

15156

MAR-27684

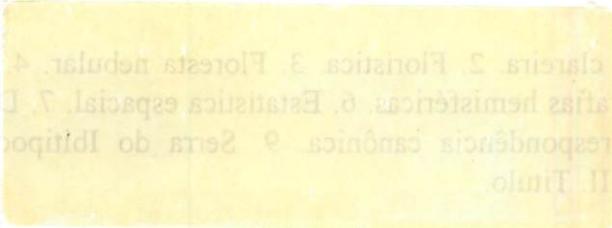
LUIS MARCELO TAVARES DE CARVALHO

**DINÂMICA DE CLAREIRAS EM UMA FLORESTA DE NUVEM NA
SERRA DO IBITIPOCA, MINAS GERAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras - UFLA, como parte das exigências do curso de Mestrado em Engenharia Florestal, área de concentração em Manejo Ambiental, para obtenção do título de "Mestre".

Orientador

Prof. ARY TEIXEIRA DE OLIVEIRA-FILHO



**LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
1997**

Carvalho, Luis Marcelo Tavares de
Dinâmica de clareiras em uma floresta de nuvem na serra do Ibitipoca, Minas Gerais / Luis Marcelo Tavares de Carvalho. - Lavras : UFLA, 1997.
52 P. : il.

Orientador: Ary Teixeira de Oliveira-Filho.
Dissertação (Mestrado) - UFLA.
Bibliografia.

1. Dinâmica de clareira. 2. Florística. 3. Floresta nebulosa. 4. Floresta ombrófila montana. 5. Fotografias hemisféricas. 6. Estatística espacial. 7. Distância euclidiana. 8. Análise de correspondência canônica. 9. Serra do Ibitipoca. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-634.9

LUIS MARCELO TAVARES DE CARVALHO

**DINÂMICA DE CLAREIRAS EM UMA FLORESTA DE NUVEM NA
SERRA DO IBITIPOCA, MINAS GERAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras - UFLA, como parte das exigências do curso de Mestrado em Engenharia Florestal, área de concentração em Manejo Ambiental, para obtenção do título de "Mestre".

APROVADA em 9 de setembro de 1997



Marco Aurélio Leite Fontes



Eduardo Van den Berg



Ary Teixeira de Oliveira-Filho
(Orientador)

Este trabalho é dedicado às minhas meninas Simone, Alissa e Arielle, família maravilhosa e estímulo de minha vida.

E à Ney e Hilda, exemplos de amor, honestidade e justiça, que nunca deixarei de seguir.

Agradecimentos

À Deus, pela oportunidade e pela natureza.

À Ney e Wilma; Marco Aurélio, Maria Helena, Nicolas e Noah; Ana, Pingo, Cristiana, Letícia e Patrícia por todo o incentivo, toda ajuda e todo amor nesses últimos vinte e seis anos.

Ao meu orientador Ary, pelo exemplo de competência e pelo estímulo científico despertado em minha pessoa.

Ao professor Grisi responsável pelo início deste projeto.

Aos caríssimos amigos Jaíba, Régis, Pintado, Dalmo, Maurício, Caixeta e Aurélio pelos grandes momentos passados em Ibitipoca.

Ao professor Zé Roberto por toda a vontade e determinação de proporcionar os meios para que as coisas aconteçam.

À Marco e Eduardo pelos comentários, sugestões e correções fundamentais para a qualidade deste trabalho.

Aos professores, funcionários e colegas do Departamento de Ciências Florestais da UFLA.

Ao pessoal do Parque Estadual do Ibitipoca, Paulo, Rita, Pereira, Nelsinho, Eloísa, Otacilio, Tião e todos os outros pelo inestimável apoio.

À Zé Walter e D. Miúda pela amizade e pelos prazerosos momentos juntos.

À CAPES pelo financiamento.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE TABELAS	iv
LISTA DE FIGURAS	v
RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO	3
3. MATERIAL E MÉTODOS	6
3.1. Área de Estudos	6
3.1.1. Serra do Ibitipoca	6
3.1.2. Mata Grande.....	8
3.2. Metodologia.....	11
3.2.1. Inventário das clareiras	11
3.2.2. Fotografias hemisféricas	12
3.2.3. Inventário da vegetação	15
3.2.4. Análises dos dados.....	16
4. RESULTADOS.....	21
4.1. Distribuição e características das clareiras	21
4.2. Comunidade vegetal regenerante das clareiras.....	26
5. DISCUSSÃO.....	38
5.1. Distribuição e características das clareiras	38
5.1.1. Modo de formação de clareiras	38
5.1.2. Distribuição espacial das clareiras e tempo de renovação da floresta.....	40
5.1.3. Fotografias hemisféricas e tamanho de clareira	42
5.2. Comunidade vegetal regenerante das clareiras	42
5.2.1. Clareiras × árvores do dossel	42
5.2.2. Estrutura da comunidade × variáveis ambientais	43
6. CONCLUSÕES.....	46
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

LISTA DE TABELAS

Tabela	Página
01 Tabelas de contingência com as frequências reais e esperadas (entre parênteses) das clareiras nas categorias de modo de formação, sítio fisiográfico e tipo de solo	23
02 Relação das espécies de árvores e arbustos encontradas nas 31 clareiras da área de estudos.	27
03 Relação das espécies amostradas nas clareiras de uma área de floresta de nuvem na Serra do Ibitipoca, com os seus parâmetros fitossociológicos.....	28
04 Relação das espécies amostradas por M. A. L. Fontes (dados inéditos) em floresta madura na mesma área de estudos, com os seus respectivos parâmetros fitossociológicos	30
05 Medidas de distância euclidiana quadrada entre as sub-comunidades vegetais dos três estratos da floresta madura e a das clareiras calculadas com base na densidade relativa das espécies.	31
06 Matriz de correlações ponderadas entre os dois primeiros eixos de espécies (Eixo Spp.) e ambientais (Eixo Amb.) da análise de correspondência canônica (CCA) e entre estes eixos e as variáveis ambientais utilizadas.	34
07 Clareiras e as respectivas variáveis ambientais utilizadas na análise de correspondência canônica.	35
08 Porcentagens dos diferentes modos de formação de clareiras registrados na floresta de nuvem da Serra do Ibitipoca e cinco outros estudos semelhantes.	39
09 Tempo de renovação estimado para algumas florestas tropicais e para a floresta de nuvem da Serra do Ibitipoca.	41

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
01 Localização do Parque Estadual do Ibitipoca no estado de Minas Gerais.....	6
02 Diagrama climático de Walter para a cidade de Barbacena. Figura extraída de Fontes (1997).	7
03 Mapa do Parque Estadual do Ibitipoca, município de Lima Duarte, Minas Gerais, indicando a localização da Mata Grande.	9
04 A: Vista externa da Mata Grande, Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. B: Vista do interior da Mata Grande no fundo do vale.....	10
05 Situação da área de estudo no interior da Mata Grande, Parque Estadual do Ibitipoca	11
06 Exemplo de fotografia hemisférica de uma clareira antes (A) e depois (B) do processamento da imagem.....	14
07 Representação esquemática da área de clareira (parcela) segundo definição proposta por Runkle (1982).	15
08 Três situações possíveis no cálculo de $k(s_i, s_j)$	17
09 Perfil tridimensional de superfície mostrando o relêvo da área de estudos e a distribuição de clareiras	22
10 Distribuições de frequência das classes de tamanho das clareiras e das classes de abertura do dossel nas mesmas clareiras.	24
11 Croquis da área de estudos mostrando a distribuição espacial das clareiras e a sua numeração.....	25
12 Gráfico de $L(t) \times t$ de Ripley para as 31 clareiras da área de estudos.....	25
13 Dendrograma obtido pelo método da variância mínima (método de Ward) e usando a distância euclidiana quadrada (D.E.Q.) como medida de dissimilaridade mostrando o agrupamento hierárquico das quatro sub-comunidades vegetais da área de estudos.....	32
14 Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica (CCA), baseado nos dados de número de indivíduos das 29 espécies mais abundantes nas 31 clareiras amostradas na área de estudos. O gráfico mostra a distribuição das clareiras e variáveis ambientais nos dois primeiros eixos de ordenação.....	34
15 Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica (CCA), baseado nos dados de número de indivíduos das 29 espécies mais abundantes nas 31 clareiras amostradas na área de estudos. O gráfico mostra a distribuição das espécies e variáveis ambientais nos dois primeiros eixos de ordenação.....	36

RESUMO

CARVALHO, Luis Marcelo Tavares de. **Dinâmica de clareiras em uma floresta de nuvem na Serra do Ibitipoca, Minas Gerais**. Lavras: UFLA, 1997. 52p. (Dissertação – Mestrado em Engenharia Florestal).*

As características estruturais e a vegetação de 31 clareiras naturais foram inventariadas em 5 ha de floresta de nuvem na Serra do Ibitipoca, Minas Gerais. Os objetivos foram: (a) conhecer os principais modos de formação de clareiras relacionando-os com diferentes ambientes na floresta, (b) determinar o tempo de renovação do dossel para esta comunidade, (c) conhecer o padrão de distribuição espacial das clareiras, (d) comparar a estrutura da comunidade vegetal das clareiras com as sub-comunidades de três estratos arbóreos da floresta madura e (e) verificar prováveis correlações da estrutura da comunidade vegetal regenerante com variáveis ambientais das clareiras. As clareiras foram mapeadas na área de estudos e monitoradas por dois anos. Para cada clareira foram registrados o modo de formação, idade, localização na catena e nos sítios fisiográficos, tamanho da clareira e abertura do dossel, obtidos a partir de fotografias hemisféricas, e quantidade de bambus e lianas. Foram inventariadas nas clareiras todas as plantas com altura entre 1 e 5 m. O padrão de distribuição espacial das clareiras foi analisado pelo método de coordenadas de Ripley. A comparação entre a comunidade vegetal das clareiras e a de três estratos da floresta madura foi feita por distâncias euclidianas e análise de agrupamentos. As correlações entre variáveis ambientais e a estrutura da comunidade vegetal das clareiras foram analisadas por CCA (análise de correspondência canônica). Ocorreram 18 clareiras causadas por desenraizamento da árvore formadora, 5 por quebra do tronco e 8 por queda parcial ou total da copa. A maior parte destas (74%) são clareiras pequenas ($<70 \text{ m}^2$), já a abertura do dossel variou entre 5 e 18%, mas na maioria (20 clareiras) variou entre 8 e 14%. No período de estudos, surgiram cinco clareiras novas

* Orientador: Ary Teixeira de Oliveira-Filho. Membros da Banca: Eduardo Van der Berg e Marco Aurélio Leite Fontes.

ocupando 0,7% da área de estudos, o que implica em um tempo de renovação do dossel de 149 anos, semelhante ao encontrado para outras florestas tropicais úmidas. Clareiras formadas por desenraizamento foram significativamente mais freqüentes no sítio fisiográfico de encosta e as formadas por queda de copa foram mais freqüentes no sítio ripário, provavelmente devido a diferenças na exposição aos ventos, inclinação do terreno e outros fatores. Não houve diferença significativa na freqüência de clareiras nos três tipos de solo encontrados na catena. Ao contrário do comumente encontrado, a distribuição espacial mostrou-se aleatória tendente à regularidade, o que demonstra que generalizações a este respeito ainda são prematuras para florestas tropicais. A estrutura da comunidade vegetal regenerante nas clareiras mostrou-se mais similar à do sub-bosque da floresta madura, o que demonstra a importância do banco de imaturos da floresta para a reconstrução do dossel. A CCA indicou correlações mais fortes e significativas entre a estrutura da comunidade vegetal das clareiras e (a) a abundância de bambus, (b) a abertura do dossel e (c) a posição na catena de solos. É conhecido que a interferência de bambus retarda o fechamento de clareiras e restringe a regeneração de espécies em particular. Já a abertura do dossel influi na quantidade e qualidade da radiação solar que alcança as clareiras. A correlação com a catena de solos certamente reflete a influência da mesma na composição e estrutura da floresta madura.

ABSTRACT

GAP DYNAMICS IN AN AREA OF CLOUD FOREST IN THE IBITIPOCA STATE PARK, SOUTH-EASTERN BRAZIL

The structural features and the vegetation of 31 canopy gaps were surveyed within a 5 ha area of cloud forest in the Serra do Ibitipoca range, state of Minas Gerais, Brazil. The main objectives were: (a) to define the main modes of gap formation and to relate them with different forest habitats, (b) to determine the canopy turnover time for this community, (c) to define the spatial pattern of gap distribution, (d) to compare the plant community structure of the gaps with that of three strata of the mature forest, and (e) to correlate the plant community structure of the gaps with environmental variables. Gaps were mapped and monitored in the study plot for two years. We registered in each gap its mode of formation, age, location on the soil catena and physiographic unit, size and canopy openness obtained from hemispherical photographs, and abundance of bamboos and lianas. All plants between 1 and 5 m of height were surveyed. The gaps distribution pattern was analysed using Ripley's method. The plant community structure of gaps and three forest strata were compared by Euclidean distances and cluster analysis. The correlations between environmental variables and plant community structure of the gaps were analysed by canonical correspondence analysis (CCA). Eighteen gaps were formed by uprooted trees, five by trunk snapping and eight by crown fall. Most gaps (74%) were small ($<70 \text{ m}^2$) and canopy openness varied between 5 e 18%. However, the majority of gaps (20) varied between 8 e 14%. Five new gaps formed in the study period occupied 0,7% of the plot, resulting in a turnover time of 149 years. This rate is similar to those found for other old-growth tropical rain forests. Gaps formed by uprooting were significantly more frequent in the slope than in the riparian site, while the opposite was found for crown fall. This is probably related to the differences in wind exposure, topography and other factors. There was no significant difference in gap frequency among the soil types of the local catena. Unlike other studies, gaps were randomly distributed in the study plot,

showing that generalisations related to gap distribution patterns are still premature. The structure of the gap plant community was more similar to that of the mature forest understorey, showing that advanced regeneration plays an important role in the gap filling process. The CCA indicated significant and stronger correlations between the plant community structure in the gaps and (a) bamboo abundance, (b) canopy openness and (c) gap location on the soil catena. It is known that bamboo's influence can restrict the growth of particular species and slow down forest regeneration rates. Canopy openness influences the amount and quality of the solar radiation reaching the ground level. The correlation with the soil catena certainly reflects its influence on the composition and structure of the mature forest.

1 INTRODUÇÃO

— Conhecer a capacidade de renovação e a dinâmica dos ecossistemas florestais em condições naturais é requisito fundamental às atividades de manutenção, recuperação ou exploração com base sustentável de tais ecossistemas. Entre os vários tipos florestais, as florestas ombrófilas apresentam um complexo dinamismo e diferenças marcantes, ainda pouco estudados. No caso das florestas ombrófilas montanas e altimontanas do Brasil, os estudos sobre seus processos dinâmicos são praticamente inexistentes, apesar de oferecerem informações valiosas sobre suas particularidades e de terem sido tão devastadas quanto as florestas costeiras.

— A renovação natural de florestas ombrófilas tropicais se dá em grande parte pela queda de árvores, formando clareiras e iniciando os processos de sucessão localizada. Neste contexto, a dinâmica de clareiras é um dos fatores que tem sido responsabilizados pela tremenda biodiversidade encontrada nestas florestas. A ampliação da heterogeneidade ambiental, em seus diversos aspectos, proporciona diferentes oportunidades de estabelecimento e desenvolvimento das plantas. Assim, o evento de reconstrução do dossel florestal tem início com uma gama de oportunidades capaz de atender a diferentes estratégias de estabelecimento e desenvolvimento vegetal.

Conduzimos o presente estudo em um fragmento de floresta de nuvem no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, abordando diversos aspectos do regime de formação de clareiras e da comunidade vegetal que nelas se estabelece, procurando relacioná-los com fatores ambientais.

Clareiras variam em tamanho, determinando a conseqüente variação de outros fatores, como luz, temperatura, umidade etc.. Portanto, estudos de dinâmica de clareiras requerem que estas sejam ordenadas em classes de tamanho. A abertura no dossel e/ou a área ocupada pela clareira vão depender principalmente do tamanho da árvore que cair e do número de árvores afetadas pela queda. Contudo, é muito difícil determinar a área de clareira no campo. Neste trabalho exploramos o processo de utilização de fotografias hemisféricas como ferramenta para quantificação de dados relacionados ao tamanho de clareiras e à luminosidade.

Outro aspecto importante abordado aqui, é a distribuição da ocorrência de clareiras no tempo e no espaço. Florestas cobrem gradientes topográficos e edáficos onde os diferenciados regimes de distúrbios determinam diversas taxas de renovação e associações de espécies num mesmo maciço florestal. Este fato é de grande importância para extrapolações e comparações da taxa de renovação obtida a partir de dados amostrais. Neste sentido, utilizamos estatísticas espaciais para analisar do grau de agregação das clareiras na área de estudo, além da provável relação dos padrões de distribuição encontrados com a localização na catena.

Por fim, a estrutura da comunidade vegetal das clareiras pode revelar conhecimentos importantes para a caracterização deste estágio da reconstrução do dossel danificado. Com este intuito, realizamos um levantamento quantitativo da vegetação das clareiras encontradas na área estudada. Estes dados foram utilizados em comparações com diferentes estratos da floresta madura e em uma análise multivariada na qual verificamos as correlações da estrutura da comunidade com variáveis ambientais das clareiras, tais como abertura do dossel, catena de solos, área da clareira, modo de formação etc.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

Diversos trabalhos demonstram que aberturas no dossel das florestas tropicais úmidas influenciam de várias maneiras a regeneração da maioria das espécies dominantes (Hallé, Oldeman e Tomlinson, 1978; Hartshorn, 1978; Pickett e White, 1985; Whitmore, 1984; Poorter et al. 1994). No caso de florestas tropicais secas, Oliveira-Filho et al. (1997a) observaram que a influência das clareiras na estrutura da vegetação de uma floresta decídua do Brasil Central foi ainda mais pronunciada que o déficit hídrico. Diferentes grupos de espécies podem ser reconhecidos de acordo com suas dependências por clareiras (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Orians, 1982; Oldeman e van Dijk, 1991; Swaine e Whitmore 1988). Desta maneira, informações relativas às características das clareiras podem indicar possibilidades de regeneração para diferentes grupos ecológicos, onde os padrões de distribuição de espécies estariam relacionados com os padrões de distribuição de clareiras (Hartshorn, 1980; Poorter et al. 1994; Denslow, 1995).

