

EFEITOS DA COBERTURA DE DOSSEL NA DENSIDADE E ESTATURA DE GRAMÍNEAS E DA REGENERAÇÃO NATURAL DE PLANTAS LENHOSAS EM MATA DE GALERIA, BRASÍLIA-DF.¹

Frederico Augusto Guimarães Guilherme²

RESUMO: O presente estudo foi realizado na mata de galeria do Monjolo, Reserva Ecológica do IBGE, Brasília-DF. Seu objetivo foi avaliar o efeito da cobertura de dossel na densidade e altura dos indivíduos lenhosos provenientes de regeneração natural e das espécies de gramíneas *Olyra taquara* e *Ichnanthus pallens*. Utilizou-se um densiômetro esférico para determinar os níveis de cobertura de dossel em cada uma das 15 parcelas de 1x4m plotadas. Todos os indivíduos lenhosos com altura entre 0,1 e 4m foram amostrados. As alturas, as áreas basais e o número de indivíduos das duas gramíneas e dos indivíduos lenhosos foram correlacionadas entre si e, ainda, com as variações ocorrentes na intensidade de cobertura do dossel. Maior densidade da regeneração natural de plantas lenhosas correlacionou-se com menor cobertura do dossel. O espaço físico ocupado por *Olyra taquara* parece restringir a regeneração, não ocorrendo o mesmo com *Ichnanthus pallens*. Diferenças nos níveis de cobertura de dossel não apresentaram correlações com densidade e estatura das gramíneas, no entanto, ambas parecem possuir requerimentos ecológicos distintos.

PALAVRAS-CHAVE: cobertura de dossel, mata de galeria, *Olyra taquara*, *Ichnanthus pallens*, regeneração natural.

EFFECTS OF THE CANOPY COVER ON THE DENSITY AND HEIGHT OF UNDERSTOREY GRASSES AND NATURAL REGENERATION OF WOODY SPECIES OF A GALLERY FOREST IN CENTRAL BRAZIL.

ABSTRACT: This study was undertaken in Monjolo's gallery forest, at Reserva Ecológica do IBGE, Brasília-DF, in the Brazilian savanna (Cerrado). The main objective was to assess the effects of canopy cover on the density and height of understorey grasses, *Olyra taquara* e *Ichnanthus pallens*, and natural regeneration of woody species. A spherical densiometer was used to determine the canopy cover levels on 15 plots (1´4m each). All the individuals in this plots with height between 0.1 and 4m were recorded. The height, basal area and density of the two grasses and other plants at the natural regeneration level were correlated to each other and with the intensity of the canopy cover. Density of the natural regeneration was negatively correlated with canopy cover. *Olyra taquara* seems to restrict the natural regeneration, but *Ichnanthus pallens* had no significant effect. There was no significant correlations between grasses (density and heigth) with the levels of canopy cover, however both seem to possess proper ecological demands.

KEY-WORDS: canopy cover, gallery forest, *Olyra taquara*, *Ichnanthus pallens*, natural regeneration.

¹ Trabalho realizado durante o VIII Curso de Métodos de Campo em Ecologia – UnB.

² Biólogo e Doutorando em Biologia Vegetal - Departamento de Botânica, UNESP. Caixa Postal 199 - Rio Claro, SP - 13506-900. - fagg@rc.unesp.br.

1. INTRODUÇÃO

Em florestas tropicais, o crescimento e a sobrevivência de diferentes espécies arbóreas são influenciados pela disponibilidade de água, nutrientes e luz (Pires-O'Brien e O'Brien, 1995). Algumas evidências indicam que a maioria das espécies arbóreas tropicais requerem abertura de dossel, com concomitante incremento de incidência luminosa em algum momento de sua vida para que possam atingir a maturidade reprodutiva (Denslow, 1980; Marquis, Young e Braker, 1986; Dirzo *et al.*, 1992; Pires-O'Brien e O'Brien, 1995).

