	x	x	x	x	P	F
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk	x	x	x	x	x	x	x	P	L
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl) Marchand	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	x	x	x	x	x	x	x	H	L
<i>Psidium rufum</i> Mart. ex DC.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm.	x	x	x	x	x	x	x	P	F
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl) Kuntze		x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Garcinia brasiliensis</i> Mart.						x		H	F
<i>Richeria grandis</i> Vahl.						x	x	T	F
<i>Roupala montana</i> (Aubl.)	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Salacia elliptica</i> (Mart. Ex Schult.) G. Don	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Schefflera morototonii</i> (Aubl.) DC. Frodin	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel var. paniculatum	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Siphoneugena densiflora</i> Berg	x	x	x	x	x	x	x	H	P
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	x	x	x	x	x	x	x	P	F
<i>Solanum guianense</i> Dunal	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Sorocea ilicifolia</i> Miq.	x	x	x	x	x	x	x	P	F
<i>Styrax camporum</i> Pohl	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart							x	H	L
<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston				x	x	x	x	H	P
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Tapura amazonica</i> Poepp.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Terminalia argentea</i> (Camb.) Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Tibouchina candolleana</i> (DC.) Cogn.							x	P	L
<i>Trichilia catigua</i> Adr. Juss	x	x	x	x	x	x	x	T	P
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Vismia</i> sp.	x	x	x	x	x	x	x	H	P
<i>Vochysia rufa</i> Mart.					x	x	x	H	P
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	x	x	x	x	x	x	x	H	F
<i>Xylopia sericea</i> A. St. -Hil.	x	x	x	x	x	x	x	T	F
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	x	x	x	x	x	x	x	T	F

Anexo 2 – Densidade e área basal por espécie registrada na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009.

Tabela A.2 – Densidade e área basal das espécies registradas na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF, entre 1985 e 2009. As espécies estão ordenadas em ordem decrescente de densidade em 1985.

Espécie	densidade (ind. ha ⁻¹)							área basal (m ² ha ⁻¹)						
	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
<i>Metrodorea stipularis</i>	38,08	37,42	37,42	35,43	34,77	39,40	42,05	1,287	1,351	1,333	1,329	1,344	1,488	1,355
<i>Amaioua guianensis</i>	34,44	38,74	40,40	44,70	42,72	43,05	45,36	0,778	0,810	0,837	0,903	0,879	0,891	0,872
<i>Guatteria sellowiana</i>	34,44	34,11	34,44	32,78	29,80	29,47	29,47	0,954	0,926	0,950	0,943	0,923	0,921	0,905
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	34,11	36,09	34,77	32,45	32,78	33,44	34,11	0,561	0,610	0,613	0,584	0,628	0,656	0,651
<i>Licania apetala</i>	33,44	35,43	35,76	35,43	32,12	33,11	34,44	1,169	1,192	1,208	1,246	1,172	1,294	1,319
<i>Lamanonia ternata</i>	31,13	28,81	26,49	25,17	19,87	17,22	14,90	3,345	3,335	3,196	3,156	2,704	2,432	2,305
<i>Aspidosperma</i>	29,47	27,48	27,48	25,17	22,52	22,85	21,85	1,891	1,839	1,734	1,761	1,694	1,799	1,786
<i>Protium heptaphyllum</i>	29,14	27,81	30,13	29,47	29,14	33,77	31,46	1,075	1,101	1,099	1,110	0,961	1,063	0,897
<i>Piptocarpha macropoda</i>	26,49	18,54	15,56	12,25	8,28	6,29	4,97	0,620	0,559	0,479	0,396	0,254	0,197	0,142
<i>Copaifera langsdorffii</i>	24,50	25,83	25,83	25,83	23,84	24,17	24,17	2,478	2,609	2,528	2,624	2,641	2,856	2,792
<i>Tapirira guianensis</i>	23,84	26,16	26,49	28,81	26,49	26,82	25,83	1,430	1,434	1,485	1,574	1,599	1,635	1,302
<i>Nectandra oppositifolia</i>	23,51	23,51	22,85	22,85	20,53	19,54	17,88	1,468	1,543	1,520	1,575	1,448	1,381	1,325
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	15,89	17,55	17,88	17,22	15,89	15,23	16,56	1,033	0,920	0,983	0,982	0,910	0,930	0,974
<i>Callisthene major</i>	14,24	13,25	13,91	13,58	13,25	11,92	10,60	1,486	1,471	1,528	1,644	1,712	1,504	1,346
<i>Maytenus alaternoides</i>	12,25	12,25	13,91	12,58	10,26	10,93	10,93	0,283	0,296	0,317	0,297	0,300	0,334	0,314
<i>Salacia elliptica</i>	12,25	12,25	12,25	13,58	15,56	18,54	19,54	0,194	0,205	0,218	0,242	0,249	0,293	0,291
<i>Emmotum nitens</i>	11,92	9,93	8,94	8,94	8,61	7,95	7,62	0,547	0,448	0,433	0,451	0,471	0,471	0,454
<i>Ouratea castaneifolia</i>	11,59	12,58	14,57	13,58	8,94	7,28	5,30	0,204	0,228	0,258	0,251	0,202	0,163	0,141
<i>Matayba guianensis</i>	10,60	10,93	11,26	11,59	10,93	9,60	8,28	0,284	0,304	0,326	0,324	0,287	0,244	0,177
<i>Cupania vernalis</i>	10,26	9,27	8,28	5,96	3,64	2,65	2,98	0,272	0,244	0,198	0,146	0,100	0,057	0,060
<i>Machaerium acutifolium</i>	6,95	6,62	6,29	5,30	3,97	3,97	3,64	0,417	0,431	0,436	0,427	0,363	0,390	0,332
<i>Roupala montana</i>	6,95	5,63	5,96	4,30	3,64	3,97	4,30	0,205	0,151	0,141	0,107	0,106	0,115	0,118
<i>Micropholis venulosa</i>	6,62	7,95	7,62	6,95	7,95	8,28	8,61	0,290	0,336	0,344	0,356	0,394	0,361	0,305