Alguns estudos têm proposto uma interessante visão das florestas tropicais compostas por um mosaico de manchas florestais em diferentes estádios sucessionais caracterizados por uma composição de espécies particular (Whitmore, 1984; Swaine e Hall, 1988). Os padrões de distribuição de espécies do tipo mosaico têm sido correlacionados com a dinâmica de clareiras e, de acordo com esta visão, cada peça do mosaico representaria eco-unidades correspondentes a diferentes fases da silvigênese (Hallé, Oldeman e Tomlinson, 1978). A diversidade de possíveis

eventos perturbadores na origem da silvigênese de cada eco-unidade condicionaria uma multiplicidade de trajetórias históricas possíveis (Engel, 1993). O modo de formação de uma clareira, por si só, é capaz de gerar uma tremenda variação de nichos dentro da clareira. Clareiras formadas por desenraizamento, por exemplo, geralmente deixam grandes quantidades de solo exposto, proporcionando substrato valioso para a regeneração natural (Putz, 1983; Lawton e Putz, 1988). Uma árvore que morre sem cair e vai soltando os galhos da copa ao longo do tempo gera um ambiente bem diferente daquele formado com a queda de uma árvore inteira (Orians, 1982). Outro determinante das condições ambientais de uma clareira é a presença de bambus e lianas, que podem retardar a reconstrução do dossel por muito tempo (Whitmore, 1984). Veblen (1982) verificou que a ocupação de clareiras por bambus *Chusquea* é um sério impedimento para a regeneração de espécies arbóreas.

O regime de distúrbios de uma floresta é geralmente expresso como tempo ou taxa de renovação ou rotação (*turnover rate*) e pode ser calculado em função da taxa de formação de clareiras e da área física em fase de clareira (Hartshorn, 1978). Van der Meer e Bongers (1996) mostram, porém, que podem haver diferenças nos resultados quando a taxa assim obtida é comparada com a taxa calculada a partir de mortalidade, ou ainda, utilizando-se diferentes definições para área de clareira. Outro fator que pode comprometer extrapolações da taxa de renovação, assim obtida, é o padrão agregado de distribuição de clareiras encontrado por alguns pesquisadores (Lawton e Putz, 1988; Poorter et al. 1994; Oliveira-Filho et al. 1997b). Por outro lado, também existem casos em que este padrão não foi verificado (Van der Meer e Bongers, 1996; Poorter et al. 1994; Hubbel e Foster, 1986).

Diversos aspectos do processo de regeneração florestal após a ocorrência de distúrbios estão fortemente correlacionados com o tamanho de clareiras (Augspurger e Kelly, 1984; Brokaw, 1985; Denslow, 1987). Contudo, delimitar uma clareira no campo como um polígono de oito lados (Brokaw, 1982a), ou de dezesseis lados (Green, 1996), mostra-se um procedimento subjetivo e de difícil operacionalização. No entanto, como suporte para estudos de regeneração florestal é fundamental a ordenação das clareiras em classes de tamanho. Whitmore et al. (1993) comparam vários métodos para obtenção da área de clareiras e concluem que a análise de fotografias hemisféricas fornece vários meios de ordenar as clareiras em classes de tamanho. Em comparação com a área de clareira obtida pela projeção da folhagem que define a borda da clareira (Brokaw,

1982a; Green, 1996) podemos dizer que a utilização de fotografias hemisféricas apresenta maior correlação com o ambiente físico da clareira. Esta maior correlação é muito importante, pois é às modificações no ambiente físico que as plantas respondem e não à área delimitada pela projeção vertical da folhagem circundante (Doyle, 1981).

Diferenças no grau de tolerância à sombra apresentado pelas espécies de árvores do dossel condicionam a habilidade de seus indivíduos imaturos de sobreviver e crescer em clareiras de diferentes tamanhos (Denslow e Hartshorn, 1994). Contudo, Lieberman et al. (1995), estudando indivíduos de algumas espécies em diferentes condições ambientais, não encontraram evidências significativas da dependência de espécies florestais por clareiras. Portanto, um modelo determinístico, onde certas espécies são relacionadas apenas com determinados tamanhos de clareiras, pode não ser realista (Brown, 1993), além de mostrar-se muito restritivo (Devoe, 1992). Mesmo assim, não há dúvidas que, quando uma clareira é formada, acontecem alterações ambientais abruptas naquele ponto da floresta (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, Surukhán e Piñero, 1988): condições físicas e químicas são modificadas, a competição entre árvores do dossel adjacente é aliviada e a diversidade e formas de interações com animais e patógenos podem mudar (Augsburger, 1984; Brokaw, 1985; Veenendaal et al. 1995).

Com base no exposto acima estabelecemos os seguintes objetivos específicos para o presente estudo:

1) Descrever aspectos espaciais, físicos e estruturais das clareiras na área de estudos, correlacionando-os entre si e com variáveis ambientais. As variáveis descritivas das clareiras foram sua distribuição espacial, tamanho, modo de formação, idade, condições de luminosidade e abundância de bambus e lianas. As variáveis do ambiente físico independentes das clareiras foram a catena de solos e o relevo.

2) Comparar a estrutura da comunidade vegetal das clareiras com a de diferentes estratos da floresta madura.

3) Verificar, por meio de análise multivariada, as correlações entre a estrutura da comunidade vegetal das diferentes clareiras com as variáveis espaciais, físicas e estruturais das clareiras e com as variáveis do ambiente físico.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudos

3.1.1 Serra do Ibitipoca

Esta pesquisa foi desenvolvida no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais (21°40'S e 43°52'W). A unidade de conservação abrange uma área de 1488 ha da Serra do Ibitipoca, que tem seu ponto mais alto a 1782 m de altitude, ficando a cerca de 30 Km da sede municipal (Lima Duarte), 100 Km de Juiz de Fora, 330 Km de Belo Horizonte e aproximadamente 180 Km de Lavras (Figura 1). O Parque criado através da Lei Estadual n.º 6.126 de 4 de Julho de 1973. A região também tem importância histórica por ter sido visitada e descrita pelo naturalista Auguste de Saint-Hilaire no ano de 1822 (Saint-Hilaire, 1975).

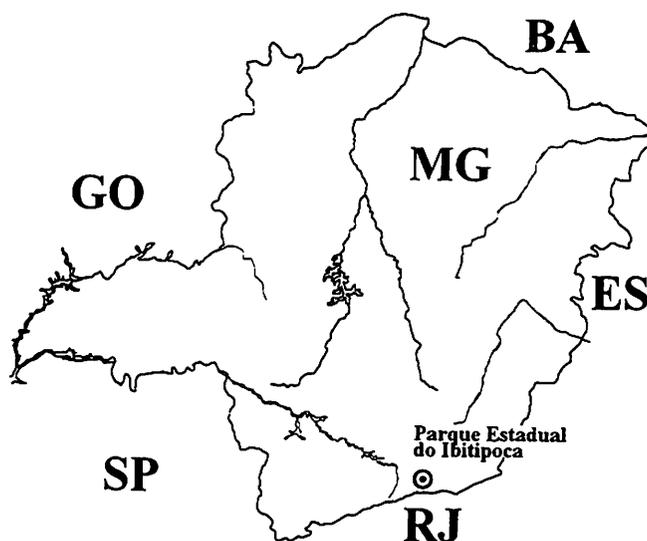


FIGURA 1 – Localização do Parque Estadual do Ibitipoca no estado de Minas Gerais.

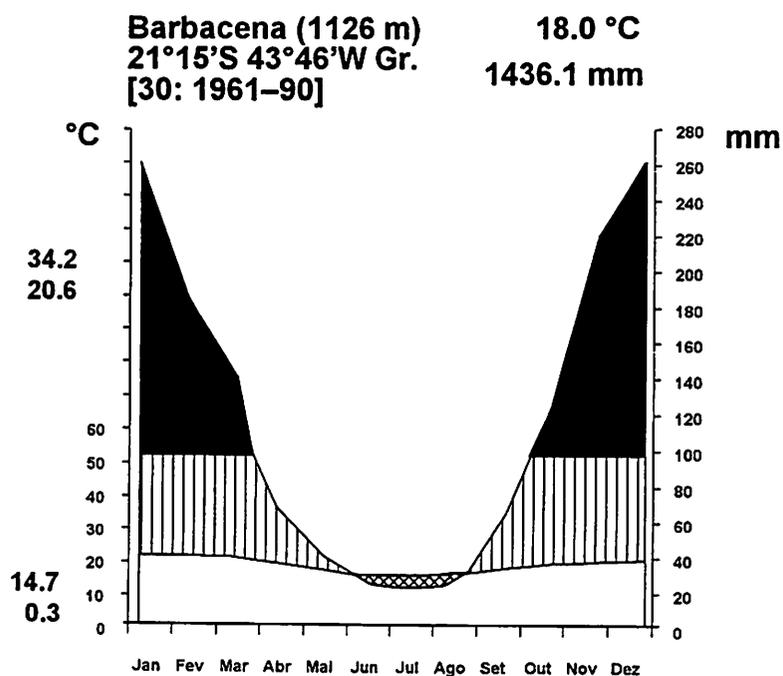


FIGURA 2 – Diagrama climático de Walter para a cidade de Barbacena. Os valores no alto à esquerda são a altitude (m) e as coordenadas geográficas da estação meteorológica seguidas do número de anos de observação. No alto à direita são fornecidas a temperatura e a precipitação médias anuais. Os valores à esquerda da escala de temperatura são, de cima para baixo, a temperatura máxima absoluta, a temperatura diária média do mês mais quente, a temperatura média diária do mês mais frio e a temperatura mínima absoluta. Estações do ano: preto = estação perúmida (> 100 mm); hachurado vertical = estação relativamente úmida; hachurado cruzado = estação relativamente seca. Figura extraída de Fontes (1997).

O clima se enquadra como Cwb na classificação de Köppen, caracterizado por invernos secos e verões amenos, isto é, clima mesotérmico úmido. A precipitação anual média no período de 1942 a 1993 foi igual a 1532 mm (desvio padrão de 351 mm) (Fontes, 1997). O diagrama de Walter da Figura 2 mostra as temperaturas médias mensais e a distribuição mensal de chuvas para a região. Os dados meteorológicos são provenientes da estação de Barbacena, sendo que o diagrama de Walter foi produzido por Fontes (1997).

A Serra do Ibitipoca apresenta um relevo caracterizado por escarpas e colinas com altitudes superiores à 1200 m (CETEC/MG, 1983). Trata-se de uma parte da Serra da Mantiqueira e é constituída por quartzitos do Ciclo Depositional Andrelândia. Nasce no Parque o Rio do

Salto e o Rio Vermelho, além de outros córregos contribuintes. Na serra são encontrados Solos Litólicos, Cambissolos, Areias Quartzozas, Latossolos Vermelho-amarelos e Solos Orgânicos.

A vegetação dominante é a dos campos de altitude e rupestre, ocorrendo também florestas, a maioria das quais é ciliar. Segundo Andrade e Souza (1995) existem quatro formações básicas: campos gramíneos, campos gramíneos com arbustos e arvoretas, campos rupestres e capões de mata.

3.1.2 Mata Grande

O fragmento florestal no qual foi realizado o presente estudo, conhecido localmente como Mata Grande, tem aproximadamente 90 ha e está situado entre 1400 e 1500 m de altitude, no centro-sul do Parque (Figura 3). Encobre um morro entre o Córrego da Mata Oeste e o Córrego da Mata Leste, além de suas regiões ripárias. A Figura 4 apresenta uma imagem externa e uma do interior da Mata Grande. O relevo apresenta declividades muito fortes ($>45^\circ$), na encosta voltada para leste, e suaves ($<30^\circ$), na encosta voltada para oeste.

A mata estudada pode ser classificada como floresta ombrófila densa montana (IBGE, 1993), conhecida também como Mata Atlântica de altitude ou floresta nebulosa (Fontes, 1997). As famílias mais ricas em número de espécies são Lauraceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Solanaceae e Euphorbiaceae, apresentando maior similaridade florística, a nível de espécies, com florestas de altitudes mais elevadas da região sudeste do Brasil (Fontes, 1997). São florestas sujeitas a grande influência de nuvens, ventos e raios. Quando comparadas com florestas de terras baixas, apresentam árvores de menor estatura (15-25 m) e grande quantidade de epífitas e líquens sobre o tronco das árvores.

FIGURA 3 - Mapa do Parque Estadual do Ibipocá, município de Lima Duarte, Minas Gerais, indicando a localização da Mata Grande, objeto principal do presente estudo.

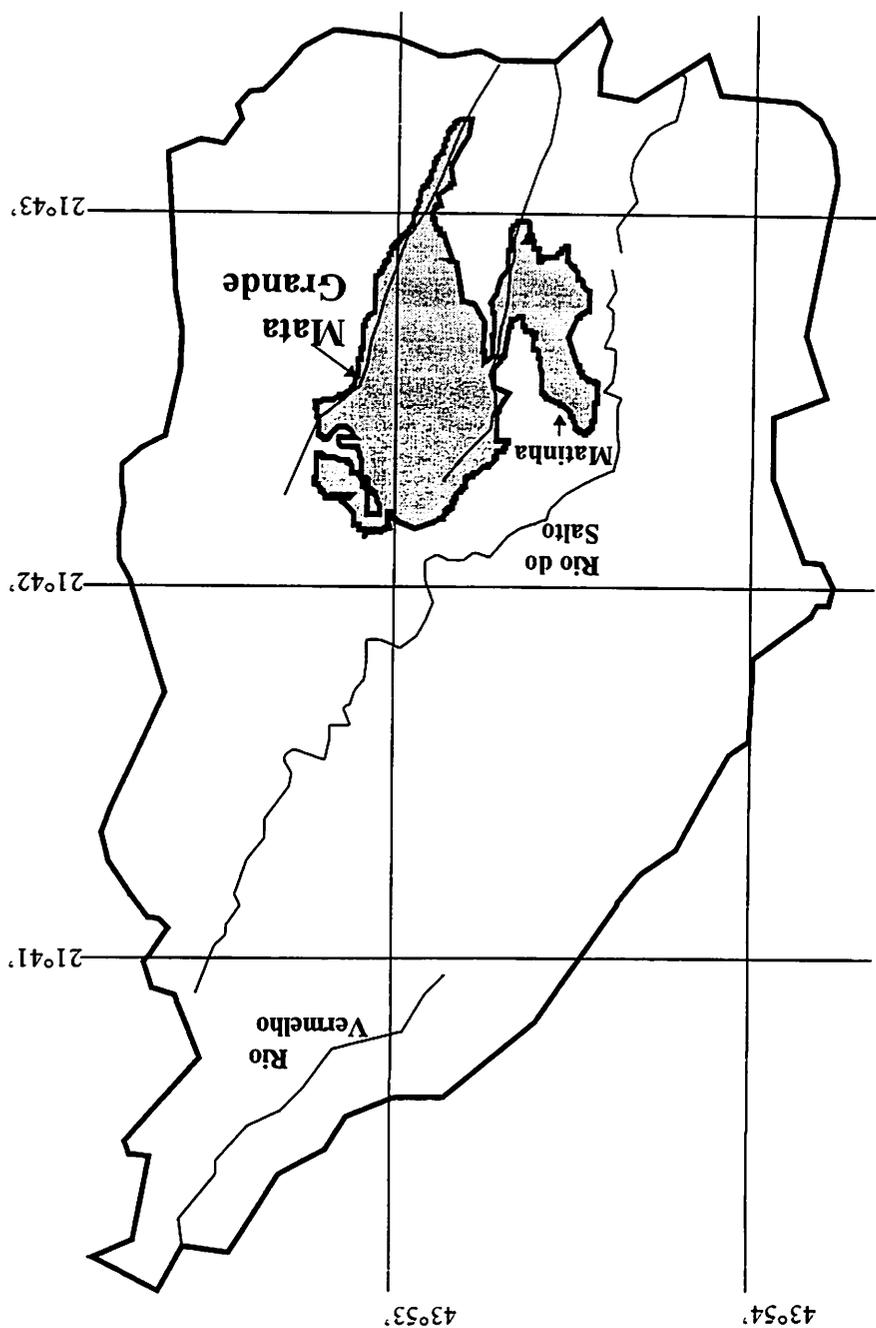




FIGURA 4 – **A:** Vista externa da Mata Grande, Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. Podem ser percebidas na imagem algumas clareiras maiores. **B:** Vista do interior da Mata Grande no fundo do vale.

3.2 Metodologia

3.2.1 Inventário das clareiras

Em 1995, demarcamos na Mata Grande uma área com dimensões de 125×400 m para monitoramento do regime de formação de clareiras. Esta área foi disposta na encosta oeste com seu lado maior estendendo-se da região ripária até o terço médio da encosta (Figura 5). A área incluiu uma catena de solos composta de Cambissolo álico, na parte superior da parcela, Latossolo Vermelho-amarelo álico, no terço médio da parcela, e Solo Orgânico álico, na região ripária (M. A. L. Fontes, dados inéditos).