Florestas tropicais maduras e perenifólias, tais como as matas de galeria do planalto central brasileiro, geram uma densa cobertura vegetal, proporcionando pouca incidência da radiação solar no estrato inferior da floresta, o que dificulta o estabelecimento e o crescimento de plântulas, que ocupam esse estrato (Raich, 1989).

Uma redução considerável no crescimento de espécies, tanto em combinações intra como interespecíficas, é resultante de competição espacial entre grupos de plantas que ocupam o mesmo local em um determinado período de tempo. Raventós e Silva (1995) argumentaram que essa redução, ocasionada por plantas vizinhas, poderia ser devido à competição por água durante a estação seca e por luz durante a estação úmida, sendo que a natureza complexa da competição entre plantas tem sido amplamente ignorada, sendo investigada apenas na forma de estudos experimentais e em condições controladas. No entanto, a competição interespecífica por ambientes favoráveis ao estabelecimento das plantas, ao longo do tempo evolutivo, pode estar gerando adaptações nas estratégias de regeneração das espécies (Denslow, 1980).

Poucos estudos têm sido realizados sobre a história natural e a influência de bambus de pequeno e médio porte na estrutura e dinâmica de florestas tropicais (Filgueiras, 1988b; Oliveira-Filho *et al.*, 1994 e Guilherme, 1999),

bem como de outras espécies de gramíneas presentes nessas regiões.

Dessa forma, o atual estudo teve como objetivo observar os efeitos de cobertura de dossel e a conseqüente incidência de luz no estrato inferior da floresta, sobre a densidade e o tamanho dos indivíduos de espécies lenhosas existentes na regeneração natural e de duas espécies de gramíneas, *Olyra taquara* e *Ichnanthus pallens*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na mata de galeria do Monjolo, Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), que se situa a 35 km ao sul do centro de Brasília-DF, nas coordenadas geográficas de 15° 56' S e 47° 53' W.

A RECOR está localizada na Chapada de Brasília e possui uma altitude média de 1.100m. O clima é sazonal, com um a três meses de seca, classificado como AW de acordo com a classificação de Köppen, possuindo uma precipitação média anual de 1.600mm (Felfili, 1995). O relevo plano é constituído por sedimentos detrítico-lateríticos. Os principais tipos de solo são Latossolos Vermelho-Escuro e Vermelho-Amarelo, no entanto, nas matas de galeria, predominam Cambissolos Hidromórficos (ver Pereira *et al.*, 1989).

A RECOR possui uma área de 1.350ha, sendo 104 desses ocupados pelas matas de galeria (Pereira *et al.*, 1989). O restante é ocupado por cerrado *sensu stricto*, cerradão, campos e veredas, formando um gradiente de vegetação entre a chapada e o fundo dos vales, drenados por cinco nascentes que formam a sub-bacia do córrego Taquara.

2.2. Descrição das espécies de gramíneas

O gênero *Olyra* conta com o maior número de espécies (quatro) da subfamília Bambusoideae na região do Distrito Federal, sendo que *Olyra taquara* é encontrada na RECOR com a mais

densa população de toda a região (Filgueiras, 1988a).

Olyra taquara é conhecida popularmente por taboquinha. Cresce em touceiras vigorosas e tem preferência por locais sombreados, úmidos e inundados das matas de galeria, onde alcança grande exuberância vegetativa (Filgueiras, 1988a).

O gênero *Ichnanthus*, subfamília Panicoideae, ocorre comumente na América Tropical, preferindo ambientes florestais ou suas bordas (Pereira, 1986). Já a espécie *Ichnanthus pallens* se distribui em lugares úmidos e sombreados das florestas tropicais da América, sendo um dos principais componentes do estrato herbáceo de matas da região sul de Minas Gerais (Pereira, 1986).

2.3. Procedimentos de campo e análises

Os dados foram coletados na mata de galeria do Monjolo (RECOR), no mês de agosto de 1997. Foram lançados três transectos partindo perpendicularmente do leito do córrego Monjolo em direção à borda da mata, com 1×20m (20m²) e subdivididos em cinco parcelas de 1×4m (4m²) cada um, totalizando 15 parcelas. Cada transecto distanciou 50m um do outro, compondo uma amostragem sistemática.