Espécie	densidade (ind. ha ⁻¹)							área basal (m ² ha ⁻¹)						
	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
<i>Myrsine coriacea</i>	6,62	5,96	4,64	3,64	2,65	2,98	1,99	0,529	0,525	0,416	0,320	0,278	0,304	0,255
<i>Maprounea guianensis</i>	5,96	5,30	4,64	4,64	4,30	4,64	5,30	0,426	0,376	0,342	0,323	0,319	0,364	0,375
<i>Cabralea canjerana</i>	5,63	5,63	5,63	5,30	4,97	6,29	4,64	0,436	0,239	0,247	0,248	0,261	0,295	0,204
Myrtaceae sp.	5,63	3,97	2,32	1,32	0,33	0,33	0,33	0,115	0,083	0,050	0,038	0,009	0,009	0,009
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	5,30	3,97	4,97	3,64	3,64	4,30	3,97	0,291	0,250	0,299	0,244	0,288	0,295	0,248
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	4,64	4,64	3,64	3,64	2,65	1,99	1,99	0,093	0,098	0,072	0,072	0,045	0,037	0,037
<i>Aspidosperma</i> sp.	4,64	4,30	3,97	3,64	3,64	3,64	3,64	0,217	0,200	0,189	0,190	0,202	0,223	0,232
<i>Virola sebifera</i>	4,30	4,97	4,97	4,30	3,97	5,30	5,96	0,129	0,145	0,154	0,148	0,125	0,147	0,155
<i>Cordia edulis</i>	3,97	4,64	4,97	6,95	6,95	6,62	6,29	0,065	0,066	0,070	0,098	0,100	0,098	0,090
<i>Calophyllum brasiliense</i>	3,97	2,65	2,65	2,65	2,65	2,98	3,64	0,257	0,215	0,223	0,193	0,204	0,226	0,242
<i>Qualea multiflora</i>	3,97	2,98	2,65	2,32	2,32	2,98	3,31	0,685	0,652	0,611	0,645	0,717	0,756	0,793
<i>Leptolobium elegans</i>	3,64	3,64	3,64	3,64	4,30	4,30	3,64	0,131	0,135	0,138	0,142	0,156	0,161	0,147
<i>Inga alba</i>	3,64	5,63	7,62	8,61	9,27	9,93	10,60	0,246	0,275	0,255	0,289	0,337	0,399	0,330
<i>Pouteria ramiflora</i>	3,64	3,31	3,31	2,98	2,32	3,64	4,30	0,119	0,124	0,115	0,091	0,065	0,095	0,118
<i>Sacoglottis guianensis</i>	3,64	3,64	3,31	2,65	1,66	1,66	1,66	0,204	0,145	0,142	0,098	0,062	0,074	0,081
<i>Apuleia leiocarpa</i>	3,31	3,31	3,31	3,31	2,65	2,65	2,98	0,270	0,289	0,304	0,314	0,279	0,300	0,326
<i>Aspidosperma subincanum</i>	3,31	3,31	3,31	3,31	2,98	2,98	3,97	0,184	0,196	0,203	0,231	0,232	0,251	0,282
<i>Diospyros hispida</i>	3,31	3,31	3,31	3,64	3,31	2,98	2,98	0,105	0,109	0,108	0,112	0,115	0,114	0,117
<i>Guapira graciliflora</i>	3,31	3,31	3,64	3,64	3,64	3,64	3,64	0,078	0,084	0,093	0,099	0,105	0,114	0,118
<i>Pera glabrata</i>	3,31	3,31	3,31	3,97	3,97	3,31	2,65	0,100	0,106	0,107	0,117	0,120	0,105	0,093
<i>Terminalia glabrescens</i>	3,31	3,64	3,64	3,64	3,31	3,31	3,31	0,661	0,705	0,710	0,751	0,775	0,797	0,672
<i>Astronium fraxinifolium</i>	2,98	3,31	3,31	2,98	3,97	3,64	3,97	0,217	0,207	0,211	0,182	0,221	0,219	0,239
<i>Ixora brevifolia</i>	2,98	3,31	3,31	3,31	2,98	3,31	3,64	0,107	0,125	0,129	0,139	0,145	0,157	0,138
<i>Cordia sellowiana</i>	2,65	2,65	2,32	1,99	1,99	2,32	2,32	0,118	0,115	0,105	0,089	0,079	0,089	0,090
Lauraceae indet. sp1	2,65	0,66	0,66	0,33	0,33	0,33		0,175	0,015	0,008	0,005	0,011	0,016	
<i>Ocotea spixiana</i>	2,65	2,65	2,98	2,65	2,32	2,32	1,99	0,101	0,110	0,116	0,116	0,085	0,093	0,079
<i>Schefflera morototonii</i>	2,65	2,65	1,99	2,98	2,32	1,66	1,32	0,038	0,041	0,038	0,055	0,038	0,039	0,040
<i>Byrsonima laxiflora</i>	2,32	2,65	2,65	1,99	1,99	1,66	1,66	0,035	0,036	0,041	0,033	0,035	0,027	0,027