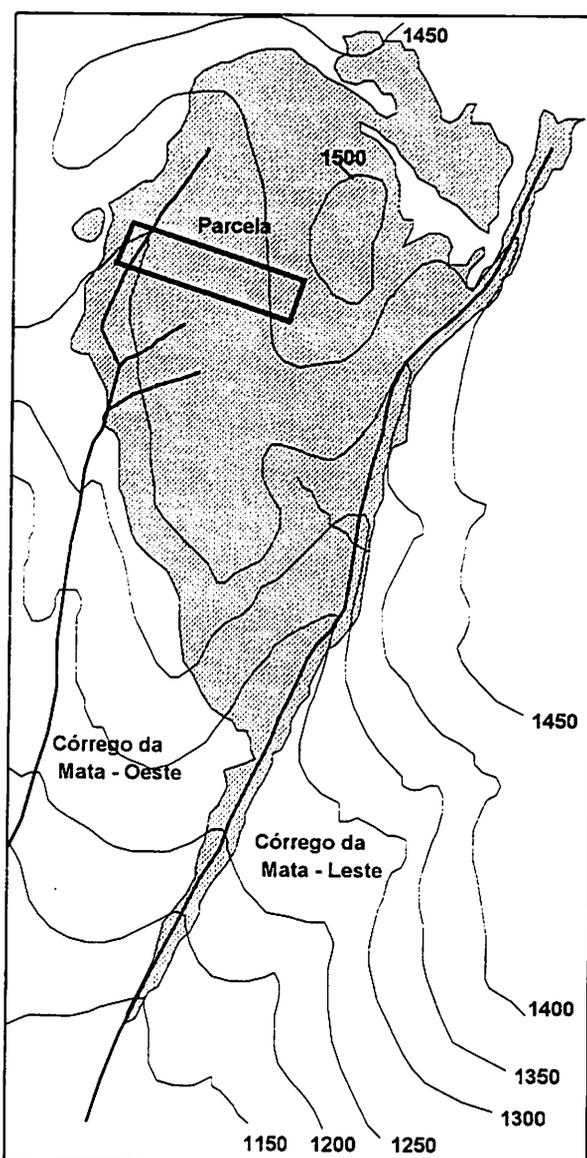


FIGURA 5 – Situação da área de estudos no interior da Mata Grande, Parque Estadual do Ibitipoca.

Entre setembro de 1995 e março de 1996, mapeamos todas as clareiras no interior da área amostral. Utilizamos a definição de clareira proposta por Brokaw (1982a), isto é, regiões de floresta onde a altura do dossel não chega a 2 m. São as áreas facilmente distinguíveis pela alteração drástica da quantidade de radiação que atinge o solo, de forma que uma pessoa possa sempre ver o céu ao andar pela clareira. Perturbações em que o estrato superior do dossel permaneceu fechado não foram consideradas. O mapeamento consistiu da atribuição de coordenadas x e y para um centro arbitrariamente definido em cada clareira. Em 1996/1997, novo levantamento foi realizado e as novas clareiras foram incluídas. Para cada clareira foi determinado o seu modo de formação, a sua idade, a sua abertura do dossel, o seu tamanho ao nível do solo e a magnitude da declividade do terreno.

O modo de formação da clareira foi definido em função do evento que deu início à formação da clareira, isto é, queda parcial ou total da copa (inclusive as árvores que morreram em pé), queda por quebra do tronco e queda por desenraizamento de uma ou mais árvores. Às clareiras encontradas no levantamento de 1995/1996 atribuímos a idade de um ou mais anos e às acrescentadas em 1996/1997, menos de um ano. A abertura do dossel e o tamanho de clareira foram definidos a partir do processamento digital das fotografias hemisféricas, o qual é discutido no próximo item. Com a utilização de um clinômetro medimos também a declividade máxima do terreno no interior da clareira.

Dois sítios fisiográficos puderam ser distinguidos em função da localização no gradiente topográfico contido na área de estudos: sítio ripário e sítio da encosta. Cada clareira foi definida como situada em cada um destes sítios. O mesmo foi feito com as clareiras encontradas em cada um dos três tipos de solo da catena: Solo Orgânico, Latossolo Vermelho-amarelo e Cambissolo. Por meio de comparações de amostras simples coletadas em cada clareira com os dados de um levantamento de solos realizado anteriormente na mesma catena (M. A. L. Fontes e G. C. Oliveira, dados inéditos) e com a localização da clareira na área de estudos, pudemos identificar o tipo de solo de cada clareira.

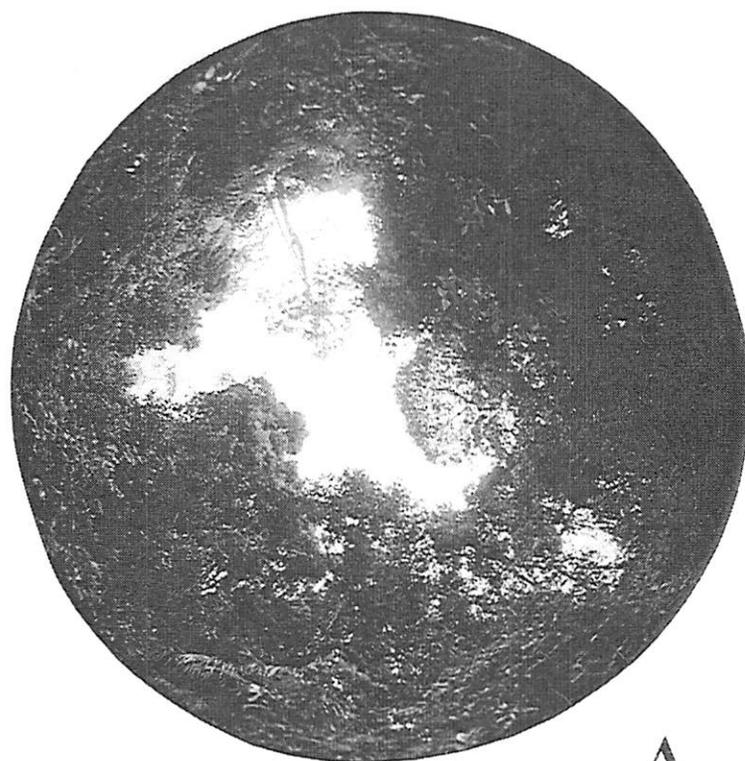
3.2.2 Fotografias hemisféricas

No centro arbitrário de cada clareira, obtivemos fotografias hemisféricas como registro das condições de luminosidade. Utilizamos uma lente NIKKOR olho de peixe 8 mm acoplada a

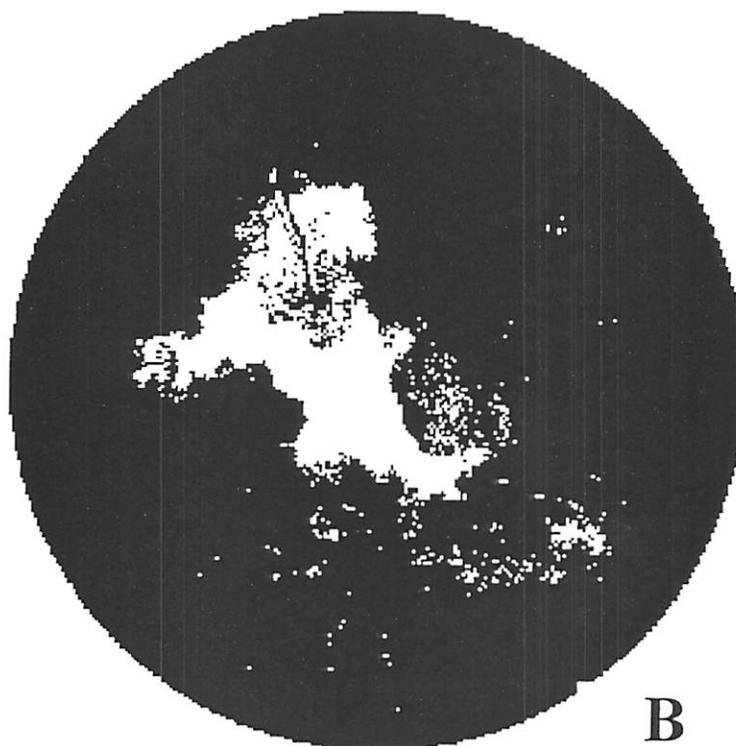
uma máquina fotográfica NIKKON F401s e filmes preto e branco Kodac TMAX 400 ASA. Todas as fotografias foram obtidas em dia de céu encoberto por nuvens (17 de março de 1997) e utilizando velocidade do obturador em 1/60 segundos e abertura do diafragma em $f/3,6$. Montamos o equipamento fotográfico sobre tripé a aproximadamente 2 m de altura do solo, nivelando e orientando o topo da câmera para o norte magnético com bússola Bruton. Após revelação em laboratório, as imagens foram digitalizadas por um 'scanner' de mesa HP 4c.

Grande fonte de erros na análise de fotografias hemisféricas está na transformação de imagens com até 256 tons de cinza reconhecidos pelo scanner (do branco ao preto) em imagem bitonal (preto ou branco) (Chan et al. 1986). Para minimizar este problema utilizamos o software IDRISI para Windows versão 1.0.002 (Eastman, 1995). Com ele foi possível estabelecer amostras de pixels das imagens e conhecer as estatísticas do conjunto de pixels que representam o céu e o dossel florestal. A partir daí foi definido, para cada imagem, o valor de cinza (VC) que determina o limite entre céu e dossel, isto é, pixels com valor de cinza acima do limite foram transformados para $VC = 255$ (branco, céu) e pixels com valor de cinza abaixo do limite foram transformados para $VC = 0$ (preto, dossel). Como sugerido por Chazdon e Field (1987), também corrigimos os pixels que representavam folhas ou caules iluminados confundidos pelo programa com os pixels de céu. A Figura 6 apresenta uma amostra de fotografia hemisférica de clareira antes e depois do processamento da imagem.

As imagens bitonais das clareiras foram processadas pelo software WINPHOT versão 2.1 (ter Steege, 1993), o qual forneceu medidas do tamanho de clareira e abertura do dossel. Para obtenção do tamanho da clareira o software baseia-se em um processo multi-ponto onde a área total é calculada pela soma das áreas de inúmeros triângulos adjacentes, cada qual definido pelo centro da clareira (foto) e dois pontos vizinhos na borda do dossel. É necessário também um valor de altura média do dossel, que foi obtido no campo da média de quatro alturas estimadas com o auxílio de uma régua telescópica (7,5m de altura). O número e localização dos pontos na imagem dependem do tamanho e do formato da clareira e são definidos pelo usuário durante o processamento. O cálculo da abertura do dossel baseia-se na proporção céu/dossel de pixels na imagem, corrigindo-se as distorções causadas pela projeção de uma calota hemisférica sobre o plano da fotografia.



A



B

FIGURA 6 – Exemplo de fotografia hemisférica de uma clareira antes (A) e depois (B) do processamento da imagem.

3.2.3 Inventário da vegetação

Indivíduos jovens de árvores do dossel foram inventariados nas clareiras utilizando-se a área da clareira como unidade amostral, ou parcela. Em face da grande dificuldade para definir os limites de uma clareira no campo, optou-se pela aplicação da definição teórica de Runkle (1982) devido à simplicidade de sua aplicação prática. Assim, a área da clareira seria toda a região que vai até a base do tronco das árvores cujas folhagens formam a borda da clareira. Contudo, para economia de tempo, foi feita uma adaptação do método utilizando-se apenas quatro ou cinco dessas árvores, dependendo da situação das arvores que formam a borda, conforme mostrado pela Figura 7.

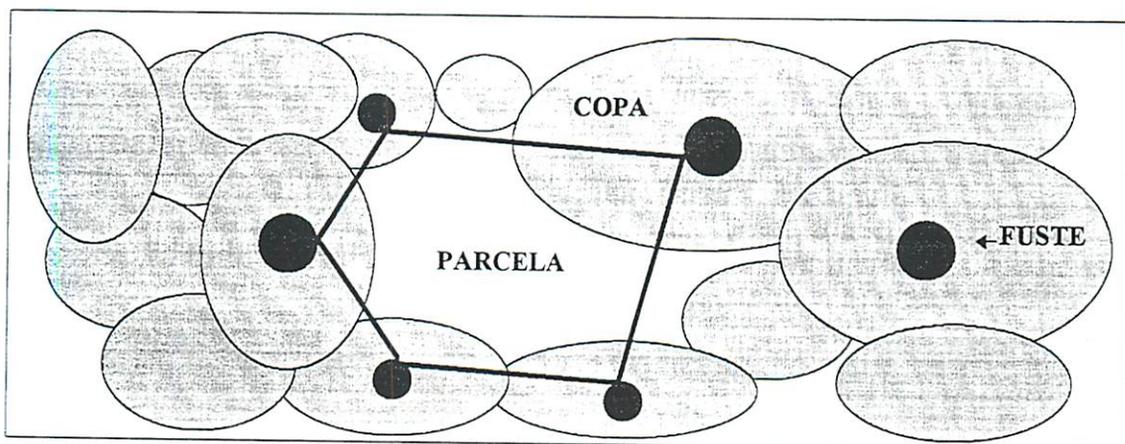


FIGURA 7 – Representação esquemática da área de clareira (parcela) segundo definição proposta por Runkle (1982).

No interior das parcelas foram inventariados todos os indivíduos jovens de espécies arbóreas e arbustivas que apresentavam alturas no intervalo de 1 a 5 m. Cada indivíduo foi identificado a nível de espécie, marcado com fita de rotulador (para futuros estudos de dinâmica) e teve seu DAS (diâmetro à altura do solo) e altura medidos com paquímetro e régua telescópica, respectivamente. Material botânico foi coletado apenas dos indivíduos cuja espécie era desconhecida (morfo-espécies provisórias) e que apresentassem uma boa quantidade de folhas. O material botânico foi identificado por comparação com a coleção de referência do trabalho de Fontes (1997) depositado no Herbário da Universidade Federal de Lavras (Herbário ESAL).

Também foi feita uma quantificação de bambus pela contagem do número de colmos e medição dos DASs. Já as lianas foram quantificadas em cinco classes de cobertura (0-20, 20-40, 40-60, 60-80 e 80-100%) por meio de estimativa visual.

3.2.4 Análises dos dados

As distribuições das frequências das clareiras nas categorias de modo de formação, sítio fisiográfico e tipo de solo foram comparadas com as frequências esperadas pelo teste de qui-quadrado. (Zar, 1996). O mesmo teste foi aplicado em tabelas de contingência cruzando modo de formação com tipo de solo e com sítio fisiográfico.

Para examinar o padrão de dispersão dos centros das clareira foi utilizada a Equação sugerida por Ripley (1981):

$$L(t) = \sqrt{\hat{K}(t)/\pi}$$

onde:

$\hat{K}(t)$ = estimador não tendencioso de $K(t)$; e

$L(t)$ = transformação de $\hat{K}(t)$ com a finalidade de normalizar os dados e estabilizar a variância.

Este procedimento apresenta vantagens óbvias sobre o método de quadrantes e sobre os outros métodos que utilizam distâncias entre eventos (e.g. vizinho mais próximo), por não depender do formato da região de estudo, por apresentar informações espaciais em todas as escalas do padrão e ainda porque as coordenadas precisas dos eventos são utilizadas para sua estimativa. Pielou (1977) coloca a utilização de coordenadas como uma das poucas técnicas que proporcionam estimativas seguras da intensidade e natureza do padrão de distribuição espacial.

Para um conjunto de pontos em um plano, o número esperado de pontos s_j na distância t de um ponto arbitrário s_i é igual ao produto da densidade de pontos (n° de pontos dividido pela área considerada) por uma função da distância, $K(t)$. Para conjuntos de pontos distribuídos aleatoriamente $K(t) = \pi(t^2)$. Para conjuntos de pontos agregados $K(t) > \pi(t^2)$ e para conjuntos de pontos regularmente dispersos $K(t) < \pi(t^2)$. Além disso a magnitude dos desvios em relação a $\pi(t^2)$ e as distâncias em que eles ocorrem podem dar informações adicionais sobre o padrão de dispersão (Ripley, 1981). Um estimador não tendencioso de $K(t)$ pode ser:

$$\hat{K}(t) = A \left(\sum k(s_i, s_j) \right) / N^2$$

onde:

$\hat{K}(t)$ = estimador não tendencioso de $K(t)$

$k(s_i, s_j)$ = contribuição de cada par ordenado em $\hat{K}(t)$

A = área de estudos

N = número de pontos na área de estudos

Se s_j estiver mais longe de s_i do que t , então $k(s_i, s_j) = 0$. Se s_j estiver mais perto de s_i do que t e s_i estiver mais longe do que t da borda da área de estudos, então $k(s_i, s_j) = 1$. Agora se s_j estiver mais perto de s_i do que t , só que s_i mais perto do que t da borda da área de estudos, uma correção deve ser feita devido aos pontos vizinhos a s_i que podem estar fora da área de estudos. Esta correção é possível fazendo $k(s_i, s_j)$ igual a proporção da circunferência de um círculo centrado em s_i , passando por s_j e que esteja contida na área de estudos A . As três situações possíveis são ilustradas na Figura 8. Cressie (1993) salienta a importância de correções para o efeito de borda quando estimamos a função K , pois, ao considerarmos grandes distâncias t a estimativa sem correção para efeito de borda pode indicar padrões regulares quando na verdade a agregação é verificada.