Todos os indivíduos das espécies lenhosas com altura entre 0,1 e 4m foram amostrados, considerando-se que, nesse intervalo de altura, a grande maioria é constituída por imaturos que, certamente, ainda estão passando pela fase de estabelecimento. Portanto, foram tratados no atual estudo como sendo procedentes de regeneração natural. Suas alturas foram tomadas com o auxílio de uma régua graduada de 2m e os diâmetros foram medidos com um paquímetro. Cada caule foi considerado como sendo um indivíduo, mesmo quando esses fossem interligados.

Com relação às duas espécies de gramíneas levantadas, *Olyra taquara* e *Ichnanthus pallens*, ambas crescem formando densas touceiras e, portanto, possuem muitos colmos. Dessa forma, com o intuito de otimizar o trabalho de campo, apenas um quarto dos colmos de cada touceira

teve altura e diâmetro medidos. A média aritmética dessas medidas foram calculadas para cada touceira, utilizando-se esse valor médio para toda a touceira na análise dos dados. Cada colmo foi considerado como sendo um único indivíduo no processamento dos dados.

Um densiômetro esférico florestal (modelo A, Arlington, VA), com formato côncavo, foi utilizado para determinar o nível de cobertura do dossel em cada uma das 15 parcelas. As medições foram feitas a 1,3m do solo, no centro de cada parcela e em quatro coordenadas geográficas distintas, tomando-se, assim, um maior número de pontos. Este aparelho tem a vantagem de evitar o problema de alta variabilidade em medições feitas em um mesmo sítio proporcionado pela flutuação de nuvens no céu ou feitas em diferentes horários do dia, como ocorre ao utilizar-se instrumentos para medir a radiação fotossinteticamente ativa incidente (Bjorkman e Ludlow, 1972 *apud* Marquis, Young e Braker, 1986). Além disso, segundo Nuttle (1997), quando se deseja acessar a influência do dossel florestal em determinado local, métodos de medição angulares, como o densiômetro esférico, são bastante adequados.

Correlações lineares foram analisadas com o intuito de observar se houve significância entre as alturas, as áreas basais e o número de indivíduos de *Olyra taquara*, *Ichnanthus pallens* e os indivíduos lenhosos da regeneração natural. Essas variáveis foram correlacionadas entre si e ainda com as variações ocorrentes na intensidade de cobertura do dossel, para verificar possíveis relações da densidade e tamanho dos indivíduos com o porcentual de fechamento proporcionado pela copa das árvores. Os dados foram calculados com o auxílio do programa estatístico MINITAB para Windows e os coeficientes foram plotados em uma matriz de correlação.

3. RESULTADOS

Ao todo foram amostrados 2.505 indivíduos, sendo 692 de *Ichnanthus pallens*, 559

de *Olyra taquara* e 1.254 de lenhosos derivados da regeneração natural.

A Tabela 1 mostra as correlações lineares investigadas. Aquelas significativas, ou seja, que apresentaram coeficientes de correlação “r” com uma probabilidade $\leq 0,05$ ($p \leq 0,05$), aparecem em destaque na tabela.

A altura, a área basal e o número de indivíduos procedentes da regeneração natural tiveram correlações negativas significativas com o número de indivíduos, área basal e altura de *Olyra taquara*. Portanto, nas parcelas em que o porte e a densidade de *Olyra taquara* foram maiores, encontrou-se uma menor densidade e estaturas menores para os indivíduos da regeneração, sendo que o oposto também foi observado.

A altura, a área basal e o número de indivíduos de *Ichnanthus pallens* tiveram correlações positivas significativas com a altura dos indivíduos da regeneração natural. Portanto, observou-se que quanto maior o porte das

árvores e arbustos jovens procedentes da regeneração natural, maior também foi a densidade e a estatura dos indivíduos de *Ichnanthus pallens* nas parcelas onde ambas ocorreram.