Espécie	densidade (ind. ha ⁻¹)							área basal (m ² ha ⁻¹)						
	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
<i>Cecropia pachystachia</i>	2,32	1,32	1,66	1,66	0,99	1,99	0,99	0,030	0,018	0,023	0,021	0,015	0,029	0,013
<i>Myrcia fenziiana</i>	2,32	3,64	4,30	3,97	1,66	1,66	1,66	0,029	0,045	0,052	0,052	0,024	0,026	0,028
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	2,32	1,99	1,99	2,65	1,99	2,65	2,32	0,055	0,059	0,058	0,070	0,043	0,051	0,045
<i>Terminalia argentea</i>	2,32	2,65	1,99	1,66	1,66	1,66	1,66	0,258	0,276	0,264	0,211	0,219	0,229	0,230
<i>Xylopia emarginata</i>	2,32	1,32	1,32	0,99	1,66	1,66	1,66	0,037	0,019	0,020	0,019	0,026	0,031	0,028
<i>Alchornea glandulosa</i>	1,99	3,31	3,64	3,31	4,30	6,29	6,95	0,088	0,117	0,134	0,140	0,174	0,237	0,275
<i>Aspidosperma discolor</i>	1,99	1,99	1,99	1,99	1,99	2,65	3,31	0,092	0,099	0,105	0,112	0,123	0,153	0,177
<i>Hirtella glandulosa</i>	1,99	1,99	1,99	1,66	1,99	1,99	1,99	0,056	0,046	0,047	0,046	0,054	0,056	0,056
<i>Persea fusca</i>	1,99	2,32	3,97	4,97	6,95	8,28	8,28	0,089	0,109	0,151	0,185	0,214	0,278	0,291
<i>Qualea dichotoma</i>	1,99	1,99	1,66	1,66	0,99	1,32	1,32	0,260	0,275	0,253	0,243	0,247	0,268	0,284
<i>Eriotheca gracilipes</i>	1,66	1,66	1,66	1,66	1,66	1,32	1,32	0,074	0,081	0,084	0,086	0,062	0,037	0,040
<i>Faramea</i> sp.	1,66	1,99	2,32	3,31	3,64	3,64	3,97	0,033	0,040	0,044	0,056	0,061	0,066	0,068
<i>Luehea paniculata</i>	1,66	0,99	1,32	1,32	0,66	0,99	0,66	0,054	0,040	0,043	0,044	0,008	0,011	0,008
<i>Miconia sellowiana</i>	1,66	1,66	2,32	2,98	1,66	0,66	0,00	0,025	0,025	0,036	0,037	0,025	0,015	0,000
<i>Xylopia sericea</i>	1,66	1,99	2,32	1,66	1,66	1,32	1,32	0,023	0,028	0,031	0,025	0,026	0,018	0,018
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	1,66	1,32	0,99	0,99	1,32	1,32	1,99	0,024	0,024	0,025	0,032	0,047	0,059	0,075
<i>Andira paniculata</i>	1,32	1,32	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,036	0,040	0,040	0,040	0,041	0,041	0,039
<i>Dedropanax cuneatum</i>	1,32	1,32	1,32	0,66	0,33	0,33	0,33	0,017	0,016	0,018	0,011	0,008	0,009	0,009
<i>Guettarda viburnoides</i>	1,32	1,99	1,99	1,32	1,32	0,99	1,32	0,023	0,032	0,033	0,020	0,021	0,019	0,021
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	1,32	0,99	0,99	0,99	0,33	0,33	0,33	0,184	0,125	0,128	0,130	0,049	0,052	0,052
<i>Platypodium elegans</i>	1,32	1,32	1,32	1,66	2,32	1,66	1,32	0,041	0,042	0,043	0,048	0,054	0,045	0,017
<i>Tapura amazonica</i>	1,32	1,32	0,99	0,99	0,66	0,99	1,32	0,018	0,018	0,015	0,015	0,012	0,017	0,020
<i>Bauhinia rufa</i>	0,99	0,99	0,99	1,32	1,32	1,32	1,66	0,018	0,019	0,019	0,024	0,024	0,028	0,033
<i>Euplassa inaequalis</i>	0,99	0,99	1,32	0,99	0,66	0,66	0,66	0,040	0,042	0,045	0,044	0,036	0,037	0,037
<i>Jacaranda caroba</i>	0,99	0,99	0,99	1,32	0,33	0,33	0,33	0,015	0,015	0,016	0,019	0,004	0,004	0,004
Leguminosae indet.	0,99	1,32	1,32	1,32				0,064	0,071	0,074	0,074			
<i>Miconia punctata</i>	0,99	0,66	0,33	0,33				0,010	0,009	0,006	0,007			
<i>Myrcia</i> sp	0,99	0,99	0,99	0,99	0,33			0,043	0,046	0,049	0,053	0,029		

Espécie	densidade (ind. ha ⁻¹)							área basal (m ² ha ⁻¹)						
	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
<i>Psychotria colorata</i>	0,99	1,32	1,32	0,66				0,014	0,019	0,021	0,009			
<i>Siphoneugena densiflora</i>	0,99	0,99	0,99	0,99	1,66	1,32	1,32	0,099	0,104	0,107	0,111	0,122	0,073	0,080
<i>Sloanea monosperma</i>	0,99	1,66	1,66	2,32	2,65	2,32	2,32	0,020	0,027	0,027	0,036	0,044	0,042	0,045
<i>Solanum guianense</i>	0,99	0,99	0,99	0,66	0,33	0,33	0,33	0,054	0,060	0,068	0,046	0,031	0,032	0,036
<i>Styrax camporum</i>	0,99	1,32	1,99	2,32	1,99	3,64	3,97	0,011	0,015	0,022	0,026	0,027	0,049	0,059
<i>Aegiphila lhotzkiana</i>	0,66	1,32	1,32	1,32	1,32	0,66	0,66	0,014	0,021	0,026	0,029	0,035	0,030	0,032
<i>Aniba heringerii</i>	0,66	0,66	0,66	0,66	1,66	1,66	1,32	0,030	0,030	0,031	0,031	0,042	0,046	0,041
<i>Casearia sylvestris</i>	0,66	0,66	1,32	1,32	1,32	1,66	0,99	0,007	0,006	0,015	0,015	0,013	0,017	0,010
Moraceae indet.	0,66	0,66	0,33	0,33	0,33	0,33		0,010	0,016	0,009	0,015	0,016	0,025	0,000
<i>Myrcia deflexa</i>	0,66	0,66	0,66	0,66				0,009	0,010	0,010	0,011			
<i>Myrcia sellowiana</i>	0,66	0,66	0,66	0,99	1,99	2,65	2,98	0,019	0,020	0,022	0,029	0,044	0,053	0,055
<i>Sorocea ilicifolia</i>	0,66	0,99	0,99	0,99	1,32	1,32	1,99	0,009	0,012	0,011	0,012	0,016	0,016	0,022
<i>Vochysia tucanorum</i>	0,66	0,66	0,33	0,66	0,66	0,66	0,33	0,034	0,034	0,018	0,024	0,035	0,039	0,006
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,018	0,018	0,018	0,019	0,019	0,019	0,019
<i>Campomanesia velutina</i>	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,005	0,005	0,006	0,006	0,006	0,006	0,006
<i>Cariniana estrellensis</i>	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,007	0,009	0,009	0,010	0,011	0,015	0,016
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	0,33	0,33	0,66	0,66	0,33	0,33	0,33	0,004	0,004	0,007	0,009	0,008	0,010	0,011
<i>Erythroxylum daphnites</i>	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,66	0,66	0,010	0,010	0,010	0,003	0,004	0,007	0,007
<i>Ferdinandusa speciosa</i>	0,33	0,66	0,99	0,33				0,003	0,007	0,010	0,004			
<i>Marlierea</i> sp.	0,33	0,33	0,66	0,66	0,99	1,32	1,99	0,005	0,007	0,010	0,012	0,017	0,021	0,028
<i>Miconia cuspidata</i>	0,33	0,33	3,31	4,64	8,28	14,90	18,54	0,027	0,027	0,055	0,076	0,110	0,240	0,359
<i>Mouriri graveolens</i>	0,33	0,33	0,33	0,33	0,66	0,99	1,32	0,029	0,030	0,031	0,031	0,036	0,040	0,044
<i>Ocotea corymbosa</i>	0,33	0,33	0,99	1,32	1,32	0,99	0,99	0,006	0,007	0,012	0,018	0,031	0,022	0,023
<i>Psidium rufum</i>	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,66	0,007	0,007	0,007	0,007	0,007	0,007	0,009
<i>Vismia</i> sp.	0,33	0,33	0,66	0,66	0,33	0,33	0,33	0,003	0,003	0,006	0,008	0,006	0,007	0,008
<i>Aegiphila brachiata</i>					0,33	0,66	0,33					0,005	0,011	0,009
<i>Agonandra brasiliensis</i>						0,33	0,33						0,003	0,003
<i>Cordia macrophylla</i>							0,66							0,006