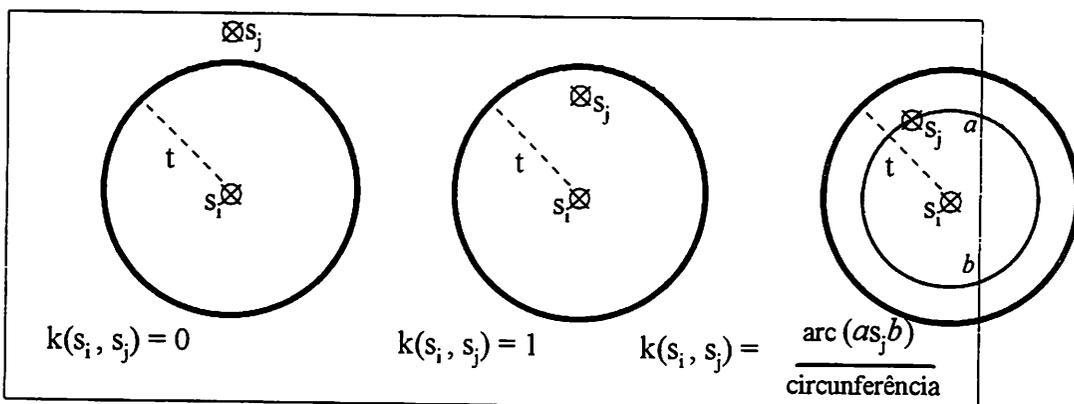


FIGURA 8 – Três situações possíveis no cálculo de $k(s_i, s_j)$: eventos com distância entre $s_i > t$; eventos com distância entre $s_i < t$; e eventos que exigem correção devido ao efeito de borda.

A estrutura da vegetação presente em clareiras foi descrita, para as espécies, através do uso dos seguintes parâmetros fitossociológicos: densidade absoluta – Da_i , frequência absoluta –

Fa_i , dominância absoluta – DoA_i , densidade relativa – Dr_i , frequência relativa – Fr_i , dominância relativa – DoR_i , índice de valor de importância – IVI_i e índice de valor de cobertura – IVC_i (Mueller-Dombois e Elleberg, 1974). Os cálculos foram feitos com o auxílio do programa FITOPAC 2 (Shepherd, 1994) seguindo as fórmulas:

$$Da_i = N_i / A$$

$$Fa_i = Pi / T$$

$$DoA_i = Ab_i / A$$

$$DR_i = Da_i / \sum DA_I * 100$$

$$FR_i = FA_i / \sum FA_I * 100$$

$$DoR_i = DoA_i / \sum DoA_I * 100$$

$$IVI_i = DR_i + FR_i + DoR_i$$

$$IVC_i = DR_i + DoR_i$$

onde:

N_i = número de indivíduos da espécie i

A = área amostral em ha

Pi = número de parcelas com presença da espécie i

T = número de parcelas amostradas

Ab_i = somatório da área basal da espécie i

$\sum DA_I$ = somatório da densidade absoluta de todas as espécies

$\sum FA_I$ = somatório da frequência absoluta de todas as espécies

$\sum DoA_I$ = somatório da dominância absoluta de todas as espécies

Comparamos a estrutura da comunidade vegetal das clareiras com a de três estratos da floresta madura* utilizando os dados de um levantamento fitossociológico realizado na mesma seção da Mata Grande (dados inéditos cedidos por M. A. L. Fontes). Estes provieram de uma área amostral de 0,64 ha onde foram amostrados todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito, (DAP) > 3 cm. Estes indivíduos foram divididos, de acordo com sua altura, nos seguintes estratos: 0 a 5, 5 a 15 e 15 a 30 m. Para cada um destes estratos calculamos os mesmos parâmetros fitossociológicos mencionados anteriormente.

Os valores de densidade relativa obtidos para as espécies das clareiras e dos estratos da floresta madura foram arranjados em uma matriz de 116 espécies \times 4 sub-comunidades. Escolhemos a densidade relativa como parâmetro quantitativo nas comparações entre as sub-

* Apesar da amostragem de M. A. L. Fontes envolver de fato áreas em diversas fases silvigenéticas estamos denominando-a 'floresta madura' por praticidade.

comunidades por causa da grande discrepância entre as mesmas em termos de densidade absoluta. Esta discrepância é devida ao comportamento (em forma de jota invertido) da relação entre número de indivíduos por classe de diâmetro. A partir desta matriz (espécies \times sub-comunidades) foi calculada a distância euclidiana quadrada, DE (Gauch, 1982) entre as quatro sub-comunidades por meio da fórmula:

$$DE_{ik} = \sqrt{\sum_{j=1}^m (X_{ji} - Y_{jk})^2},$$

Onde:

DE_{ik} = distância euclidiana quadrada entre as sub-comunidades i e k

m = número total de espécies

X_{ji} = densidade relativa da j -ésima espécie na sub-comunidade i

Y_{jk} = densidade relativa da j -ésima espécie na sub-comunidade j

As DEs entre as sub-comunidades foram utilizadas em uma análise de agrupamentos (*cluster analysis*) com o objetivo de produzir um dendrograma de classificação hierárquica. O método de agrupamento utilizado foi o das variâncias mínimas, ou de Ward (1963). Os cálculos foram feitos pelo programa FITOPAC 2 (Shepherd, 1994).

Para avaliar a hipótese da existência de correlação entre a distribuição das abundâncias das espécies e variáveis ambientais nas clareiras foi utilizada a análise de correspondência canônica, ou CCA (*canonical correspondence analysis*) (ter Braak, 1987), associada ao teste de permutação irrestrita de Monte Carlo (Hope, 1968) que avalia a significância das correlações encontradas pela CCA. As duas análises foram processadas pelo programa CANOCO versão 3.1 (ter Braak, 1988). Conforme exigido pela CCA, foram fornecidas duas matrizes. A matriz de espécies consistiu dos valores de densidade absoluta por clareira das 29 espécies amostradas com mais de quatro indivíduos no total. Os valores de densidade absoluta foram obtidos pela divisão do número de indivíduos da espécie na clareira i pela área da clareira i . A matriz ambiental continha, inicialmente, as seguintes variáveis:

- (a) Abertura do dossel obtida a partir das fotografias hemisféricas;
- (b) Modo de Formação da clareira ordenados (*ranked*) por nível de dano: 1 - queda total ou parcial da copa; 2 - quebra do tronco; 3 - desenraizamento
- (c) Idade da clareira: <1 e ≥ 1 ano;
- (d) Tamanho da clareira (m^2) obtido a partir das fotografias hemisféricas;

- (e) Sítios fisiográficos, na forma das variáveis *dummy* 'ripário' e 'encosta';
- (f) Inclinação máxima do terreno;
- (g) Catena de solos ordenados (*ranked*) na seqüência topográfica: 1 - Cambissolo; 2 - Latossolo Vermelho-Amarelo; e 3 - Solo Orgânico;
- (h) Bambus quantificados em área basal total dos colmos;
- (i) Lianas quantificadas por classes de cobertura.

Uma análise preliminar permitiu realizar alguns ajustes nas variáveis fornecidas. Três clareiras (CL1, CL16 e CL33) foram consideradas como *outliers* (discrepantes) e eliminadas das matrizes. Seis variáveis ambientais com alta redundância (indicada pelo fator de inflação) ou com correlações muito baixas com os eixos de ordenação ($R^2 < 0,5$) foram igualmente eliminadas, restando apenas as variáveis (a), (g) e (h).

4 RESULTADOS

4.1 Distribuição e características de clareiras

Foram registradas ao final dos trabalhos 31 clareiras, distribuídas na área de estudos, como mostra a Figura 9. Deste total, verificamos 26 clareiras com um ano ou mais e cinco (clareiras n^{os} 27, 33 35 36 e 37) com menos de um ano. Por outro lado, no mesmo período, nenhuma das 26 clareiras iniciais reconstruiu o dossel ao ponto de perder o status de clareira, de acordo com os critérios utilizados. As cinco clareiras formadas nos dois anos de estudos ocuparam aproximadamente 0,7% da área. Somando-se este valor à área das clareiras pré-existentes verificamos que 3,5% da parcela encontra-se em fase de clareira. Seguindo os cálculos de Brokaw (1985), estes dados permitem estimar o provável tempo necessário para que toda a área seja aberta em clareiras, não considerando sobreposições ((área total/área aberta em novas clareiras) × período de tempo), o que resulta em 149 anos para renovação do dossel florestal.

A maioria das clareiras, 18 (58,1%), foi formada a partir da queda de árvores inteiras com desenraizamento e exposição de solo mineral. Seguem-se as oito clareiras formadas por queda total ou parcial da copa das árvores (25,8%) e as cinco formadas pela queda de árvores devido à quebra do tronco (16,1%). A distribuição destas frequências desviou-se de forma significativa do esperado, de acordo com o teste de qui-quadrado ($\chi^2 = 8,971$, $P < 0,025$). Quanto ao tipo de solo, foram encontradas 5 (16,1%), 20 (64,5%) e 6 (19,4%) clareiras nas áreas de Cambissolo, Latossolo Vermelho-amarelo e Solo Orgânico, respectivamente. Considerando a área relativa de cada um destes solos, a distribuição das frequências das clareiras não se desviou significativamente do esperado ($\chi^2 = 1,841$, $P > 0,25$). No caso dos sítios fisiográficos, foram encontradas 18 clareiras na encosta (58,1%) e 13 no sítio ripário (41,9%), proporção esta que também não se desviou significativamente do esperado ($\chi^2 = 0,118$, $P > 0,50$).

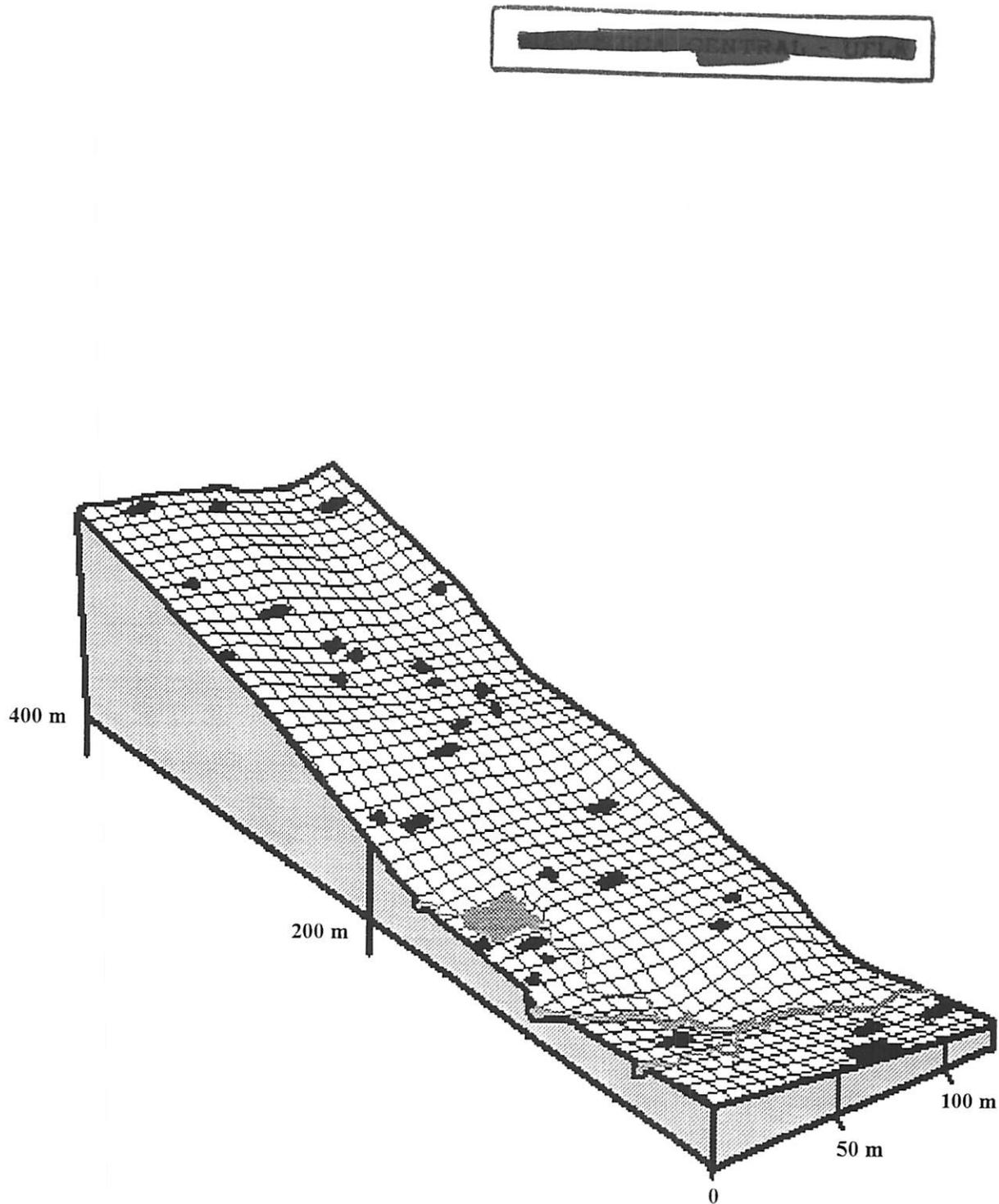


FIGURA 9 – Perfil tridimensional de superfície mostrando o relêvo da área de estudos e a distribuição de clareiras.

Ao se cruzarem as freqüências dos modos de formação com as dos tipos de solo e sítios fisiográficos (Tabela 1), observa-se que a distribuição dos modos de formação das clareiras entre os tipos de solo não diferiu estatisticamente das freqüências esperadas. Contudo, a distribuição das freqüências dos modos de formação diferiu significativamente entre os sítios fisiográficos. Nota-se que a queda de copa foi bem mais freqüente que o esperado no sítio ripário e, obviamente, menos freqüente no sítio da encosta. Já as quedas com desenraizamento e de árvores quebradas no tronco foram mais freqüentes que o esperado no sítio da encosta e menos freqüentes no sítio ripário.

TABELA 1 – Tabelas de contingência com as freqüências reais e esperadas (entre parênteses) das clareiras nas categorias de modo de formação, sítio fisiográfico e tipo de solo. Os testes de qui-quadrado foram significativo, para modo de formação × sítio fisiográfico ($\chi^2 = 6,316$, $P < 0,05$), e não significativo, para modo de formação × tipo de solo ($\chi^2 = 3,779$, $P > 0,25$).

Modo de Formação:	Sítios Fisiográficos:			Totais
	Ripária	Encosta		
Queda de copa	6 (3,35)	2 (4,65)		8
Desenraizamento	6 (7,55)	12 (10,45)		18
Quebra do tronco	1 (2,10)	4 (2,90)		5
Totais	13	18		31

Modo de Formação:	Tipos de Solo:			Totais
	Latossolo VA	Cambissolo	Solo Orgânico	
Queda de copa	5 (5,16)	0 (1,29)	3 (1,55)	8
Desenraizamento	12 (11,61)	4 (2,90)	2 (3,48)	18
Quebra do tronco	3 (3,23)	1 (0,81)	1 (0,97)	5
Totais	20	5	6	31

As distribuições de freqüência das clareiras em classes de abertura do dossel e de tamanho é apresentada pela Figura 10. Nota-se que 74% das clareiras são menores que 70 m², ou seja, clareiras menores são mais abundantes. No entanto, as clareiras com mais de 70 m², apesar de serem menos numerosas, representam 42,3 % da área total em fase de clareira. A distribuição de freqüências das classes de abertura do dossel foi significativamente ($P = 0,002$) correlacionada com a das classes de tamanho de clareira. As aberturas variaram entre 5 e 18%, sendo que a maioria (20 clareiras) apresentaram abertura entre 8 e 14%.

A Figura 11 mostra a distribuição das clareiras na área de estudos e a numeração dada a cada uma delas. A análise da distribuição espacial mostrou que as clareiras não estão agregadas.

No gráfico apresentado pela Figura 12, notamos que o padrão exibido tende à completa aleatoriedade espacial ($K(t) = \pi t^2$). Isto porque nosso conjunto de dados encontra-se dentro do intervalo de confiança (95% de probabilidade de acerto) obtido através de 100 simulações da distribuição de Poisson, com a mesma intensidade observada para a distribuição das clareiras. Além disso, percebe-se que a distribuição observada mantém-se sempre inferior à curva $K(t) = \pi t^2$, indicativo de que há também uma certa tendência à regularidade.

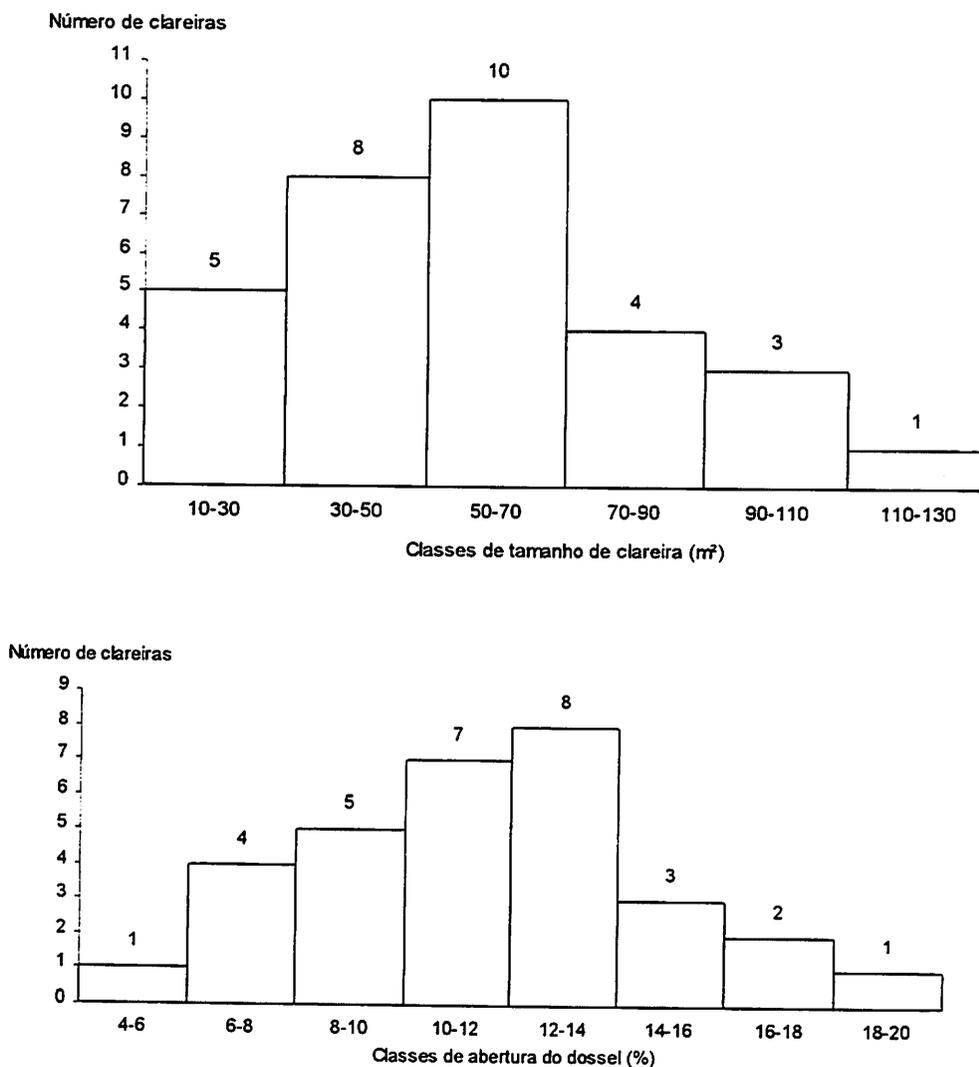


FIGURA 10 – Distribuições de freqüência das classes de tamanho das clareiras e das classes de abertura do dossel nas mesmas clareiras.