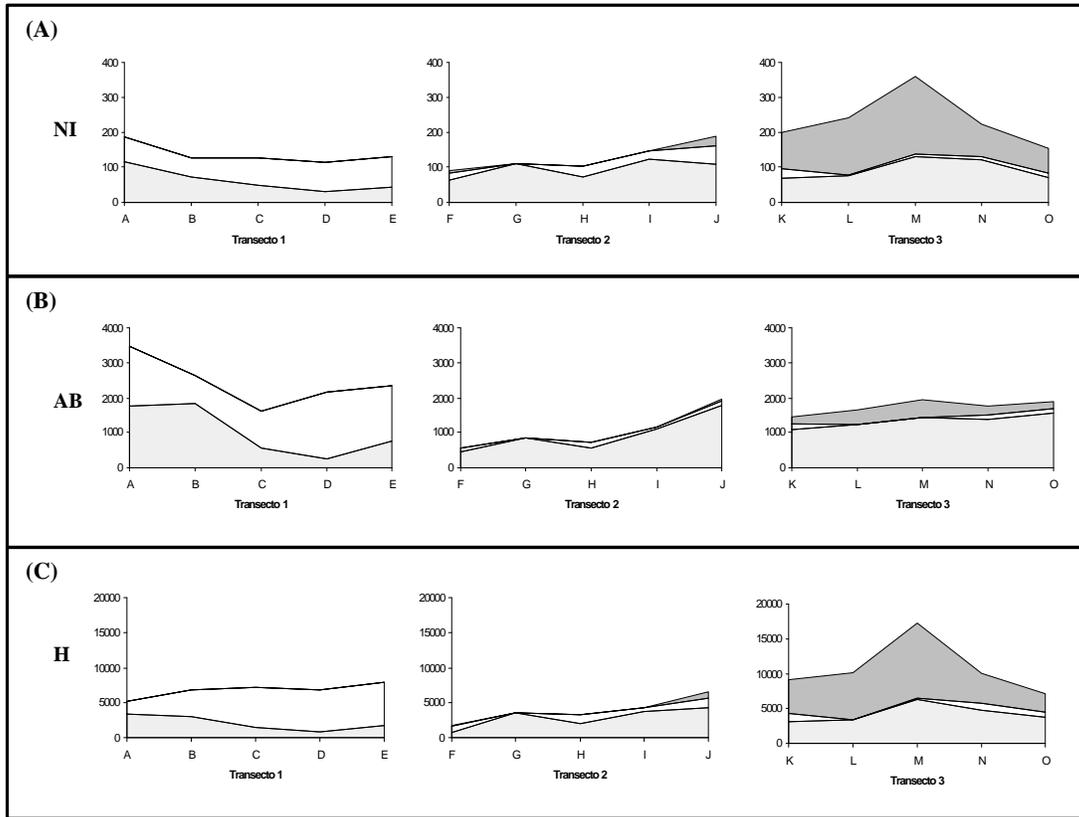
Não houve correlação entre os valores de altura dos indivíduos de *Olyra taquara* e altura, área basal e número de indivíduos de *Ichnanthus pallens*. Com exceção dessas variáveis investigadas entre as gramíneas, todas as outras correlações foram negativamente significativas para $p \leq 0,05$.

Pela Figura 1, observa-se que os indivíduos lenhosos provenientes da regeneração natural ocorreram de forma aproximadamente constante em todas as parcelas. *Olyra taquara* foi mais abundante e apresentou maior biomassa no transecto 1, enquanto *Ichnanthus pallens* teve maior densidade e estatura no transecto 3. Existe, então, uma clara tendência à rejeição espacial entre essas duas gramíneas.