Espécie	densidade (ind. ha ⁻¹)							área basal (m ² ha ⁻¹)						
	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009	1985	1988	1991	1994	1999	2004	2009
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>					0,66	0,66	0,99					0,008	0,011	0,016
<i>Diospyros burchelli</i>						0,33	0,33						0,003	0,003
<i>Ilex</i> sp.					0,66	0,66	0,66					0,008	0,008	0,009
<i>Miconia cordata</i>							0,33							0,003
<i>Miconia dodecandra</i>					0,99	0,99	0,66					0,013	0,017	0,012
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>							0,33							0,003
<i>Myrsine guianensis</i>		0,33	0,66	0,99	0,33	0,33	0,33	0,004	0,006	0,011	0,005	0,005	0,005	0,005
<i>Garcinia brasiliensis</i>						0,33	0,33						0,003	0,005
<i>Styrax ferrugineus</i>							0,33							0,003
<i>Syzygium jambos</i>				0,33	0,33	0,33	0,33			0,003	0,004	0,005	0,008	0,008
<i>Tibouchina candolleana</i>							0,66							0,009
<i>Trichilia catigua</i>		0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,003	0,004	0,004	0,006	0,007	0,007	0,007
<i>Vochysia rufa</i>					0,33	0,33	0,33					0,003	0,004	0,004
<i>Garcinia brasiliensis</i>				0,33		0,00	0,00				0,003		0,000	
<i>Miconia chartacea</i>				0,33		0,00	0,00				0,003		0,000	
<i>Clusia</i> sp.			0,33			0,00	0,00			0,003			0,000	
<i>Cardiopetalum calophyllum</i>		0,33				0,00	0,00		0,003				0,000	
Total	649,7	645,7	652,0	637,4	593,0	614,9	617,5	30,59	30,30	30,09	30,29	29,12	29,99	28,59

Anexo 3 – Dinâmica das espécies observadas de 1985 a 2009.

Tabela A.3 – Taxas de mortalidade e recrutamento lineares, para as espécies presentes em 1985, entre o período de 1985 a 2009, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília, DF. Onde N_{1985} = indivíduos vivos em 1985; N_m = indivíduos que morreram; N_r = indivíduos que ingressaram; m = mortalidade; r = recrutamento.

Espécie	N_{1985}	N_m (1985-2009)	N_r (1985-2009)	m_{linear} (% ano ⁻¹)	r_{linear} (% ano ⁻¹)
<i>Metrodorea stipularis</i>	115	49	61	1,78	5,41
<i>Amaioua guianensis</i>	104	59	92	2,36	3,69
<i>Guatteria sellowiana</i>	104	45	30	1,80	1,20
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	103	38	38	1,54	1,54
<i>Licania apetala</i>	101	22	25	0,91	1,03
<i>Lamanonia ternata</i>	94	49	0	2,17	0,00
<i>Aspidosperma</i>	89	28	5	1,31	0,23
<i>Protium heptaphyllum</i>	88	55	62	2,60	2,94
<i>Piptocarpha macropoda</i>	80	77	12	4,01	0,63
<i>Copaifera langsdorffii</i>	74	10	9	0,56	0,51
<i>Tapirira guianensis</i>	72	43	49	2,49	2,84
<i>Nectandra oppositifolia</i>	71	23	6	1,35	0,35
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	48	17	19	1,48	1,65
<i>Callisthene major</i>	43	15	4	1,45	0,39
<i>Maytenus alaternoides</i>	37	21	17	2,36	1,91
<i>Salacia elliptica</i>	37	18	40	2,03	4,50
<i>Emmotum nitens</i>	36	15	2	1,74	0,23
<i>Ouratea castaneifolia</i>	35	23	4	2,74	0,48
<i>Matayba guianensis</i>	32	23	16	2,99	2,08
<i>Cupania vernalis</i>	31	26	4	3,49	0,54
<i>Machaerium acutifolium</i>	21	13	3	2,58	0,60
<i>Roupala montana</i>	21	11	3	2,18	0,60
<i>Micropholis venulosa</i>	20	10	16	2,08	3,33
<i>Myrsine coriacea</i>	20	14	0	2,92	0,00
<i>Maprounea guianensis</i>	18	8	6	1,85	1,39
<i>Cabrlea canjerana</i>	17	8	5	1,96	1,23
Myrtaceae sp.	17	16	0	3,92	0,00
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	16	11	7	2,86	1,82
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	14	10	2	2,98	0,60
<i>Aspidosperma</i> sp.	14	3	0	0,89	0,00
<i>Virola sebifera</i>	13	6	11	1,92	3,53
<i>Cordia edulis</i>	12	5	12	1,74	4,17
<i>Calophyllum brasiliense</i>	12	5	4	1,74	1,39
<i>Qualea multiflora</i>	12	5	3	1,74	1,04
<i>Leptolobium elegans</i>	11	0	0	0,00	0,00
<i>Inga alba</i>	11	5	26	1,89	9,85
<i>Pouteria ramiflora</i>	11	7	9	2,65	3,41
<i>Sacoglottis guianensis</i>	11	8	2	3,03	0,76