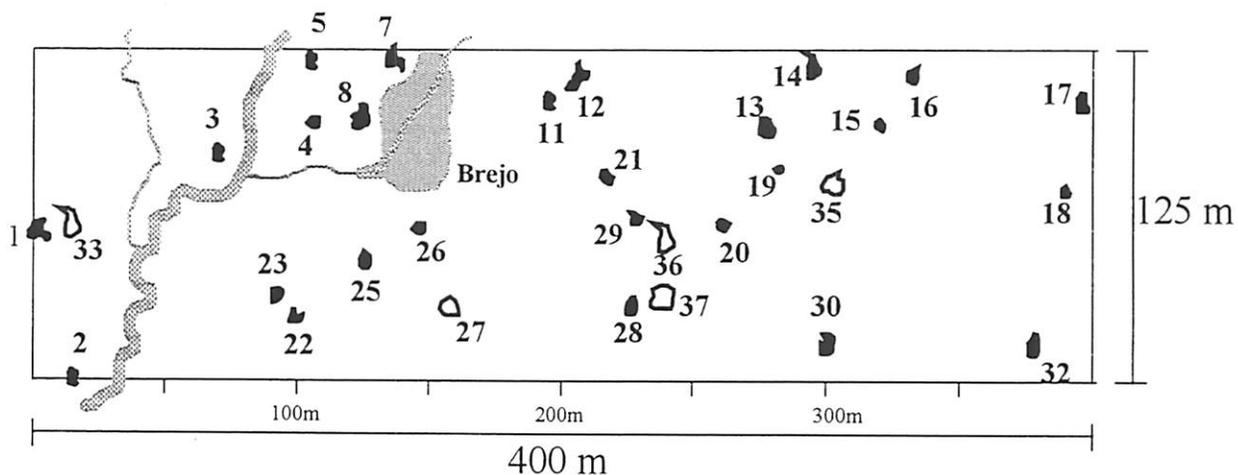


FIGURA 11 – Croquis da área de estudos mostrando a distribuição espacial das clareiras e a sua numeração, bem como a situação dos cursos d'água e da área brejosa. As clareiras com menos de um ano estão representadas sem preenchimento.

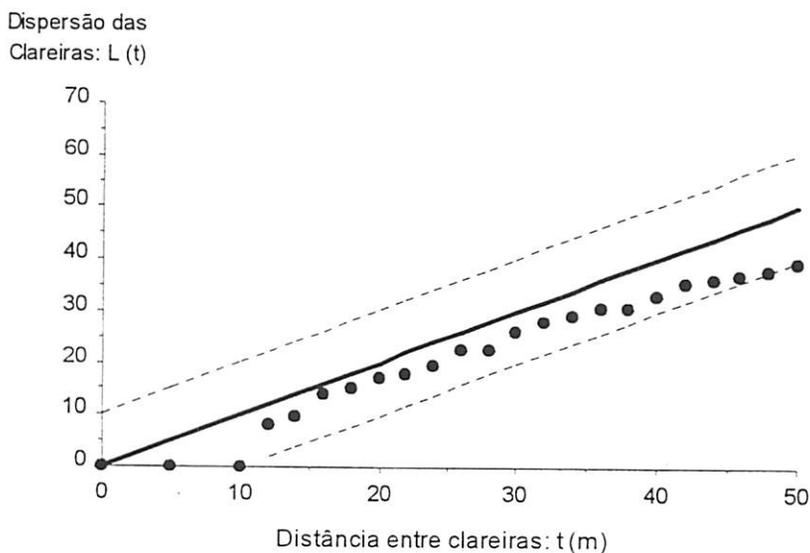


FIGURA 12 – Gráfico de $L(t) \times t$ de Ripley para as 31 clareiras da área de estudos (círculos cheios). A linha cheia representa os valores esperados pela distribuição de Poisson com a mesma intensidade (clareiras/área) da observada na área de estudos. As linhas pontilhadas mostram o intervalo de confiança para 100 simulações da distribuição de Poisson.

4.2 Comunidade vegetal regenerante das clareiras

A Tabela 2 apresenta a relação das espécies encontradas nas 31 clareiras da área de estudos. Foram registradas 66 espécies distribuídas em 47 gêneros e 28 famílias. As famílias com maior número de espécies foram Myrtaceae (10), Rubiaceae (9), Lauraceae (7), Solanaceae (4) e Melastomataceae (4). Os únicos acréscimos à listagem de 199 espécies arbóreas e arbustivas registradas por Fontes (1997) nas florestas da Serra do Ibitipoca foram *Guettarda uruguensis* e *Piper caldensis*. A relação das espécies inventariadas nas clareiras acompanhadas de seus parâmetros fitossociológicos encontra-se na Tabela 3. Entre os 15 maiores valores de IVI, estão cinco espécies de arbustos e arvoretas tolerantes à sombra e típicos do sub-bosque da floresta madura: *Psychotria suterella*, *Rudgea jasminoides*, *Cestrum schlechtendalii*, *Mollinedia clavigera*, *Rudgea recurva* e *Geonoma schottiana*, sendo a última uma palmeira. *Guapira opposita* e *Calyptanthes concinna* são árvores de porte médio tolerantes à sombra e abundantes no sub-bosque da floresta madura. Árvores de porte médio e exigentes de luz estão representadas por *Miconia latecrenata* e *Miconia minutiflora*. Entre as espécies que podem atingir grande porte, estão *Nectandra membranacea*, *Myrciaria tenella* e *Tabebuia heptaphylla*, que são tolerantes à sombra e formam bancos de imaturos no sub-bosque, e *Alchornea triplinervea* e *Sloanea guianensis*, que são mais exigentes de luz (Ary T. Oliveira-Filho, 1997)*.

A maioria das espécies mencionadas acima são também abundantes em pelo menos um dos estratos da floresta madura, como indica as informações da Tabela 4. Conforme se poderia esperar, quase todas as espécies de pequeno porte do sub-bosque, como *Geonoma schotiana*, *Cestrum schlechtendalii*, *Rudgea recurva* e *Rudgea jasminoides*, foram abundantes apenas no estrato de 0-5 m de altura. De forma semelhante, espécies de grande porte, como *Sloanea guianensis* e *Alchornea triplinervea*, foram abundantes apenas no estrato de 15 a 30 m de altura. Deve-se salientar que várias espécies abundantes em um ou mais estratos da floresta madura, principalmente no de 15 a 30 m de altura, foram pouco frequentes ou ausentes nas clareiras. Alguns exemplos são *Alibertia myrciifolia*, *Psychotria sessilis*, *Amaioua guianensis*, *Aspidosperma parvifolium*, *Aspidosperma spruceanum*, *Nectandra grandiflora*, *Ocotea corymbosa* e *Ocotea odorifera*.

* Professor titular do Departamento de Ciências Florestais - UFLA (comunicação pessoal)

TABELA 2 – Relação das espécies de árvores e arbustos encontradas nas 31 clareiras da área de estudos na Mata Grande, Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais.

Famílias e Espécies	Família e Espécies
ANNONACEAE <i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil. <i>Rollinia sylvatica</i> Mart.	MELIACEAE <i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.
APOCYNACEAE <i>Aspidosperma parvifolium</i> A. DC. <i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth.	MONIMIACEAE <i>Mollinedia clavigera</i> Tul.
AQUIFOLIACEAE <i>Ilex conocarpa</i> Reisseck	MORACEAE <i>Sorocea bonplandii</i> (Baillon) W. Burger
ARALIACEAE <i>Schefflera calva</i> (Cham.) D. Frodin	MYRSINACEAE <i>Cybianthus cuneifolius</i> Mart. <i>Myrsine umbellata</i> Mart.
ARECACEAE <i>Euterpe edulis</i> Mart. <i>Geonoma schottiana</i> Mart.	MYRTACEAE <i>Calypttranthes concinna</i> DC. <i>Calypttranthes grandifolia</i> Berg <i>Eugenia subavenia</i> Berg <i>Eugenia tenuifolia</i> O. Berg <i>Gomidesia anacardiaefolia</i> (Gardn.) Berg <i>Gomidesia tijucensis</i> (Kiaersk) Legrand <i>Myrcia eriopus</i> DC. <i>Myrcia rostrata</i> DC. <i>Myrciaria tenella</i> (DC.) <i>Siphoneugena densiflora</i> Berg
BIGNONIACEAE <i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Toledo	NYCTAGINACEAE <i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz
BORAGINACEAE <i>Cordia superba</i> Cham.	PIPERACEAE <i>Piper caldensis</i> C. DC.
CLUSIACEAE <i>Tovomitopsis saldanhae</i> Engler	RUBIACEAE <i>Alibertia myrciifolia</i> K. Schum. <i>Amaioua guianensis</i> Aublet <i>Bathysa meridionalis</i> L. B. Smith & Downs <i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schtdl. <i>Psychotria sessilis</i> (Vell.) Müell. Arg. <i>Psychotria suterella</i> Müell. Arg. <i>Psychotria umbelluligera</i> (Müell. Arg.) <i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müell. Arg. <i>Rudgea recurva</i> Müell. Arg.
CYATHEACEAE <i>Trichipteris corcovadensis</i> (Raddi) Copel.	RUTACEAE <i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.
ELAEOCARPACEAE <i>Sloanea guianensis</i> Aublet	SABIACEAE <i>Meliosma sinuata</i> Urban
EUPHORBIACEAE <i>Actinostemon communis</i> (Müell. Arg.) Pax. <i>Alchornea triplinervea</i> (Spreng.) Müell. Arg. <i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax.	SAPINDACEAE <i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radkl. <i>Cupania zanthoxyloides</i> Cambess.
FLACOURTIACEAE <i>Casearia decandra</i> Jacquin <i>Casearia obliqua</i> Sprengel	SIMAROUBACEAE <i>Picramnia glaziouviana</i> Engler
LAURACEAE <i>Nectandra membranacea</i> (Swartz) Griseb. <i>Nectandra oppositifolia</i> Nees <i>Ocotea brachybotra</i> (Meisner) Mez <i>Ocotea corymbosa</i> (Meisner) Mez <i>Ocotea elegans</i> Mez <i>Ocotea longifolia</i> Kunth <i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	SOLANACEAE <i>Cestrum schlechtendalii</i> G. Don. <i>Solanum gnaphalocarpum</i> Vell. <i>Solanum latiflorum</i> Bohs <i>Solanum swartzianum</i> Roem. & Schult.
LEGUMINOSAE FABOIDEAE <i>Machaerium lanceolatum</i> (Vell.) Macbr.	
LEGUMINOSAE MIMOSOIDEAE <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	
MELASTOMATACEAE <i>Meriania clausenii</i> Triana <i>Miconia latecrenata</i> Naudin <i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) Triana <i>Miconia urophylla</i> DC.	

Tabela 3 – Relação das espécies amostradas nas clareiras de uma área de floresta de nuvem na Serra do Ibitipoca, com os seus respectivos parâmetros fitossociológicos: *N* = número de indivíduos; *NC* = número de clareiras; *G* = área basal; *DA* = densidade absoluta (indivíduos/ha); *FA* = frequência absoluta; *DoA* = dominância absoluta; *DR* = densidade relativa; *FR* = frequência relativa; *DoR* = dominância relativa; *IVI* = índice de valor de importância; *h* = altura média; *d* = diâmetro médio. As espécies estão ordenadas pelos valores decrescentes de *IVI*.

Espécie	<i>N</i>	<i>NC</i>	<i>G</i> (m ²)	<i>DA</i> (I/ha)	<i>FA</i>	<i>DoA</i> (m ² /ha)	<i>DR</i> (%)	<i>FR</i> (%)	<i>DoR</i> (%)	<i>IVI</i>	<i>h</i> (m)	<i>d</i> (cm)
<i>Psychotria suterella</i>	115	22	0,1765	876,6	71,0	1,346	18,49	7,6	24,43	50,48	2,1	3,8
<i>Guapira opposita</i>	74	19	0,1304	564,1	61,3	0,994	11,90	6,5	18,05	36,48	2,3	3,7
<i>Mollinedia clavigera</i>	56	17	0,0962	426,9	54,8	0,733	9,00	5,8	13,31	28,16	1,9	3,2
<i>Nectandra membranacea</i>	75	22	0,0302	571,7	71,0	0,230	12,06	7,6	4,18	23,80	1,9	1,9
<i>Rudgea jasminoides</i>	20	13	0,0279	152,4	41,9	0,213	3,22	4,5	3,86	11,55	2,1	3,7
<i>Miconia latecrenata</i>	35	11	0,0053	266,8	35,5	0,041	5,63	3,8	0,74	10,15	1,7	1,2
<i>Cestrum schlechtendalii</i>	22	11	0,0062	167,7	35,5	0,047	3,54	3,8	0,86	8,17	2,1	1,6
<i>Miconia minutiflora</i>	20	7	0,0154	152,4	22,6	0,117	3,22	2,4	2,13	7,75	1,7	2,0
<i>Geonoma schottiana</i>	9	7	0,0205	68,6	22,6	0,156	1,45	2,4	2,83	6,69	2,8	5,3
<i>Sloanea guianensis</i>	9	8	0,0174	68,6	25,8	0,132	1,45	2,8	2,40	6,60	2,0	3,9
<i>Myrciaria tenella</i>	7	4	0,0198	53,4	12,9	0,151	1,13	1,4	2,75	5,25	2,5	4,6
<i>Rudgea recurva</i>	9	8	0,0072	68,6	25,8	0,055	1,45	2,8	0,99	5,19	2,2	2,5
<i>Alchornea triplinervea</i>	10	6	0,0105	76,2	19,4	0,080	1,61	2,1	1,45	5,12	2,9	3,3
<i>Calyptranthes concinna</i>	10	8	0,0046	76,2	25,8	0,035	1,61	2,8	0,64	4,99	1,7	2,3
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	7	6	0,0105	53,4	19,4	0,080	1,13	2,1	1,45	4,63	2,6	3,8
<i>Psychotria sessilis</i>	7	5	0,0102	53,4	16,1	0,077	1,13	1,7	1,41	4,25	2,8	3,6
<i>Rollinia sylvatica</i>	5	5	0,0107	38,1	16,1	0,082	0,80	1,7	1,48	4,00	2,8	4,0
<i>Psychotria umbelluligera</i>	6	6	0,0046	45,7	19,4	0,035	0,96	2,1	0,63	3,66	2,3	2,9
<i>Inga sessilis</i>	6	6	0,0032	45,7	19,4	0,025	0,96	2,1	0,44	3,47	2,3	2,2
<i>Guettarda uruguensis</i>	6	5	0,0048	45,7	16,1	0,036	0,96	1,7	0,66	3,34	1,8	2,2
<i>Eugenia tenuifolia</i>	8	3	0,0072	61,0	9,7	0,055	1,29	1,0	0,99	3,31	2,5	2,9
<i>Cupania zanthoxyloides</i>	7	5	0,0013	53,4	16,1	0,010	1,13	1,7	0,18	3,02	1,8	1,4
<i>Ocotea longifolia</i>	4	4	0,0044	30,5	12,9	0,034	0,64	1,4	0,61	2,63	3,0	3,5
<i>Sapium glandulatum</i>	2	1	0,0126	15,2	3,2	0,096	0,32	0,3	1,74	2,40	4,9	8,9
<i>Siphoneugena densiflora</i>	4	3	0,0050	30,5	9,7	0,038	0,64	1,0	0,69	2,37	1,8	3,7
<i>Myrcia rostrata</i>	4	4	0,0023	30,5	12,9	0,018	0,64	1,4	0,32	2,34	2,2	2,1
<i>Meriania clausenii</i>	5	3	0,0034	38,1	9,7	0,026	0,80	1,0	0,47	2,31	1,7	2,6
<i>Cupania racemosa</i>	3	3	0,0047	22,9	9,7	0,036	0,48	1,0	0,65	2,16	2,8	4,1
<i>Gomidesia anacardiaeifolia</i>	1	1	0,0118	7,6	3,2	0,090	0,16	0,3	1,63	2,13	2,8	12,2
<i>Ocotea elegans</i>	3	3	0,0043	22,9	9,7	0,033	0,48	1,0	0,59	2,10	2,4	3,2
<i>Trichipteris corcovadensis</i>	1	1	0,0115	7,6	3,2	0,088	0,16	0,3	1,59	2,10	1,1	12,1
<i>Picramnia glazioviana</i>	4	3	0,0026	30,5	9,7	0,020	0,64	1,0	0,36	2,04	2,1	2,5
<i>Sorocea bonplandii</i>	3	3	0,0027	22,9	9,7	0,021	0,48	1,0	0,37	1,89	2,1	3,1
<i>Cordia superba</i>	4	3	0,0012	30,5	9,7	0,009	0,64	1,0	0,16	1,84	2,2	1,9
<i>Ocotea brachybotra</i>	3	3	0,0017	22,9	9,7	0,013	0,48	1,0	0,23	1,74	3,3	2,6
<i>Casearia decandra</i>	4	3	0,0005	30,5	9,7	0,004	0,64	1,0	0,07	1,74	1,3	1,2
<i>Machaerium lanceolatum</i>	3	3	0,0015	22,9	9,7	0,012	0,48	1,0	0,21	1,72	2,7	2,2
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	3	3	0,0010	22,9	9,7	0,007	0,48	1,0	0,13	1,65	1,6	2,0
<i>Myrsine umbellata</i>	3	3	0,0007	22,9	9,7	0,005	0,48	1,0	0,10	1,61	1,8	1,5

Continua...