Tabela 1. Matriz de correlação linear entre as variáveis: número de indivíduos (N), área basal (AB), altura (H) e o percentual de cobertura de dossel, para regeneração natural dos indivíduos lenhosos (Rnat.), *Olyra taquara* (Olyr.) e *Ichnanthus pallens* (Ichn.) na mata de galeria do Monjolo, IBGE, Brasília-DF. Os coeficientes de correlação (r) significativos com $p \leq 0,05$, aparecem em destaque.

Table 1. Matrix of correlations between the variables: number of individuals (N), basal area (AB), height (H) and the percentual of canopy cover, to natural regeneration (Rnat.), *Olyra taquara* (Olyr.) and *Ichnanthus pallens* (Ichn.) of a Monjolo's gallery forest, IBGE, Brasília-DF. Significant coefficients (r) with $p \leq 0,05$ are given in bold.

	N Rnat.	N Olyr.	N Ichn.	AB Rnat.	AB Olyr.	AB Ichn.	H Rnat.	H Olyr.	H Ichn.
N Olyr.	-0,550								
N Ichn.	0,341	-0,565							
AB Rnat.	0,915	-0,484	0,459						
AB Olyr.	-0,605	0,910	-0,550	-0,574					
AB Ichn.	0,340	-0,573	0,998	0,458	-0,554				
H Rnat.	0,827	-0,529	0,684	0,905	-0,651	0,684			
H Olyr.	-0,715	0,905	-0,475	-0,663	0,865	-0,476	-0,593		
H Ichn.	0,356	-0,545	0,995	0,462	-0,530	0,991	0,692	-0,454	
Cobertura (%)	-0,513	0,105	-0,082	-0,312	-0,145	-0,076	-0,284	0,365	-0,095



● *I. pallens*

○ *O. taquara*

○ Rnat.

Figura 1. (A) Número de indivíduos (NI), (B) somatório das áreas basais (AB), em mm² e (C) somatório das alturas (H), em cm, por parcela, dos indivíduos lenhosos derivados da regeneração natural e das gramíneas *Olyra taquara* e *Ichnanthus pallens*, na mata de galeria do Monjolo, IBGE, Brasília-DF.

Figure 1. (A) Absolute density, (B) total basal area (mm²), and (C) total height (cm), for each plot, of the natural regeneration, *Olyra taquara* and *Ichnanthus pallens* individuals of a Monjolo's gallery forest, IBGE, Brasília-DF.

Os valores de intensidade de cobertura do dossel, medidos para as 15 parcelas, variaram de 57,55% a 77,34% (média \pm DP = 72,55% \pm 4,76%). O coeficiente de correlação entre a densidade de árvores e arbustos derivados da regeneração natural e o percentual de cobertura do dossel foi significativo ($p=0,05$). Assim, apesar do baixo valor encontrado, houve uma correlação negativa (Tabela 1), mostrando que a ocorrência de indivíduos da regeneração natural aumentou à medida que o índice de cobertura do dossel foi menor. No entanto, entre as duas gramíneas e o percentual de fechamento do dossel não se encontraram valores significativos.

4. DISCUSSÃO

Marquis, Young e Braker (1986), tomando medidas com o densiômetro em 18 dosséis florestais não perturbados, encontraram valores de cobertura mais elevados (média \pm DP = 91,4% \pm 4,5%) do que aqueles observados no atual estudo. No entanto, suas medições foram feitas a 5 cm do solo, resultando na influência não só do dossel de árvores adultas, mas também, de plantas herbáceo-arbustivas e arvoretas ocorrentes no sub-bosque, indicando que os valores obtidos aqui possivelmente estejam dentro dos padrões de cobertura encontrados em outras florestas tropicais não perturbadas.

Houve correlação negativa entre a densidade de indivíduos lenhosos da regeneração natural e o nível de cobertura do dossel, enquanto que para os parâmetros de área basal e altura não houve correlações significativas. Pode-se sugerir, portanto, que sítios com menor cobertura do dossel possam estar favorecendo os processos de germinação de espécies lenhosas, levando a densidades maiores, embora biomassa pareça não estar respondendo da mesma forma.