Espécie	N ₁₉₈₅	N _m (1985-2009)	N _r (1985-2009)	m _{linear} (% ano ⁻¹)	r _{linear} (% ano ⁻¹)
<i>Apuleia leiocarpa</i>	10	4	3	1,67	1,25
<i>Aspidosperma subincanum</i>	10	1	3	0,42	1,25
<i>Diospyros hispida</i>	10	3	2	1,25	0,83
<i>Guapira graciliflora</i>	10	3	4	1,25	1,67
<i>Pera glabrata</i>	10	3	1	1,25	0,42
<i>Terminalia glabrescens</i>	10	1	1	0,42	0,42
<i>Astronium fraxinifolium</i>	9	4	7	1,85	3,24
<i>Ixora brevifolia</i>	9	1	3	0,46	1,39
<i>Cordia sellowiana</i>	8	6	5	3,13	2,60
Lauraceae indet. sp1	8	8	0	4,17	0,00
<i>Ocotea spixiana</i>	8	4	2	2,08	1,04
<i>Schefflera morototonii</i>	8	6	2	3,13	1,04
<i>Byrsonima laxiflora</i>	7	5	3	2,98	1,79
<i>Cecropia pachystachia</i>	7	7	3	4,17	1,79
<i>Myrcia fenziiana</i>	7	5	3	2,98	1,79
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	7	5	5	2,98	2,98
<i>Terminalia argentea</i>	7	2	0	1,19	0,00
<i>Xylopia emarginata</i>	7	5	3	2,98	1,79
<i>Alchornea glandulosa</i>	6	1	16	0,69	11,11
<i>Aspidosperma discolor</i>	6	0	4	0,00	2,78
<i>Hirtella glandulosa</i>	6	2	2	1,39	1,39
<i>Persea fusca</i>	6	2	21	1,39	14,58
<i>Qualea dichotoma</i>	6	3	1	2,08	0,69
<i>Eriotheca gracilipes</i>	5	2	1	1,67	0,83
<i>Faramea</i> sp.	5	0	7	0,00	5,83
<i>Luehea paniculata</i>	5	4	1	3,33	0,83
<i>Miconia sellowiana</i>	5	5	0	4,17	0,00
<i>Xylopia sericea</i>	5	3	2	2,50	1,67
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	5	2	3	1,67	2,50
<i>Andira paniculata</i>	4	1	0	1,04	0,00
<i>Dedropanax cuneatum</i>	4	3	0	3,13	0,00
<i>Guettarda viburnoides</i>	4	2	2	2,08	2,08
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	4	3	0	3,13	0,00
<i>Platypodium elegans</i>	4	3	3	3,13	3,13
<i>Tapura amazonica</i>	4	3	3	3,13	3,13
<i>Bauhinia rufa</i>	3	2	4	2,78	5,56
<i>Euplassa inaequalis</i>	3	1	0	1,39	0,00
<i>Jacaranda caroba</i>	3	3	1	4,17	1,39
Leguminosae indet.	3	3	0	4,17	0,00
<i>Miconia punctata</i>	3	3	0	4,17	0,00
<i>Myrcia</i> sp.	3	3	0	4,17	0,00
<i>Psychotria colorata</i>	3	3	0	4,17	0,00
<i>Siphoneugena densiflora</i>	3	1	2	1,39	2,78
<i>Sloanea monosperma</i>	3	0	4	0,00	5,56

Espécie	N ₁₉₈₅	N _m (1985-2009)	N _r (1985-2009)	m _{linear} (% ano ⁻¹)	r _{linear} (% ano ⁻¹)
<i>Solanum guianense</i>	3	2	0	2,78	0,00
<i>Styrax camporum</i>	3	1	10	1,39	13,89
<i>Aegiphila lhotzkiana</i>	2	1	1	2,08	2,08
<i>Aniba heringerii</i>	2	0	2	0,00	4,17
<i>Casearia sylvestris</i>	2	2	3	4,17	6,25
Moraceae indet.	2	2	0	4,17	0,00
<i>Myrcia deflexa</i>	2	2	0	4,17	0,00
<i>Myrcia sellowiana</i>	2	0	7	0,00	14,58
<i>Sorocea ilicifolia</i>	2	1	5	2,08	10,42
<i>Vochysia tucanorum</i>	2	2	1	4,17	2,08
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	1	0	0	0,00	0,00
<i>Campomanesia velutina</i>	1	0	0	0,00	0,00
<i>Cariniana estrellensis</i>	1	0	0	0,00	0,00
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	1	1	1	4,17	4,17
<i>Erythroxylum daphnites</i>	1	1	2	4,17	8,33
<i>Ferdinandusa speciosa</i>	1	1	0	4,17	0,00
<i>Marlierea</i> sp.	1	0	5	0,00	20,83
<i>Miconia cuspidata</i>	1	1	56	4,17	233,33
<i>Mouriri graveolens</i>	1	0	3	0,00	12,50
<i>Ocotea corymbosa</i>	1	1	3	4,17	12,50
<i>Psidium rufum</i>	1	0	1	0,00	4,17
<i>Vismia</i> sp.	1	1	1	4,17	4,17

Anexo 4 – Incremento periódico anual para as espécies registradas de 1985 a 2009.

Tabela A.4. – Valores de incremento periódico anual (IPA) por espécie, registrados para o período de 1985 a 2009, na mata de galeria do Ribeirão do Gama, Brasília (DF). Onde N_{sobrev} = número de sobreviventes; C.V. = coeficiente de variação; na = não se aplica. As espécies estão ordenadas em ordem decrescente de N_{sobrev} .