Tabela 3. Continuação

Espécie	N	NC	G (m ²)	DA (l/ha)	FA	DoA (m ² /ha)	DR (%)	FR (%)	DoR (%)	IVI	h (m)	d (cm)
<i>Calyptanthes grandifolia</i>	2	2	0,0042	15,2	6,5	0,032	0,32	0,7	0,58	1,59	2,9	5,2
<i>Cabralea canjerana</i>	3	2	0,0021	22,9	6,5	0,016	0,48	0,7	0,30	1,47	3,0	2,7
<i>Schefflera calva</i>	2	2	0,0030	15,2	6,5	0,023	0,32	0,7	0,42	1,43	3,4	3,9
<i>Alibertia myrciifolia</i>	2	2	0,0025	15,2	6,5	0,019	0,32	0,7	0,35	1,36	3,2	4,0
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	3	2	0,0010	22,9	6,5	0,008	0,48	0,7	0,14	1,31	1,8	1,9
<i>Casearia obliqua</i>	3	2	0,0006	22,9	6,5	0,005	0,48	0,7	0,08	1,25	1,6	1,6
<i>Euterpe edulis</i>	1	1	0,0050	7,6	3,2	0,038	0,16	0,3	0,69	1,19	3,0	7,9
<i>Tovomitopsis saldanhae</i>	2	2	0,0009	15,2	6,5	0,007	0,32	0,7	0,13	1,14	2,7	2,4
<i>Solanum swartzianum</i>	2	2	0,0008	15,2	6,5	0,006	0,32	0,7	0,12	1,13	3,3	2,3
<i>Myrcia eriopus</i>	2	2	0,0008	15,2	6,5	0,006	0,32	0,7	0,11	1,12	1,8	2,2
<i>Actinostemon communis</i>	2	2	0,0008	15,2	6,5	0,006	0,32	0,7	0,11	1,12	1,7	2,3
<i>Solanum latiflorum</i>	2	2	0,0008	15,2	6,5	0,006	0,32	0,7	0,11	1,11	2,3	2,2
<i>Eugenia subavenia</i>	2	2	0,0003	15,2	6,5	0,002	0,32	0,7	0,04	1,05	1,8	1,3
<i>Meliosma sinuata</i>	2	2	0,0001	15,2	6,5	0,001	0,32	0,7	0,01	1,02	1,3	0,7
<i>Miconia urophylla</i>	1	1	0,0024	7,6	3,2	0,019	0,16	0,3	0,34	0,84	4,1	5,6
<i>Guatteria australis</i>	1	1	0,0023	7,6	3,2	0,018	0,16	0,3	0,32	0,82	1,7	5,4
<i>Solanum gnaphalocarpum</i>	2	1	0,0003	15,2	3,2	0,003	0,32	0,3	0,05	0,71	1,6	1,4
<i>Cybianthus cuneifolius</i>	2	1	0,0003	15,2	3,2	0,002	0,32	0,3	0,04	0,70	1,5	1,4
<i>Gomidesia tijucensis</i>	1	1	0,0004	7,6	3,2	0,003	0,16	0,3	0,06	0,56	1,4	2,3
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	1	1	0,0003	7,6	3,2	0,003	0,16	0,3	0,05	0,55	2,0	2,1
<i>Ilex conocarpa</i>	1	1	0,0003	7,6	3,2	0,003	0,16	0,3	0,05	0,55	1,9	2,0
<i>Piper caldensi</i>	1	1	0,0003	7,6	3,2	0,002	0,16	0,3	0,04	0,54	2,1	1,9
<i>Bathysa meridionales</i>	1	1	0,0002	7,6	3,2	0,002	0,16	0,3	0,03	0,53	1,9	1,6
<i>Ocotea odorifera</i>	1	1	0,0001	7,6	3,2	0,001	0,16	0,3	0,02	0,52	1,4	1,3
<i>Nectandra oppositifolia</i>	1	1	0,0001	7,6	3,2	0,001	0,16	0,3	0,01	0,52	1,6	1,1
<i>Amaioua guianensis</i>	1	1	0,0001	7,6	3,2	0,001	0,16	0,3	0,01	0,52	1,3	1,1
<i>Ocotea corymbosa</i>	1	1	0,0001	7,6	3,2	0,001	0,16	0,3	0,01	0,52	1,8	1,1

Tabela 4 – Relação das 10 espécies com maior *IVC* amostradas por M. A. L. Fontes (dados inéditos) em floresta madura na mesma área de estudos, com os seus respectivos parâmetros fitossociológicos: *N* = número de indivíduos; *G* = área basal (m²); *DA* = densidade absoluta (indivíduos/ha); *DoA* = dominância absoluta; *DR* = densidade relativa; *DoR* = dominância relativa; e *IVC* = índice de valor de cobertura. As espécies estão ordenadas pelos valores decrescentes de *IVC*.

Espécie	N	G	DA	DoA	DR	DoR	IVC
Estrato 0 a 5							
<i>Psychotria suterella</i>	343	0,712	2614,3	5,423	43,25	45,86	89,11
<i>Rudgea jasminoides</i>	61	0,147	464,9	1,118	7,69	9,45	17,14
<i>Geonoma schottiana</i>	61	0,084	464,9	0,641	7,69	5,42	13,11
<i>Guapira opposita</i>	38	0,094	289,6	0,717	4,79	6,06	10,85
<i>Mollinedia clavigera</i>	32	0,061	243,9	0,463	4,04	3,91	7,95
<i>Actinostemon communis</i>	18	0,066	137,2	0,503	2,27	4,25	6,52
<i>Nectandra membranacea</i>	27	0,032	205,8	0,240	3,40	2,03	5,43
<i>Psychotria sessilis</i>	20	0,040	152,4	0,306	2,52	2,59	5,11
<i>Cestrum schlechtendalii</i>	18	0,029	137,2	0,224	2,27	1,90	4,17
<i>Rudgea recurva</i>	16	0,025	122,0	0,191	2,02	1,62	3,64
Estrato 5 a 15							
<i>Psychotria sessilis</i>	96	0,863	731,7	6,578	9,68	9,70	19,38
<i>Guapira opposita</i>	56	0,408	426,8	3,108	5,65	4,58	10,23
<i>Rudgea recurva</i>	67	0,280	510,7	2,135	6,75	3,15	9,90
<i>Alibertia myrciifolia</i>	40	0,451	304,9	3,434	4,03	5,06	9,09
<i>Alchornea triplinervea</i>	30	0,516	228,7	3,929	3,02	5,79	8,81
<i>Eugenia tenuifolia</i>	39	0,359	297,3	2,738	3,93	4,04	7,97
<i>Nectandra membranacea</i>	31	0,376	236,3	2,863	3,13	4,22	7,35
<i>Rudgea jasminoides</i>	42	0,236	320,1	1,797	4,23	2,65	6,88
<i>Amaioua guianensis</i>	33	0,305	251,5	2,321	3,33	3,42	6,75
<i>Sapium glandulatum</i>	8	0,404	61,0	3,081	0,81	4,54	5,35
Estrato 15 a 30							
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	14	3,621	106,7	27,596	11,02	20,64	31,66
<i>Sloanea guianensis</i>	3	2,739	22,9	20,878	2,36	15,61	17,97
<i>Alchornea triplinervea</i>	10	1,571	76,2	11,977	7,87	8,96	16,83
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	5	0,871	38,1	6,640	3,94	4,97	8,91
<i>Ocotea corymbosa</i>	8	0,456	61,0	3,474	6,30	2,60	8,90
<i>Ocotea odorifera</i>	6	0,446	45,7	3,400	4,72	2,54	7,26
<i>Nectandra grandiflora</i>	6	0,437	45,7	3,329	4,72	2,49	7,21
<i>Tapirira guianensis</i>	1	1,009	7,6	7,687	0,79	5,75	6,54
<i>Ocotea elegans</i>	4	0,532	30,5	4,056	3,15	3,03	6,18
<i>Ocotea aciphylla</i>	3	0,545	22,9	4,150	2,36	3,10	5,46

As medidas de dissimilaridade entre as quatro sub-comunidades obtidas pela distância euclidiana quadrada são apresentadas na Tabela 5. Os menores valores encontrados ocorreram entre as sub-comunidades dos estratos de 5-15 e 15-30 m da floresta madura, e entre a sub-comunidade regenerante das clareiras e a do estrato de 5-15 m. A maior dissimilaridade ocorreu entre as clareiras e o estrato de 15-30 m.

Tabela 5 – Medidas de distância euclidiana quadrada entre as sub-comunidades vegetais dos três estratos da floresta madura e a das clareiras calculadas com base na densidade relativa das espécies.

Sub-comunidades vegetais:	Clareiras	Estrato de 0-5 m	Estrato de 5-15 m	Estrato de 15-30 m
Clareiras	0			
Estrato de 0-5 m	29,66	0		
Estrato de 5-15 m	26,40	44,58	0	
Estrato de 15-30 m	32,89	49,02	21,17	0

A classificação hierárquica das sub-comunidades derivada das *DE's* (Tabela 5) é apresentada pelo dendrograma de dissimilaridade da Figura 13. Fica claro, pelo agrupamento de nível hierárquico mais alto, a diferenciação entre os estratos superiores da floresta madura (5-15 e 15-30 m) e as clareiras mais o estrato inferior da floresta madura (0-5 m). Percebe-se ainda que os estratos de 5-15 e 15-30 m são mais semelhantes entre si do que o estrato de 0-5 m e as clareiras.

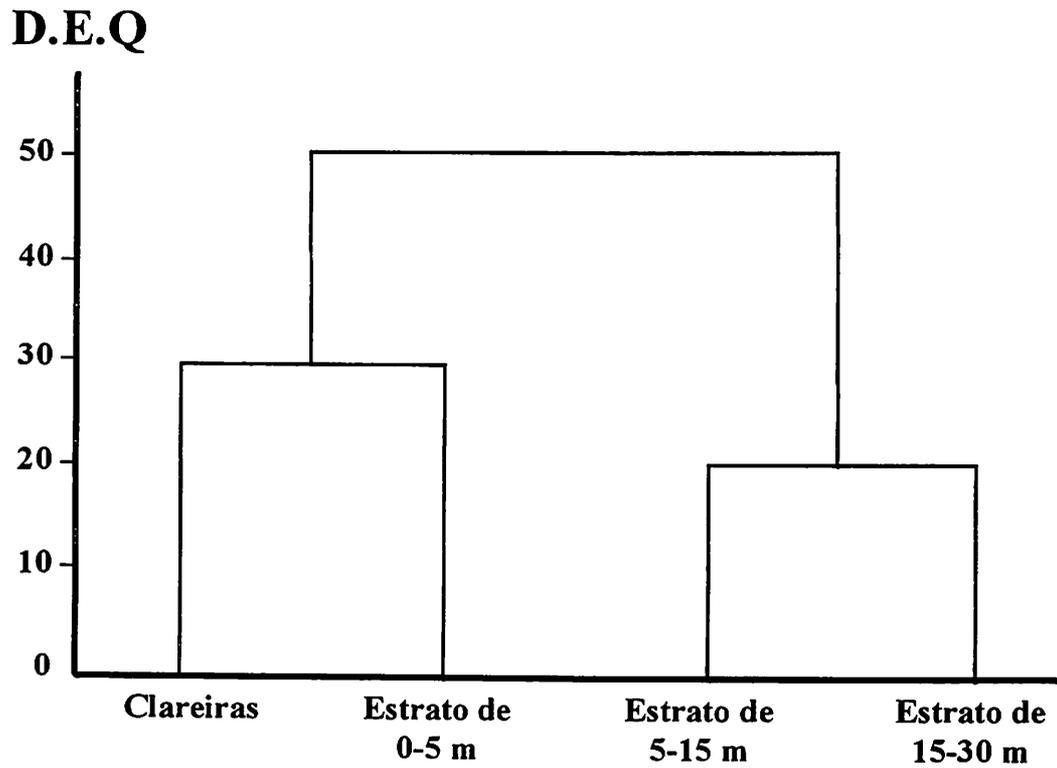


FIGURA 13 – Dendrograma obtido pelo método da variância mínima (método de Ward) e usando a distância euclidiana quadrada (D.E.Q.) como medida de dissimilaridade mostrando o agrupamento hierárquico das quatro sub-comunidades vegetais da área de estudos.

Os resultados da análise multivariada (CCA) encontram-se nos dois diagramas de ordenação apresentados nas Figuras 14 e 15 e na matriz de correlações da Tabela 6. As unidades amostrais e as espécies foram representadas em diagramas separados com o intuito de facilitar a visualização e interpretação dos dados.

Os autovalores (*eigenvalues*) para os três primeiros eixos foram 0,185; 0,123 e 0,076. Estes valores representam gradientes tipicamente curtos (autovalores < 0,5), com mais variação nas abundâncias relativas do que substituição de espécies (ter Braak, 1995). As variâncias relativas acumuladas para os três primeiros eixos de ordenação foram, respectivamente, de 7,5; 12,4 e 15,5%. No caso das relações espécies-variáveis ambientais, as variâncias acumuladas foram de 48,2; 80,2 e 100,0%. As correlações entre os dois primeiros eixos de espécies e de variáveis ambientais foram de 0,85 e 0,88% (Tabela 6). Estas correlações foram estatisticamente significativas, de acordo com o teste de permutação de Monte Carlo ($F = 1,46$; $P < 0,01$). Estes resultados indicam que os fatores ambientais utilizados foram suficientes para explicar uma boa parte da variação em abundância das espécies nas clareiras. Contudo, resta também uma boa proporção da variância que pode estar relacionada com variáveis não consideradas ou então é inteiramente estocástica

As variáveis ambientais mais fortemente correlacionadas com o primeiro eixo de ordenação foram 'bambus', seguida de 'abertura' e 'catena' (Tabela 6). Esta última foi a variável mais fortemente correlacionada com o segundo eixo de ordenação. As três variáveis ambientais mostraram-se fracamente correlacionadas entre si.

O diagrama da Figura 14 e a Tabela 7 mostram a influência da presença de bambus, concentrando as clareiras sem bambus (a maioria) no lado oposto ao aumento de sua abundância. A maior concentração de clareiras no lado esquerdo do diagrama também é devido ao grande número de clareiras com pequena abertura do dossel, que é a segunda variável mais fortemente vinculada ao primeiro eixo. Ao se verificar a posição das clareiras na Figura 11 e a tabela 7, percebe-se que clareiras da baixa encosta (Solo Orgânico) concentram-se no setor superior do diagrama, ao passo que as da alta encosta (Cambissolo) concentram-se no extremo inferior.

Tabela 6 – Matriz de correlações ponderadas entre os dois primeiros eixos de espécies (Eixo Spp.) e de variáveis ambientais (Eixo Amb.) da análise de correspondência canônica (CCA) e entre estes eixos e as variáveis ambientais utilizadas. Os fatores balanceados por clareira são o número de indivíduos das 29 espécies mais abundantes. As variáveis ambientais estão padronizadas pela média = 0 e variância com amplitude de +1 a -1.