Aproximadamente a metade da amostra constituiu-se da regeneração natural de indivíduos lenhosos, formando o principal componente do estrato inferior da mata de

galeria do Monjolo. No entanto, pelo aspecto estrutural e fisionômico, as duas gramíneas parecem contribuir de forma mais expressiva na constituição vegetal do sub-bosque da mata, devido ao fato de ocorrerem em extensos agrupamentos e com alturas consideráveis, principalmente os indivíduos de *Olyra taquara*, como foi relatado também por Filgueiras (1988a).

As correlações negativas ocorridas para o número de indivíduos, área basal e altura entre os indivíduos lenhosos e os indivíduos de *Olyra taquara*, mostram que ambas tendem a não ocorrerem juntas num mesmo sítio. De acordo com Davis, Wrage e Reich (1998), ambientes úmidos e sombreados aumentam a intensidade de competição por luz entre a vegetação herbácea e plantas lenhosas jovens. No entanto, o gênero *Olyra* caracteriza-se por ser uma planta C3 (Klink e Joly, 1989), preferindo ambientes com menor incidência luminosa, e também locais com solos úmidos (Filgueiras, 1988a). Apesar disso, devido ao seu robusto hábito entouceirado, *Olyra taquara* parece interferir de forma negativa na densidade de indivíduos arbustivos e arbóreos em fase inicial de crescimento que, de maneira geral, necessitam de diferentes taxas de luminosidade para atingirem a maturidade.

Parece, então, que o espaço físico ocupado por *Olyra taquara* está interferindo na regeneração das plantas lenhosas. Guilherme, *et al.* (1998) observaram um aumento considerável na densidade da população de *Olyra* sp, no estrato inferior de uma mata semidecídua no Triângulo Mineiro, em resposta à supressão da regeneração natural de espécies arbóreas nativas. Dados adicionais que reforçam esta indicação de supressão por bambus foram observados por Oliveira-Filho *et al.* (1994), Carvalho (1997) e Guilherme (1999), em que populações do gênero *Merostachys* podem reduzir a regeneração e o recrutamento de espécies arbóreas, em matas semidecíduas de altitude.

Por outro lado, foram observadas correlações positivas entre o porte dos indivíduos

da regeneração natural e a altura e densidade de *Ichnanthus pallens*. O fato de essa gramínea também ser uma espécie C3 (Klink e Joly, 1989) indica sua preferência por ambientes mais sombreados. Assim, este padrão pode estar ocorrendo devido a uma maior biomassa de árvores e arbustos jovens que, junto com o elevado índice de cobertura proporcionado pelas copas das árvores adultas, geram habitats especiais no sub-bosque da mata, onde a radiação é um recurso escasso. Este achado é corroborado por Barnes (1982), *apud* Veenendaal, Shushu e Scurlock (1993), segundo o qual diferentes espécies de gramíneas têm sido encontradas em condições de baixa incidência luminosa, onde as copas das árvores se tocam, e cuja densidade pode diminuir se essas árvores forem removidas.

Com relação às variações na cobertura do dossel e os parâmetros de densidade e estatura analisados para as duas espécies de gramíneas, *Olyra taquara* e *Ichnanthus pallens*, não foram observadas diferenças significativas. Porém, ambas as espécies mostraram-se, de maneira geral, negativamente correlacionadas. Acreditando que os recursos sejam distribuídos em manchas na área e são variáveis ao longo do tempo, como, por exemplo, a variação da radiação solar no decorrer de um ano, essas espécies parecem possuir requerimentos ecológicos distintos, impedindo uma sobreposição de nichos dessas duas populações.