Espécie	N_{1985}	N_{sobrev} (1985-2009)	IPA _{Médio} (cm ano ⁻¹)	IPA _{Máx} (cm ano ⁻¹)	IPA _{Mín} (cm ano ⁻¹)	C.V. (%)
<i>Licania apetala</i>	101	79	0,14	0,61	0	79,46
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	103	65	0,11	0,32	-0,03	69,41
<i>Copaifera langsdorffii</i>	74	64	0,24	0,72	0,01	64,17
<i>Aspidosperma olivaceum</i>	89	61	0,21	0,73	0,01	67,47
<i>Guatteria sellowiana</i>	104	59	0,14	0,46	0	73,02
<i>Metrodorea stipularis</i>	115	66	0,21	0,56	0	61,16
<i>Nectandra oppositifolia</i>	71	48	0,21	0,50	-0,03	51,68
<i>Amaioua guianensis</i>	104	45	0,14	0,56	0,03	65,82
<i>Lamanonia ternata</i>	94	45	0,19	0,50	-0,01	79,57
<i>Protium heptaphyllum</i>	88	33	0,28	0,70	0,07	59,40
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	48	31	0,27	0,74	0,04	59,92
<i>Tapirira guianensis</i>	72	29	0,40	0,98	0,12	58,18
<i>Callisthene major</i>	43	28	0,25	1,31	0	104,17
<i>Emmotum nitens</i>	36	21	0,19	0,48	0,03	69,29
<i>Salacia elliptica</i>	37	19	0,08	0,27	-0,02	105,13
<i>Maytenus alaternoides</i>	37	16	0,17	0,40	-0,01	71,90
<i>Metrodorea stipularis</i>	16	13	0,21	0,38	0,08	44,86
<i>Oureatea castaneifolia</i>	35	12	0,13	0,34	0,04	67,57
<i>Leptolobium elegans</i>	11	11	0,05	0,11	0,01	61,16
<i>Aspidosperma sp.</i>	14	11	0,15	0,38	0	78,50
<i>Maprounea guianensis</i>	18	10	0,25	0,52	-0,01	65,16
<i>Micropholis venulosa</i>	20	10	0,24	0,49	0,08	52,81
<i>Roupala montana</i>	21	10	0,10	0,18	0,02	46,75
<i>Aspidosperma subincanum</i>	10	9	0,28	0,90	0,01	102,19
<i>Cabrlea canjerana</i>	17	9	0,12	0,28	-0,04	95,78
<i>Matayba guianensis</i>	32	9	0,20	0,62	0,03	90,76
<i>Terminalia glabrescens</i>	10	9	0,21	0,50	0	83,21
<i>Ixora brevifolia</i>	9	8	0,14	0,31	-0,04	101,76
<i>Machaerium acutifolium</i>	21	8	0,22	0,38	0,13	39,98
<i>Cordia edulis</i>	12	7	0,05	0,18	-0,01	128,80
<i>Calophyllum brasiliense</i>	12	7	0,25	0,41	0,13	44,93
<i>Diospyros hispida</i>	10	7	0,12	0,41	-0,01	122,60
<i>Guapira graciliflora</i>	10	7	0,18	0,34	0,01	80,49
<i>Pera glabrata</i>	10	7	0,09	0,15	0,04	50,35
<i>Qualea multiflora</i>	12	7	0,42	0,60	0,08	43,06
<i>Virola sebifera</i>	13	7	0,13	0,27	0	71,74
<i>Apuleia leiocarpa</i>	10	6	0,31	0,53	0,07	62,46

Espécie	N ₁₉₈₅	N _{sobrev} (1985-2009)	IPAMédio (cm ano ⁻¹)	IPAMáx (cm ano ⁻¹)	IPAMín (cm ano ⁻¹)	C.V. (%)
<i>Aspidosperma discolor</i>	6	6	0,33	0,55	0,15	48,99
<i>Inga alba</i>	11	6	0,17	0,24	0,07	42,21
<i>Myrsine coriacea</i>	20	6	0,41	1,41	0,13	119,08
<i>Alchornea glandulosa</i>	6	5	0,41	1,06	0,15	92,75
<i>Astronium fraxinifolium</i>	9	5	0,19	0,40	0,03	90,51
<i>Cupania vernalis</i>	31	5	0,07	0,13	0,03	68,42
<i>Faramea</i> sp.	5	5	0,07	0,13	-0,04	97,15
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	16	5	0,81	1,41	0,58	42,39
<i>Terminalia argentea</i>	7	5	0,18	0,46	0,03	95,14
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	14	4	0,02	0,04	0	120,00
<i>Hirtella glandulosa</i>	6	4	0,05	0,13	0,01	106,56
<i>Ocotea spixiana</i>	8	4	0,19	0,31	0,12	44,52
<i>Persea fusca</i>	6	4	0,68	0,94	0,53	26,91
<i>Pouteria ramiflora</i>	11	4	0,43	0,74	0,19	57,14
<i>Andira paniculata</i>	4	3	0,08	0,13	0,01	76,38
<i>Eriotheca gracilipes</i>	5	3	0,13	0,27	0,04	88,88
<i>Piptocarpha macropoda</i>	80	3	0,46	0,57	0,38	22,05
<i>Qualea dichotoma</i>	6	3	0,51	1,03	0,09	94,50
<i>Sacoglottis guianensis</i>	11	3	0,23	0,48	0,07	98,19
<i>Sloanea monosperma</i>	3	3	0,08	0,10	0,05	29,46
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	5	3	0,55	0,73	0,38	31,23
<i>Aniba heringerii</i>	2	2	0,03	0,04	0,03	28,28
<i>Byrsonima laxiflora</i>	7	2	0,08	0,09	0,06	29,77
<i>Cordia sellowiana</i>	8	2	0,12	0,19	0,04	92,93
<i>Euplassa inaequalis</i>	3	2	0,12	0,12	0,12	0,00
<i>Myrcia fenzliana</i>	7	2	0,17	0,19	0,16	10,88
<i>Guettarda viburnoides</i>	4	2	0,08	0,11	0,05	47,14
<i>Myrcia sellowiana</i>	2	2	0,16	0,21	0,12	38,36
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	7	2	0,15	0,23	0,07	77,14
<i>Schefflera morototonii</i>	8	2	0,27	0,36	0,19	44,84
<i>Siphoneugena densiflora</i>	3	2	0,23	0,27	0,20	20,20
<i>Styrax camporum</i>	3	2	0,13	0,15	0,11	22,33
<i>Xylopia emarginata</i>	7	2	0,20	0,31	0,09	79,10
<i>Xylopia sericea</i>	5	2	0,08	0,13	0,02	106,69
<i>Aegiphila lhotzkiana</i>	2	1	0,41	0,41	0,41	na
<i>Bauhinia rufa</i>	3	1	0,09	0,09	0,09	na
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	1	1	0,03	0,03	0,03	na
<i>Campomanesia velutina</i>	1	1	0,02	0,02	0,02	na
<i>Cariniana estrellensis</i>	1	1	0,34	0,34	0,34	na
<i>Dedropanax cuneatum</i>	4	1	0,21	0,21	0,21	na
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	4	1	0,13	0,13	0,13	na
<i>Luehea paniculata</i>	5	1	0,00	0,00	0	na
<i>Marlierea</i> sp.	1	1	0,23	0,23	0,23	na