	Eixo Spp. 1	Eixo Spp. 2	Eixo Amb. 1	Eixo Amb. 2	Abertura do dossel	Catena	Bambus
Eixo Spp. 1	1,000						
Eixo Spp. 2	0,045	1,000					
Eixo Amb. 1	0,855	0,000	1,000				
Eixo Amb. 2	0,000	0,885	0,000	1,000			
Abertura do dossel	0,517	-0,355	0,605	-0,401	1,000		
Catena	-0,393	0,619	-0,460	0,700	-0,183	1,000	
Bambus	0,691	0,495	0,808	0,560	0,390	0,120	1,000

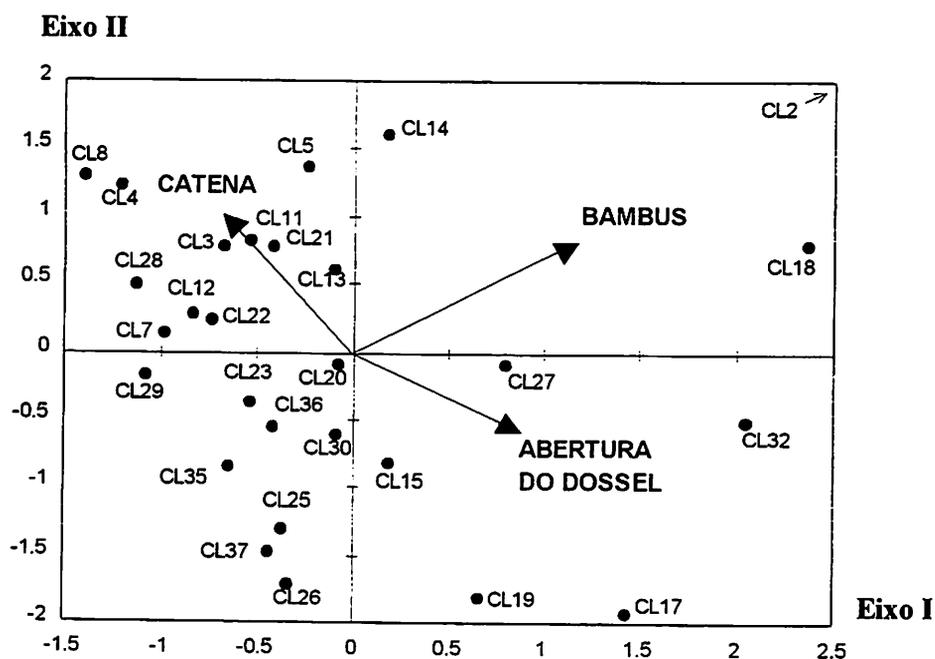


FIGURA 14 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica (CCA), baseado nos dados de número de indivíduos das 29 espécies mais abundantes nas 31 clareiras amostradas na área de estudos. O gráfico mostra a distribuição das clareiras e variáveis ambientais nos dois primeiros eixos de ordenação. As clareiras são identificadas de acordo com a numeração da Figura 11. As setas indicam a grandeza (aumento de 1,5 ×) e o sentido de aumento das variáveis ambientais.

Tabela 7 – Clareiras e as respectivas variáveis ambientais utilizadas na análise de correspondência canônica.

CLAREIRA	Abertura(%)	Solo	Bambus (cm²)
1	11	orgânico	121.8
2	18	orgânico	34.64
3	9	orgânico	0
4	8	orgânico	3.52
5	10	orgânico	0
7	12	orgânico	0
8	7	orgânico	0
11	6	latossolo	0
12	7	latossolo	0
13	9	latossolo	0
14	5	latossolo	0
15	14	latossolo	2.14
16	9	latossolo	95.56
17	13	cambissolo	0
18	12	cambissolo	25.13
19	10	latossolo	0
20	7	latossolo	0
21	11	latossolo	0
22	10	latossolo	0
23	8	latossolo	0
25	12	latossolo	0
26	17	latossolo	0
27	12	latossolo	0
28	10	latossolo	0
29	12	latossolo	0
30	15	latossolo	0
32	12	cambissolo	0
33	14	orgânico	10.18
35	12	latossolo	0
36	10	latossolo	0
37	17	latossolo	0

Na Figura 15, observa-se que as espécies *Siphoneugena densiflora*, *Eugenia tenuifolia* e *Geonoma schotiana* estão mais fortemente relacionadas com elevada incidência de bambus. Já as espécies *Casearia decandra*, *Psychotria umbelluligera* e *Myrcia rostrata* estão mais fortemente relacionadas com a maior abertura do dossel. Quanto à influência da catena de solos, *Cupania zanthoxyloides*, *Inga sessilis*, *Picramnia glazioviana* e *Cordia superba* mostraram-se crescentemente abundantes na direção dos Solos Orgânicos (sentido descendente da encosta). *Casearia decandra*, *Sloanea guianensis*, *Meriania clausenii* e *Calyptranthes concinna* mostraram comportamento inverso, crescendo no sentido dos Cambissolos (ascendente).

5 DISCUSSÃO

5.1 Distribuição e características das clareiras

5.1.1 Modo de formação

A literatura mostra uma grande variação nas proporções entre os modos de formação de clareiras em florestas tropicais e sub-tropicais (Tabela 8), o que torna difíceis as especulações mais aprofundadas sobre o assunto (Kapos et al. 1990). Há estudos, como o de Midgley, Cameron e Bond (1995), na África do Sul, que mostram que a grande maioria das clareiras forma-se a partir de árvores que morreram em pé, sendo que os autores atribuíram o fato à baixa incidência de ventos fortes na região. Hartshorn (1980) encontrou 90% de desenraizamento em La Selva, Costa Rica. Já nos estudos de Putz e Milton (1982), em Barro Colorado, Panamá, e de Tabarelli e Mantovani (1997), na Mata Atlântica de São Paulo, a maioria das clareiras foram formadas pela quebra do tronco. Em estudos na Guiana Francesa, Green (1996) verificou que 59% das árvores que caíram em clareiras foram desenraizadas, ao passo que Van der Meer e Bongers (1996) verificaram que a maior parte das quedas de árvores foram devidas à quebra do tronco. O interessante estudo de Jans et al. (1993), em três sítios diferentes na Costa do Marfim, indicou grandes diferenças quanto aos modos de formação de clareiras, o que os autores especularam ser devido à variação em composição florística entre as comunidades. Já o estudo de Lawton e Putz (1988), nas florestas nebulares de Monte Verde, Costa Rica, encontrou frequências semelhantes para desenraizamento e quebra de tronco.

Tabela 8 – Porcentagens dos diferentes modos de formação de clareiras registrados na floresta de nuvem da Serra do Ibitipoca e cinco outros estudos semelhantes.

Local	Desenraizamento	Quebra do tronco	Queda de copa	Referência
Serra do Ibitipoca	58,1%	16,1%	25,8%	Presente estudo
Costa Rica	46,5%	38,6%	14,7%	Lawton e Putz 1988
México	40,2%	22,2%	10,6%	Arriaga 1988
África do Sul	25,0%	0,0%	75,0%	Midgley et al. 1995
Argentina	45,0%	38,0%	17,0%	Rebertus e Veblen 1993
Japão	33,7%	37,5%	18,8%	Abe et al. 1995
Costa do Marfim	12,7%	23,6%	38,2%	Jans et al. 1993

O modo de formação das clareiras na floresta ^{da Serra do Ibitipoca e de outros estudos semelhantes (1997)} estudada assemelha-se ao das florestas nebulares do México, estudadas por Arriaga (1988), e das florestas da Terra do Fogo, na Argentina, estudadas por Rebertus e Veblen (1993), nas quais o desenraizamento foi predominante. O modo de queda de uma árvore varia tanto com fatores inerentes à própria árvore (Hubbel e Foster, 1986; Putz et al. 1983) quanto com fatores externos (Brokaw, 1982b). Propriedades da madeira, regime de chuvas e ventos, características de solos e interações com outros organismos são provavelmente os determinantes dos padrões encontrados. Em Ibitipoca, é evidente a ação de chuvas e ventos fortes, mas inferir sobre propriedades da madeira e interações com insetos exigiria estudos detalhados a cerca das espécies formadoras de clareiras. Por outro lado, não houve evidências de que o desenraizamento esteja fortemente relacionado com os tipos de solo na área estudada, o que contrasta com o encontrado por Jans et al. (1993), na Costa do Marfim, onde quedas por desenraizamento foram significativamente mais freqüentes nos solos com baixa penetrabilidade.

Os fortes ventos que ocorrem na área de estudos também podem estar relacionados com a maior freqüência de desenraizamentos na encosta, a qual está mais exposta aos seus impactos. No fundo do vale, onde a exposição aos ventos é menor, aumenta a proporção de clareiras formadas a partir da queda de copa. Além disso, no fundo dos vales, apenas uma pequena superfície das copas das árvores ficam expostas aos ventos, ao contrário das encostas, onde muitas vezes fica exposta uma grande superfície das copas devido à inclinação do terreno.

5.1.2 Distribuição espacial das clareiras e tempo de renovação da floresta

Padrões de distribuição espacial da ocorrência de distúrbios em florestas têm sido muito discutidos ultimamente e, no caso particular de clareiras, não têm sido possível nenhum tipo de generalização. Padrões agregados têm sido encontrados em vários estudos. No clássico trabalho de Hubbel e Foster (1986) em Barro Colorado, Panamá, foi encontrado um padrão de dispersão aleatório, para clareiras até 10 m de altura do dossel, e agregado, para alturas acima deste valor. Os autores também encontraram que a chance de surgimento de uma nova clareira é significativamente maior nas proximidades de clareiras pré-existentes. Na floresta nebulosa de Monte Verde, Costa Rica, Lawton e Putz (1988) encontraram um padrão de distribuição de clareiras agregado que foi associado a um processo de deterioração e subsequente regeneração, correspondendo a um curto período de alta mortalidade seguido de um longo período de recobrimento relativamente livre de distúrbios. O estudo de Oliveira-Filho et al. (1997b) em um fragmento de floresta semidecídua em Lavras, Minas Gerais, também encontrou um padrão agregado na distribuição de clareiras, embora os agregados tenham sido mais abundantes nos sítios menos maduros, ao contrário do encontrado no estudo anterior. Yavitt et al. (1995) também encontraram agregação no padrão de distribuição de clareiras em uma floresta do Panamá, mas o pequeno tamanho da amostra (1,5 ha) pode ter mascarado os resultados. O tempo de estudo e o tamanho da amostra podem ser cruciais na determinação de regimes de distúrbios de uma floresta (Whitmore, 1984).

Como no presente estudo, padrões de distribuição de clareiras que não o agregado também têm sido encontrados. Poorter et al. (1994), estudando três amostras de 22 a 25 ha de floresta tropical na Costa do Marfim, encontraram um padrão agregado em duas delas, mas a terceira apresentou padrão aleatório. O trabalho de Van der Meer e Bongers (1996), na Guiana Francesa, também não mostrou evidências da ocorrência de queda de árvores muito próximas umas das outras ou de clareiras. Padrões aleatórios também são comumente encontrados em florestas temperadas (e.g. Ward e Parker, 1989; Liu e Hytteborn, 1991).

O tempo de renovação do dossel de 149 anos calculado para a floresta de nuvem do Ibitipoca é semelhante ao encontrado por Arriaga (1988) em florestas de nuvem do México. Na Estação Biológica de La Selva, Costa Rica, Hartshorn (1978) obteve taxas de 80, 119, 135 e 138 anos e, em florestas tropicais da Índia (Chandrashekara e Ramakrishnan, 1994) foram encontrados

valores de 83 anos. Estes e outros valores, calculados segundo Hartshorn (1978), são apresentados na Tabela 9.

O tempo de renovação do dossel pode ser considerado como um indicativo do estágio de maturidade da vegetação (Hartshorn, 1978). Florestas onde este tempo de renovação é maior indicam um estágio sucessional intermediário, já as florestas onde este tempo é menor estão em estágio sucessional mais maduro. Considerando-se duas florestas na mesma região, uma experimentando muitos distúrbios em forma de clareiras e outra com poucas quedas de árvores, devemos entender que, como um todo, a floresta com pouca formação de clareiras encontra-se em estágio sucessional menos avançado e vice-versa. A ausência de queda de árvores pode indicar que todo o maciço florestal está em crescimento, com pouca heterogeneidade temporal nas peças do mosaico, sugerindo que vai demorar um certo tempo até que as árvores venham a cair. Assim, a floresta de nuvem da Serra do Ibitipoca pode ser considerada como '*old-growth forest*', ou seja floresta madura ou no clímax, onde não houve distúrbios em larga escala (antrópicos ou não) pelo menos no passado próximo. Esta constatação pode ser feita também através do padrão de distribuição de clareiras por classes de tamanho. No nosso estudo, a maioria delas (74%) tem área inferior a 70 m², favorecendo a regeneração de espécies primárias ou tolerantes à sombra, relacionadas com estádios climáticos da vegetação.

Tabela 9 – Tempo de renovação estimado para algumas florestas tropicais e para a floresta de nuvem da Serra do Ibitipoca.

Pais	Latitude	Período de estudos (anos)	Área (ha)	Nº de clareiras	Nº de clareiras (ha ⁻¹ ano ⁻¹)	Tempo de renovação (anos)	Referência
Brasil	21°41'S	1	5	5	1,0	148	Presente estudo
Costa Rica	10°25'N	5	2	17	1,7	138	Hartshorn (1978)
Panamá	8°45'N	3	13	43	1,01	114	Brokaw (1982a)
Índia	10°30'N	3	15	51	1,13	83	Chandrashekara e Ramakrishnan (1994)
Costa do Marfim	5°20'N	1	71	146	0,7	244	Jans et al. (1993)
México	23°12'N	2	4	4	0,5	157	Arriaga (1988)

5.1.3 Fotografias hemisféricas e tamanho de clareira

A obtenção da área da clareira como proposta por Brokaw (1982a) tem sido alvo de muita controvérsia. Estudos recentes demonstram que o método pode subestimar significativamente a área real influenciada pela abertura no dossel (Green, 1996; Van der Meer e Bongers, 1996). Desta forma, fotografias hemisféricas podem ser uma ferramenta importante na definição de atributos do dossel (Mitchell e Whitmore, 1993; Ackerly e Bazzaz, 1995; Madgwick e Brumfield, 1969).

A abertura do dossel florestal é uma variável facilmente obtida no processo de sensoriamento remoto da vegetação (Clark, Clark e Rich, 1993; Pearcy, 1994; Norman e Campbell, 1994). Em florestas da Ilha de Barro Colorado (Becker et al. 1988), estudos de potencial hídrico em clareiras apresentaram valores de abertura semelhantes aos nossos. Clareiras pequenas variaram entre 3,8-10,4% e clareiras grandes entre 12,0-16,5% de abertura. Whitmore et al. (1993) fizeram medições físicas de clareiras e medições a partir de fotografias hemisféricas. As clareiras variaram entre 8 e 19 % de abertura e o método mostrou-se mais eficiente do que as medições físicas. Brown (1993) comparou abertura do dossel e área de clareira e verificou que clareiras de 5-70m² apresentaram entre 6-8% de abertura; clareiras com 90-140m², tiveram entre 11-13 % e duas clareiras grandes apresentaram 17 e 18%.

Apesar do problema de algumas clareiras apresentarem a borda com certa irregularidade (ter Steege, 1993), a obtenção da área da clareira com o programa Winphoto mostrou-se bastante satisfatória, visto que a precisão das medições físicas não é boa (Pompa et al. 1988). Cuidados especiais devem ser tomados na obtenção das fotos, no processamento das imagens e interpretação dos resultados (Clark, Clark e Rich, 1993). A partir daí, a utilização de fotografias hemisféricas pode ser uma ferramenta poderosa no auxílio a estudos em ecologia florestal.

5.2 Comunidade vegetal regenerante das clareiras

5.2.1 Clareiras × árvores do dossel

Devido à maior semelhança da comunidade regenerante em clareiras com o sub-bosque da floresta madura, podemos dizer que a vegetação pré-existente à formação da clareira desempenha um importante papel na regeneração do dossel. Esta constatação está de acordo com outros estudos

feitos não só em florestas tropicais (Brokaw, 1989; Uhl et al. 1988) como também nas temperadas (Abe, Masaki e Nakashizuka, 1995). Como em Uhl et al. (1988), a ocorrência desta camada de regeneração avançada nas florestas do Ibitipoca pode estar relacionada com a baixa estatura média das árvores do dossel, o que leva à predominância de pequenas aberturas no dossel quando as árvores caem. Esta camada pode funcionar também como uma proteção eficaz contra a perda de nutrientes pelo ecossistema bem como garantir certo grau de sombreamento para a regeneração de plântulas mais tolerantes à sombra.

Em Ibitipoca, árvores mais freqüentes em estratos superiores do dossel não demonstraram dependência por clareiras como proposto por alguns estudos clássicos (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Orians, 1982), evidenciando que espécies dominantes no alto dossel não estão muito relacionadas com os primeiros anos após a abertura das clareiras. Espécies de árvores altas, como *Aspidosperma parvifolium*, *A. spruceanum*, *Alchornea triplinervea* e *Sloanea guianensis*, certamente não chegam aos estratos superiores durante um único evento de abertura e fechamento do dossel (Denslow e Hartshorn, 1994). Turner (1990), a partir de resultados semelhantes aos do presente estudo, sugeriu que uma espécie dominante do alto dossel, *Shorea curtisii*, estaria falhando em regenerar adequadamente e talvez estivesse sendo substituída por espécies mais tolerantes à sombra. A vegetação pré-existente é, portanto, um componente importante para a caracterização da estrutura do dossel a ser formado, pelo menos nos primeiros anos após a abertura da clareira. Contudo, deve-se ressaltar que sem estudos de longo prazo sobre os padrões de sucessão, com registros de crescimento e sobrevivência, as tendências citadas acima ainda são incipientes e especulatórias (Gómez-Pompa e Vázquez-Yanes, 1981).

5.2.2 Estrutura da comunidade × variáveis ambientais

A colonização de certas manchas de floresta por bambus é freqüentemente associada a distúrbios, particularmente aqueles vinculados à formação de clareiras (Soderstrom e Calderón, 1979; White, 1978). Acreditamos que em Ibitipoca os bambus foram encontrados em poucas clareiras devido à já estarem presentes antes da formação das clareiras. As clareiras com bambus estão próximas umas das outras em regiões específicas da área de estudos e observações de campo mostraram que os bambus também estão presentes no sub-bosque da floresta madura nessas mesmas regiões. Isto nos leva a crer que a abundância de bambus na floresta nebulosa de Ibitipoca

pode não estar relacionada com a ocorrência de distúrbios. Uma vez estabelecidos, os bambus se espalham pelo sub-bosque e podem interferir na comunidade de árvores por muito tempo, particularmente restringindo seu estabelecimento e crescimento (Huberman, 1959; Whitmore, 1984; Oliveira-Filho et al. 1994). Esta constatação também pode ser feita em nosso estudo já que a estrutura da comunidade vegetal regenerante das clareiras com presença de bambus se diferenciou muito das demais segundo à análise multivariada.