5. AGRADECIMENTOS

Agradeço a Guarino R. Colli e Ary T. Oliveira-Filho, pelo auxílio na análise dos dados e pela oportunidade de participar do Curso de Campo em Ecologia da UnB. Aos revisores anônimos, pelas valiosas sugestões. Ao Tarciso S. Filgueiras, pela identificação botânica das gramíneas. Ao Valério A. Melo, pela ajuda na confecção do trabalho e à Kaila Ressel, pelo grande apoio durante a redação do trabalho.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARVALHO, L.M.T. de. **Dinâmica de clareiras em uma floresta de nuvem na Serra do Ibitipoca, Minas Gerais.** Lavras: UFLA, 1997. 52p. (Dissertação – Mestrado em Manejo Ambiental).
- DAVIS, M.A.; WRAGE, K.J.; REICH, P.B. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. **Journal of Ecology**, London, v.86, n.4, p.652-661, Ago. 1998.
- DENSLOW, J.S. Gap partitioning among tropical rain forest trees. **Biotropica**, St. Louis, v.12, p.47-55, 1980. Suplemento.
- DIRZO, R.; HORVITZ, C.C.; QUEVEDO, H.; LÓPES, M.A. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical mexican rain forest. **Journal of Ecology**, New York, v.80, p.809-822, 1992.
- FELFILI, J.M. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over six year period (1985-1991). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, n.1, p.67-83, Feb. 1995.
- FILGUEIRAS, T.S. Bambus nativos do Distrito Federal, Brasil (Gramineae: Bambusoideae). **Revista brasileira de Botânica**, São Paulo, v.11, n.1/2, p.47-66, 1988a.
- FILGUEIRAS, T.S. A floração dos bambus e seu impacto ecológico. **Eugeniana**, São Paulo, v.15, p.1-8, 1988b.
- GUILHERME, F.A.G. **Efeitos do regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no sul de Minas Gerais.** Lavras: UFLA, 1999. 73p. (Dissertação – Mestrado em Manejo Ambiental).
- GUILHERME, F.A.G.; NAKAJIMA, J.N.; LIMA, C.A.P.; VANINI, A. As fitofisionomias e a flora lenhosa nativa do Parque do Sabiá, Uberlândia, MG. **Daphne**, Belo Horizonte, v.8, n.2, p.17-30, 1998.
- KLINK, C.A.; JOLY, C.A. Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and shaded habitats in São Paulo state, Brazil. **Biotropica**, St. Louis, v.21, n.1, p.30-34, Mar. 1989.
- MARQUIS, R.J.; YOUNG, H.J.; BRAKER, H.E. The influence of understory vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. **Biotropica**, St. Louis, v.18, n.4, p.273-278, Dec. 1986.

- NUTTLE, T. Densimeter bias? Are we measuring the forest or the trees? **Wildlife Society Bulletin**, v.25, n.3, p.610-611, 1997.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; VILELA, E.A.; GAVILANES, M.L.; CARVALHO, D.A. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. **Vegetatio**, The Hague, v.113, n.2, p.99-124, 1994.
- PEREIRA, B.A.S; FURTADO, P.P.; MENDONÇA, R.C.; ROCHA, G.I. Reserva Ecológica do IBGE (Brasília-DF): aspectos históricos e fisiográficos. **Boletim da Fundação Brasileira para Conservação da Natureza**, Rio de Janeiro, v.24, p.30-43, 1989.
- PEREIRA, S.C. **Contribuição ao conhecimento das gramíneas do município de Poços de Caldas-MG**. Campinas: UNICAMP, 1986. 165p. (Tese - Doutorado)
- PIRES- O'BRIEN, M.J.; O'BRIEN, C.M. **Ecologia e modelamento de florestas tropicais**. Belém: FCAP, 1995. 400p.
- RAICH, J.W. Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. **Biotropica**, St. Louis, v.21, n.4, p.299-302, Dec. 1989.
- RAVENTÓS, J.; SILVA, J.F. Competition effects and responses to variable numbers of neighbours in two tropical savanna grasses in Venezuela. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, n.1, p.39-52, Feb. 1995.
- VEENENDAAL, E.M.; SHUSHU, D.D.; SCURLOCK, J.M.O. Responses to shading of seedlings of savanna grasses (with different C4 photosynthetic pathways) in Botswana. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.9, n.2, p.213-229, Mai. 1993.