Espécie	N ₁₉₈₅	N _{sobrev} (1985-2009)	IPAMédio (cm ano ⁻¹)	IPAMáx (cm ano ⁻¹)	IPAMín (cm ano ⁻¹)	C.V. (%)
<i>Mouriri graveolens</i>	1	1	0,13	0,13	0,13	na
Myrtaceae sp.	17	1	0,06	0,06	0,06	na
<i>Platypodium elegans</i>	4	1	0,03	0,03	0,03	na
<i>Psidium rufum</i>	1	1	0,00	0,00	0	na
<i>Solanum guianense</i>	3	1	0,40	0,40	0,40	na
<i>Sorocea ilicifolia</i>	2	1	0,13	0,13	0,13	na
<i>Tapura amazonica</i>	4	1	-0,04	-0,04	-0,04	na

Anexo 5 – Resultados do teste Kolmogorov-Smirnov ($P>0,05$) para a comparação entre as prognoses e distribuições observadas, para as matrizes construídas no presente estudo.

Tabela A5.1 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1988 a 1991.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		$D\alpha$
	Y'_{1991}	Y_{1991}	Y'_{1991}	Y_{1991}	Δ	$ \Delta $	
1	761	789	0,393	0,401	-0,008	0,008	0,0435
2	1090	1140	0,563	0,579	-0,017	0,017	
3	1354	1396	0,699	0,709	-0,011	0,011	
4	1585	1616	0,818	0,821	-0,003	0,003	
5	1717	1747	0,887	0,888	-0,001	0,001	
6	1799	1829	0,929	0,929	-0,001	0,001	
7	1856	1877	0,958	0,954	0,005	0,005	
8	1876	1904	0,969	0,967	0,001	0,001	
9	1901	1930	0,982	0,981	0,001	0,001	
10	1916	1944	0,989	0,988	0,001	0,001	
11'	1937	1968	1	1			

Tabela A5.2 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1988 a 1994.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		$D\alpha$
	Y'_{1994}	Y_{1994}	Y'_{1994}	Y_{1994}	Δ	$ \Delta $	
1	781	777	0,406	0,404	0,002	0,002	0,0438
2	1087	1117	0,564	0,580	-0,016	0,016	
3	1337	1359	0,694	0,706	-0,012	0,012	
4	1574	1564	0,817	0,812	0,005	0,005	
5	1708	1700	0,887	0,883	0,003	0,003	
6	1789	1781	0,929	0,925	0,004	0,004	
7	1853	1826	0,962	0,949	0,013	0,013	
8	1869	1857	0,970	0,965	0,006	0,006	
9	1891	1883	0,982	0,978	0,004	0,004	
10	1905	1895	0,989	0,984	0,005	0,005	
11'	1926	1925	1	1			

Tabela A5.3 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1988 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		D α
	Y'2009	Y2009	Y'2009	Y2009	Δ	\Delta	
1	833	766	0,443	0,411	0,032	0,032	0,0444
2	1090	1177	0,579	0,631	-0,051	0,051	
3	1284	1388	0,683	0,744	-0,061	0,061	
4	1518	1539	0,807	0,825	-0,018	0,018	
5	1656	1637	0,880	0,877	0,003	0,003	
6	1740	1718	0,925	0,921	0,004	0,004	
7	1824	1771	0,970	0,949	0,021	0,021	
8	1840	1802	0,978	0,966	0,013	0,013	
9	1853	1820	0,985	0,975	0,010	0,010	
10	1863	1836	0,990	0,984	0,006	0,006	
11'	1881	1866	1	1			

Tabela A5.4 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1988}$ para a projeção de 1994 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		D α
	Y'2009	Y2009	Y'2009	Y2009	Δ	\Delta	
1	832	766	0,446	0,411	0,036	0,036	> 0,44
2	1098	1177	0,589	0,631	-0,042	0,042	
3	1295	1388	0,695	0,744	-0,049	0,049	
4	1514	1539	0,812	0,825	-0,012	0,012	
5	1644	1637	0,882	0,877	0,005	0,005	
6	1727	1718	0,927	0,921	0,006	0,006	
7	1800	1771	0,966	0,949	0,017	0,017	
8	1815	1802	0,974	0,966	0,008	0,008	
9	1830	1820	0,982	0,975	0,007	0,007	
10	1841	1836	0,988	0,984	0,004	0,004	
11'	1864	1866	1	1			

Tabela A5.5 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P > 0,05$) da matriz de transição $G_{1988-1991}$ para a projeção de 1991 a 1994.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		$D\alpha$
	Y'_{1994}	Y_{1994}	Y'_{1994}	Y_{1994}	Δ	$ \Delta $	
1	833	774	0,420	0,403	0,017	0,017	< 0,0435
2	1179	1114	0,594	0,580	0,015	0,015	
3	1419	1356	0,715	0,706	0,009	0,009	
4	1635	1561	0,824	0,812	0,012	0,012	
5	1764	1697	0,889	0,883	0,006	0,006	
6	1846	1778	0,931	0,925	0,005	0,005	
7	1892	1823	0,954	0,948	0,005	0,005	
8	1919	1854	0,967	0,965	0,003	0,003	
9	1944	1880	0,980	0,978	0,002	0,002	
10	1957	1892	0,986	0,984	0,002	0,002	
11'	1984	1922	1	1			