A teoria de dinâmica de clareiras e sua influência na regeneração de árvores do dossel tem sido motivo de forte debate em ecologia de florestas tropicais. Esta teoria tem sido utilizada como suporte para a idéia de que as espécies de árvores tendem a ser especialistas, ocupando nichos bem delimitados e diferenciados quanto às oportunidades de estabelecimento e crescimento oferecidas pelo histórico das clareiras (*gap partitioning*) (Denslow, 1987; Orians, 1982; Ashton, 1990; Runkle, Stewart e Veblen, 1995).

Contestações recentes desta idéia, como as de Lieberman et al. (1995), argumentam que o ambiente da floresta deve ser tratado como um continuum de condições de luminosidade e não simplesmente classificado como clareira ou não clareira. Já existem evidências de que espécies de árvores não apresentam nenhuma tendência clara de ocupação diferenciada entre clareiras de diferentes tamanhos (Brown e Whitmore, 1992; Kennedy e Swaine, 1992; Clark, Clark e Rich, 1993) ou mesmo entre zonas dentro das clareiras (Barton, 1984; Uhl et al. 1988). Todavia, os resultados da análise de correspondência canônica (CCA), apresentados neste trabalho, mostram uma significativa influência da abertura do dossel na estrutura da comunidade regenerante em clareiras, de acordo com as idéias de Denslow (1987).

Estudos, como os de Barton (1984), na Costa Rica, e de Kennedy e Swaine (1992), na Malásia, concluíram que as espécies florestais não mostram diferenciação clara por tamanho de clareira em sua regeneração. Contudo, não se pode afirmar o mesmo no presente caso, pois espécies como *Psychotria umbelluligera*, *Casearia decandra* e *Myrcia rostrata* ocorreram preferencialmente em sítios mais abertos (i.e. iluminados). Outras, como *Inga sessilis*, *Cupania zanthoxyloides*, *Alchornea triplinervea*, *Picramnia glazioviana* e *Cordia superba*, mostraram preferência pelas clareiras de menor abertura. Contudo, também é verdade que a maioria das espécies não mostrou nenhuma preferência, o que está de acordo com a idéia de Hubbel e Foster (1986) de que a grande diversidade de espécies de árvores das florestas tropicais envolve uma alta

sobreposição de nichos ecológicos e um grande número de generalistas. Diante de tanta divergência, talvez uma abordagem 'dendrocêntrica', como a proposta por Lieberman, Lieberman e Peralta (1989), ou seja, o estudo das espécies em várias idades e condições ambientais (Clark, Clark e Rich, 1993) mereçam ser considerados como a melhor forma de estudar a questão.

6 CONCLUSÕES

1 Estimado o tempo de renovação do dossel em 149 anos e determinadas as características do regime de formação de clareiras, pode-se dizer que a Mata Grande, uma floresta de nuvem da Serra do Ibitipoca, encontra-se em estágio sucessional antigo (maduro, climácico ou '*old-growth*'), onde o acelerado ritmo de renovação indica que existe muita heterogeneidade temporal nas peças do mosaico florestal.

2 A sub-comunidade regenerante nas clareiras apresentou maior similaridade com os estratos inferiores da floresta madura, revelando a importância da regeneração presente antes da formação da clareira e o fato de que as árvores dominantes, que atingem os estratos mais altos, não estão aparentemente relacionadas com os estágios iniciais da fase de clareira.

3 As mais importantes características das clareiras relacionadas com a estrutura da comunidade regenerante nas mesmas são a porcentagem de abertura do dossel florestal, a abundância de bambus e a posição da clareira no gradiente catenário.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, S.; MASAKI, T.; NAKASHIZUKA, T. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, The Hague, v. 120, p. 21-32, 1995.
- ACKERLY, D. D.; BAZZAZ, F. A. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology*, Oxford, v. 76, p. 1134-1146, 1995.
- ANDRADE, P. M.; SOUSA, H. C. Contribuição ao conhecimento da vegetação do Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, Minas Gerais. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 19, p. 249-261, 1995.
- ARRIAGA, L. Gap dynamics of a tropical cloud forest in N. E. Mexico. *Biotropica*, St. Louis, v. 20, p.178-184, 1988.
- ASHTON, P. S. Species richness in tropical forests. In: HOLM-NIELSEN, L. B.; NIELSEN, I. C.; BALSLEV, H. (eds.). *Tropical forests - botanical dynamics, speciation and diversity*. London: Academic, 1990. p. 239-251.
- AUGSPURGER, C. K. Seedling survival among tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology*, Oxford, v. 65, p. 1705-1712, 1984.
- AUGSPURGER, C. K.; KELLY, C. K. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, Berlim, v. 61, p. 211-217, 1984.
- BARTON, A. M. Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: do they partition treefall gaps? *Tropical Ecology*, Delhi, v. 25, p. 196-202, 1984.
- BECKER, P.; RABENOLD, P. E.; IDOL, J. R.; SMITH, A. P. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 4, p. 173-184, 1988.
- BROKAW, N. V. L. The definition of tree fall gaps and its effects on measures of dynamics of forest. *Biotropica*, St. Louis, v. 14, p. 158-160, 1982a.
- BROKAW, N. V. L. Tree falls: frequency, timing, and consequences. In: LEIGH, E. G., RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (eds.). *The ecology of a neotropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Washington: Smithsonian Institution, 1982b. p. 101-108

- BROKAW, N. V. L. Tree falls, regrowth and community structures in tropical forests. In: PICKETT, S. T. A.; WHITTE, P. S. (eds.). **The ecology of natural disturbances and patch dynamics**. Orlando: Academic, 1985. p. 53-59.
- BROKAW, N. V. L.; SCHEINER, S. M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. **Ecology**, Oxford, v.70, p. 538-541, 1989.
- BROWN, N. D. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 9, p. 153-168, 1993.
- BROWN, N. D.; WHITMORE, T. C. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, London, v. B, n. 335, p. 369-378, 1992.
- CHAN, S. S.; MCCREIGHT, R. W.; WALSTAD, J. D.; SPIES, T. A. Evaluating forest vegetative cover with computerized analysis of fisheye photographs. **Forest Science**, London, v. 32, p. 1085-1091, 1986.
- CHANDRASHEKARA, U. M.; RAMAKRISHNAN, P.S. Vegetation and gaps dynamics of a tropical wet evergreen forest in the Western Ghats of Kerala, India. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 10, p. 337-354, 1994.
- CHAZDON, R. L.; FIELD, C. B. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. **Oecologia**, Berlin, v. 73, p. 525-532, 1987.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; RICH, P. M. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. **Biotropica**, St. Louis, v. 24, p. 397-407, 1993.
- CRESSIE, N. A. C. **Statistics for spatial data**. New York: J. Willey and Sons, 1993. 900p.
- DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rain-forest trees. **Biotropica**, St. Louis, v. 12, p. 47-55, 1980.
- DENSLOW, J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Reviews of Ecological Systems**, Oxford, v. 18, p. 431-451, 1987.
- DENSLOW, J. S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: The density effect. **Ecological Applications**, Oxford, v. 5, p. 962-968, 1995.
- DENSLOW, J. S.; HARTSHORN, G. S. Tree-fall gap environments and forest dynamics processes. In: MCDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (eds.). **La selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago: The University of Chicago. 1994. p. 120-127.
- DEVOE, N. N. Regeneration from seed under a range of canopy conditions in tropical wet forest, Puerto Rico. In: KELTY, M. J. (ed.). **The ecology and silviculture of mixed-species forests**. Kluwer: Academic, 1992. p. 81-100.
- DOYLE, T. W. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: An application of a tropical forest succession model. In: WEST, D. C.; SHUGART, H. H.; BOTKIN, D. B. (eds.). **Forest succession: concepts and applications**. New York: Springer-Verlag, 1981. p. 56-73.
- EASTMAN, J. R. **IDRISI for Windows, version 1.0.002**. St. Worcester: Clark University Graduate School of Geography. 1995.
- ENGEL, V. L. **Silvigênese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicais**. Botucatu: UNESP. Faculdade de Ciências Agrônomicas, 1993. v. 1. (Série Técnica Florestal, 1).

- FONTES, M. A. L. **Análise da composição florística das florestas nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais.** Lavras: UFLA, 1997. 50p. (Dissertação - Mestrado em Manejo Ambiental).
- FUNDAÇÃO CENTRO TECNOLÓGICO DE MINAS GERAIS. **Diagnóstico ambiental do estado de Minas Gerais.** Belo Horizonte, 1983. 75p.
- FUNDAÇÃO INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de vegetação do Brasil.** Rio de Janeiro, 1993.
- GAUCH, H. C. **Multivariate analysis in community ecology.** Cambridge: Cambridge University, 1982. 298p.
- GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C. Successional studies of a rain forest in Mexico. In: WEST, D. C.; SHUGART, H. H.; BOTKIN, D. B. (eds.). **Forest succession: concepts and applications.** New York: Springer-Verlag, 1981. p. 246-266.
- GREEN, P. T. Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: size distribution and methods of measurement. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 12, p. 427-434, 1996.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forests: an architectural analysis.** Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441p.
- HARTSHORN, G. S. Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. (eds.). **Tropical trees as living systems.** Cambridge: Cambridge University, 1978. p. 617-638.
- HARTSHORN, G. S. Neotropical forest dynamics. **Biotropica**, St. Louis, v. 12, p. 23-30, 1980.
- HOPE, A. C. A. A simplified Monte Carlo significance test procedure. **Journal Royal Statistical Society Series B.** London, v. 30, p. 582-598, 1968.
- HUBERMAN, M. A. Bamboo silviculture. **Unasylva**, Rome, v. 13, p. 36-43, 1959.
- HUMBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: CRAWLEY, M. J. (ed.). **Plant ecology.** Oxford: Blackwell Scientific, 1986. p.77-96.
- JANS, L.; POORTER, L.; VAN ROMPAEY, S. A. R.; BONGERS, F. Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast. **Biotropica**, St. Louis, v. 25, p. 258-269, 1993.
- KAPOS, V.; PALLANT, E.; BIEN, A.; FRESKOS, S. Gap frequencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in amazonian Ecuador. **Biotropica**, St. Louis, v. 22, p. 218-225, 1990.
- KENNEDY, D. N.; SWAINE, M. D. Germination and growth of colonizing species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp rain forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, London, v. B, n. 335, p. 357-366, 1992.
- LAWTON, R. O.; PUTZ, F. E. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. **Ecology**, Oxford, v. 69, p. 764-777, 1988.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R. Forests are not just swiss cheese: Canopy stereogeometry of non-gaps in the tropical forests. **Ecology**, Oxford, v. 70, p. 550-552, 1989.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 11, p. 161-178, 1995.
- LIU, Q.; HYTTEBORN, H. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. **Journal of Vegetation Science**, Cambridge, v. 2, p. 391-402, 1991.

- MADGWICK, H. A. I.; BRUMFIELD, G. L. The use of hemispherical photographs to assess light climate in the forest. *Journal of Ecology*, Cambridge, v. 57, p. 537-542, 1969.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M.; SURUKHÁN, J.; PIÑERO, D. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics. In: DAVY, A. J.; HUTCHINGS, M. J.; WATKINSON, A. R. (eds.). *Plant population ecology*. Oxford: Blackwell Scientific, 1988. p. 293-313.
- MIDGLEY, J. J.; CAMERON, M. C.; BOND, W. J. Gap characteristics and replacement patterns in the Knysna Forest, South Africa. *Journal of Vegetation Science*, Cambridge, v. 6, p. 29-36, 1995.
- MITCHELL, P. L.; WHITMORE, T. C. *Use of hemispherical photographs in forest ecology*. Oxford: Clarendon, 1993. 39p. (O. F. I. Occasional Papers. 44).
- MULLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: J. Wiley and Sons. 1974. 547p.
- NORMAN, J. M.; CAMPBELL, G. S. Canopy structure. In: PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A.; RUNDEL, P. W. (eds.). *Plant physiological ecology*. London: Chapman & Hall, 1994. p. 301-325.
- OLDEMAN, R. A. A.; VAN DIJK, J. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: GOMEZ-POMPA, A., WHITMORE, T. C.; HADLEY, M. (eds.). *Rain forest regeneration and mangement*. Paris: UNESCO, 1991. p. 21-66. (MAB Series, 6)
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CURI, N.; VILELA, E. A.; CARVALHO, D. A. Effects of canopy gaps, topography and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica*, St. Louis, 1997a. (No prelo)
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MELO, J. M.; SCOLFORO, J. R. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology*, Oxford, 1997b. (No prelo)
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; VILELA, E. A.; GAVILANES, M. L.; CARVALHO, D. A. Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio*, The Hague, v. 113, p. 99-124, 1994.
- ORIAN, G. H. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. *Tropical Ecology*, Delhi, v. 23, p. 255-279, 1982.
- PEARCY, R. W. Radiation and light measurement. In: PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A.; RUNDEL, P. W. (eds.). *Plant physiological ecology*. London: Chapman & Hall, 1994. p. 97-116.
- PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. S. *The ecology of disturbance and patch dynamics*. New York: Academic, 1985. 322p.
- PIELOU, E. C. *Mathematical ecology*. New York: J. Wiley and Sons. 1977. 246p.
- POMPA, J.; BONGERS, F.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; VENEKLAAS, E. Pioneer species distribution in treefall gaps in neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 4, p. 77-88, 1988.
- POORTER, L.; JANS, L.; BONGER, F.; VAN ROMPAEY, R. S. A. R. Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Taï National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, Oxford, v. 10, p. 385-398, 1994.
- PUTZ, F. E. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, Cambridge, v. 64, p. 1069-1074, 1983.

- PUTZ, F. E.; MILTON, K. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: LEIGH, E. G., RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (eds.). **The ecology of a neotropical forest: seasonal rhythms and long-term changes**. Washington: Smithsonian Institution, 1982. p. 95-100.
- REBERTUS, A. J.; VEBLER, T. T. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. **Journal of Vegetation Science**, Cambridge, v. 4, p. 641-654, 1993.
- RIPLEY, B. D. **Spatial statistics**. New York: J. Wiley and Sons, 1981. 252p.
- RUNKLE, J. R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. **Ecology**, Oxford, v. 63, p. 1533-1546, 1982.
- RUNKLE, J. R.; STEWART, G. H.; VEBLER, T. T. Sapling diameter growth in gaps for two *Nothofagus* species in New Zealand. **Ecology**, Oxford, v. 76, p. 2107-2117, 1995.
- SAINT-HILAIRE, A. **Viagem pelas Províncias do Rio de Janeiro e Minas Gerais**. Belo Horizonte: Itatiaia, 1975. 378 p.
- SHEPHERD, G. J. FITOPAC 1. manual de usuário. Campinas: UNICAMP, Departamento de Botânica. 1994. 88p.
- SODERSTROM, T. R.; CALDERÓN, C. E. A commentary on the bamboos (Poaceae: bambusoideae). **Biotropica**, St. Louis, v. 11, p. 161-172, 1979.
- SWAINE, M. D.; HALL, J. B. The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 4, p. 253-269, 1988.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. **Vegetatio**, The Hague, v. 75, p. 81-86, 1988.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. **A regeneração da Floresta Atlântica Montana**. São Paulo: USP, 1997. 104p. (Tese - Doutorado em Ecologia).
- TER BRAAK, C. J. F. The analysis of vegetation environment relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetatio**, The Hague, v. 69, p. 69-77, 1987.
- TER BRAAK, C. J. F. **CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis Version 2.1**. Wageningen: Institute of Applied Computer Science. 1988.
- TER BRAAK, C. J. F. Ordination. In: JONGMAN, R. H. R.; TER BRAAK, C. J. F.; VAN TONGEREN, O. F. R. **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge: Cambridge University, 1995. p. 91-173.
- TER STEEGE, H. **HEMIPHOT - a program to analyze vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs**. Wageningen: The Tropenbos Foundation. 1993.
- TURNER, I. M. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. **Biotropica**, St. Louis, v. 22, p. 146-154, 1990.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N.; MAQUIRINO, P. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, Oxford, v. 69, p. 751-763, 1988.
- VAN DER MEER, P. J.; BONGERS, F. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. **Journal of Ecology**, Cambridge, v. 84, p. 19-29, 1996.

- VEBLEN, T. T. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influence in forest dynamics. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, Oxford, v. 109, p. 474-487, 1982.
- VEENENDAAL, E. M.; SWAIN, M. D.; AGYEMAN, V. K.; BLAY, D.; ABEBRESE, I. K.; MULLINS, C. E. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. **Journal of Ecology**, Cambridge, v. 83, p. 83-90, 1995.
- WARD, J. H. Hierarchical grouping to optimise an objective function. **Journal of the American Statistical Association**, Washington, v. 58, p. 236-244, 1963.
- WARD, J. S.; PARKER, G. R. Spatial dispersion of woody regeneration in an old-growth forest. **Ecology**, Oxford, v. 70, p. 1279-1285, 1989.
- WHITE, S. Cedar and mahogany logging eastern Peru. **Geographic Reviews**, Cambridge, v. 68, p. 394-416, 1978.
- WHITMORE, T. C. Gaps in the forest canopy. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. (eds.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University, 1978. p. 617-638.
- WHITMORE, T. C. **Tropical rain forest of the far east**. Oxford: Clarendon Press, 1984. 248p.
- WHITMORE, T. C.; BROWN, N. D.; SWAIN, M. D.; KENNEDY, D.; GOODWIN-BAILEY, C. I.; GONG, W. K. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 9, p. 131-151, 1993.
- YAVITT, J. B.; BATTLES, J. J.; LANG, G. E.; KNIGHT, D. H. The canopy gap regime in a secondary neotropical forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 11, p. 391-402, 1995.
- ZAR, J. K. **Biostatistical analysis**. New Jersey: Prentice Hall, 1996. 662p.