Tabela A5.6 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P > 0,05$) da matriz de transição $G_{1988-1991}$ para a projeção de 1991 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		$D\alpha$
	Y'_{2009}	Y_{2009}	Y'_{2009}	Y_{2009}	Δ	$ \Delta $	
1	959	766	0,471	0,411	0,061	0,061	> 0,044
2	1318	1177	0,648	0,631	0,017	0,017	
3	1512	1388	0,743	0,744	-0,001	0,001	
4	1698	1539	0,835	0,825	0,010	0,010	
5	1815	1637	0,892	0,877	0,015	0,015	
6	1897	1718	0,932	0,921	0,012	0,012	
7	1938	1771	0,953	0,949	0,003	0,003	
8	1962	1802	0,964	0,966	-0,001	0,001	
9	1984	1820	0,975	0,975	0,000	0,000	
10	1995	1836	0,981	0,984	-0,003	0,003	
11'	2034	1866	1	1			

Tabela A5.7 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1988-1991}$ para a projeção de 1994 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		D α
	Y'2009	Y2009	Y'2009	Y2009	Δ	$ \Delta $	
1	938	766	0,468	0,411	0,058	0,058	> 0,044
2	1286	1177	0,642	0,631	0,011	0,011	
3	1478	1388	0,738	0,744	-0,006	0,006	
4	1659	1539	0,828	0,825	0,004	0,004	
5	1777	1637	0,887	0,877	0,010	0,010	
6	1859	1718	0,928	0,921	0,008	0,008	
7	1900	1771	0,948	0,949	-0,001	0,001	
8	1925	1802	0,961	0,966	-0,005	0,005	
9	1949	1820	0,973	0,975	-0,002	0,002	
10	1961	1836	0,979	0,984	-0,005	0,005	
11'	2003	1866	1	1			

Tabela A5.8 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1991-1994}$ para a projeção de 1994 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		D α
	Y'2009	Y2009	Y'2009	Y2009	Δ	$ \Delta $	
1	745	766	0,422	0,411	0,011	0,011	
2	1049	1177	0,593	0,631	-0,038	0,038	
3	1242	1388	0,703	0,744	-0,041	0,041	< 0,045
4	1391	1539	0,787	0,825	-0,038	0,038	
5	1521	1637	0,861	0,877	-0,016	0,016	
6	1602	1718	0,906	0,921	-0,014	0,014	
7	1640	1771	0,928	0,949	-0,021	0,021	
8	1674	1802	0,947	0,966	-0,019	0,019	
9	1704	1820	0,964	0,975	-0,011	0,011	
10	1714	1836	0,970	0,984	-0,014	0,014	
11'	1768	1866	1	1			

Tabela A5.9 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1994-1999}$ para a projeção de 1999 a 2004.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		$D\alpha$
	Y'_{2004}	Y_{2004}	Y'_{2004}	Y_{2004}	Δ	$ \Delta $	
1	666	719	0,395	0,386	0,009	0,009	< 0,046
2	1013	1125	0,600	0,604	-0,004	0,004	
3	1212	1334	0,718	0,716	0,002	0,002	
4	1356	1492	0,804	0,801	0,002	0,002	
5	1450	1610	0,859	0,865	-0,005	0,005	
6	1546	1713	0,916	0,920	-0,004	0,004	
7	1589	1761	0,942	0,946	-0,004	0,004	
8	1625	1795	0,963	0,964	-0,001	0,001	
9	1640	1815	0,972	0,975	-0,003	0,003	
10	1655	1831	0,981	0,983	-0,002	0,002	
11'	1687	1862	1	1			

Tabela A5.10 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P>0,05$) da matriz de transição $G_{1994-1999}$ para a projeção de 1999 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		$D\alpha$
	Y'_{2009}	Y_{2009}	Y'_{2009}	Y_{2009}	Δ	$ \Delta $	
1	640	766	0,399	0,411	-0,012	0,012	< 0,046
2	980	1177	0,611	0,631	-0,020	0,020	
3	1166	1388	0,727	0,744	-0,017	0,017	
4	1290	1539	0,804	0,825	-0,020	0,020	
5	1368	1637	0,853	0,877	-0,024	0,024	
6	1463	1718	0,912	0,921	-0,009	0,009	
7	1506	1771	0,939	0,949	-0,010	0,010	
8	1544	1802	0,963	0,966	-0,003	0,003	
9	1556	1820	0,970	0,975	-0,005	0,005	
10	1571	1836	0,980	0,984	-0,004	0,004	
11'	1604	1866	1	1			

Tabela A5.11 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P > 0,05$) da matriz de transição $G_{1999-2004}$ para a projeção de 2004 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		D α
	Y'2009	Y2009	Y'2009	Y2009	Δ	$ \Delta $	
1	722	766	0,379	0,411	-0,032	0,032	< 0,044
2	1168	1177	0,613	0,631	-0,018	0,018	
3	1379	1388	0,724	0,744	-0,020	0,020	
4	1521	1539	0,798	0,825	-0,027	0,027	
5	1638	1637	0,859	0,877	-0,018	0,018	
6	1749	1718	0,917	0,921	-0,003	0,003	
7	1802	1771	0,945	0,949	-0,004	0,004	
8	1837	1802	0,964	0,966	-0,002	0,002	
9	1858	1820	0,975	0,975	-0,001	0,001	
10	1875	1836	0,984	0,984	0,000	0,000	
11'	1906	1866	1	1			

Tabela A5.12 – Teste Kolmogorov Smirnov ($P > 0,05$) da matriz de transição $G_{1985-1991}$ para a projeção de 1991 a 2009.

Classe	Frequência cumulativa		Frequência cumulativa relativa		Desvio		D α
	Y'2009	Y2009	Y'2009	Y2009	Δ	$ \Delta $	
1	903	766	0,462	0,411	0,052	0,052	> 0,044
2	1219	1177	0,624	0,631	-0,007	0,007	
3	1412	1388	0,723	0,744	-0,021	0,021	
4	1617	1539	0,828	0,825	0,003	0,003	
5	1744	1637	0,893	0,877	0,015	0,015	
6	1826	1718	0,935	0,921	0,014	0,014	
7	1881	1771	0,963	0,949	0,013	0,013	
8	1900	1802	0,973	0,966	0,007	0,007	
9	1915	1820	0,980	0,975	0,005	0,005	
10	1926	1836	0,986	0,984	0,002	0,002	
11'	1954	1866	1	1	0,052	0,052	